

**Rodrigo Roveri Scartozzoni**

Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes  
aquáticas da tribo Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae)

Tese apresentada ao Programa de Pós-  
Graduação Interunidades em Biotecnologia  
USP/Instituto Butantan/IPT, para obtenção  
do Título de Doutor em Biotecnologia.

São Paulo  
**2009**

**Rodrigo Roveri Scartozzoni**

Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes  
aquáticas da tribo Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae)

Tese apresentada ao Programa de Pós-  
Graduação Interunidades em Biotecnologia  
USP/Instituto Butantan/IPT, para obtenção  
do Título de Doutor em Biotecnologia.

Área de concentração: Biotecnologia

Orientador: Otavio Augusto Vuolo Marques

São Paulo  
**2009**

DADOS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO (CIP)  
Serviço de Biblioteca e Informação Biomédica do  
Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo

© reprodução total

Scartozzoni, Rodrigo Roveri.

Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes aquáticas da tribo Hydropsini (Dipsadidae, Xenodotinae) / Rodrigo Roveri Scartozzoni. -- São Paulo, 2009.

Orientador: Otavio Augusto Vuolo Marques.

Tese (Doutorado) – Universidade de São Paulo. Instituto de Ciências Biomédicas. Programa de Pós-Graduação Interunidades em Biotecnologia USP/IPT/Instituto Butantan. Área de concentração: Biotecnologia. Linha de pesquisa: Ecologia e evolução de serpentes.

Versão do título para o inglês: Reproductive strategies and feeding ecology of the aquatic snakes of the tribe Hydropsini (Dipsadidae, Xenodotinae).

Descritores: 1. Répteis 2. Serpentes 3. Reprodução animal 4. Hábito alimentar animal 5. Morfologia animal 6. Ecologia evolutiva I. Marques, Otavio Augusto Vuolo II. Universidade de São Paulo. Instituto de Ciências Biomédicas. Programa de Pós-Graduação em Biotecnologia III. Título.

ICB/SBIB0206/2009

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

**Programa de Pós-Graduação Interunidades em Biotecnologia**

Universidade de São Paulo, Instituto Butantan, Instituto de Pesquisas Tecnológicas

---

Candidato(a): Rodrigo Roveri Scartozzoni.

Título da Tese: Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes aquáticas da tribo Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae) .

Orientador(a): Otavio Augusto Vuolo Marques.

A Comissão Julgadora dos trabalhos de Defesa da Tese de Doutorado, em sessão pública realizada a ...../...../....., considerou

**( ) Aprovado(a)**

**( ) Reprovado(a)**

Examinador(a): Assinatura: .....  
Nome: .....  
Instituição: .....

Examinador(a): Assinatura: .....  
Nome: .....  
Instituição: .....

Examinador(a): Assinatura: .....  
Nome: .....  
Instituição: .....

Examinador(a): Assinatura: .....  
Nome: .....  
Instituição: .....

Presidente: Assinatura: .....  
Nome: .....  
Instituição: .....



COMISSÃO DE ÉTICA NO USO DE ANIMAIS  
INSTITUTO BUTANTAN  
(CEUAIB)

São Paulo, 23 de junho de 2006.

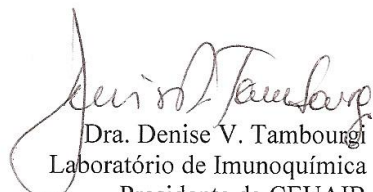
Dr. Otávio A. V. Marques  
Laboratório de Herpetologia  
Instituto Butantan

**Referente Projeto:** “Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes aquáticas da tribo Hydropsini (Colubridae, Xenodontinae)”.

Prezado Pesquisador,

A Comissão de Ética no Uso de Animais do Instituto Butantan (CEUAIB) informa não haver necessidade da submissão à análise do projeto acima referido, visto que o mesmo utilizará apenas material biológico preservado em coleções científicas.

Sem mais para o momento,

  
Dra. Denise V. Tamboungi  
Laboratório de Imunoquímica  
Presidente da CEUAIB

Dedico este trabalho à Rita e à  
minha amada filha Giovanna,  
pelo amor e por tornarem minha  
vida melhor e completa.

Aos meus pais, Augusto e Cecília,  
pelo amor, paciência e apoio  
constantemente.

## AGRADECIMENTOS

Muitas pessoas contribuíram, direta ou indiretamente, para a realização desta tese. Gostaria de expressar aqui minha mais sincera gratidão a todos, especialmente àquelas pessoas do meu convívio, seja pelos laços de amizade, companheirismo ou pelo simples interesse comum em fazer ciência.

Ao **Otavio A. V. Marques** pela orientação, amizade e confiança em minha capacidade de trabalho. Obrigado “**Tatá**” por dividir comigo seu conhecimento a respeito de história natural e ecologia de serpentes.

À **CAPES** e **FAPESP** (processo nº 06/50279-8) pelo apoio financeiro, essencial à realização deste trabalho.

À **Selma M. Almeida-Santos** pela amizade, conselhos, pelas valiosas críticas e sugestões feitas ao longo do desenvolvimento deste trabalho e por dividir comigo seu conhecimento a respeito de reprodução de serpentes.

Ao **Francisco L. Franco “Kiko”** e **Marcio Martins** pela amizade e pelas críticas e sugestões feitas à versão preliminar deste trabalho.

Ao **Hebert Ferrarezzi** pela amizade, discussões, indicação de literatura e por dividir comigo seu conhecimento a respeito de sistemática filogenética.

Ao **Ricardo J. Sawaya** pela amizade, pelas críticas e sugestões e por dividir comigo seu conhecimento a respeito de ecologia de serpentes e análises estatísticas.

Ao **Valdir J. Germano** pelas críticas e sugestões feitas ao trabalho, pelo apoio constante e essencial ao trabalho de coleção, por dividir comigo sua experiência a respeito de taxonomia e história natural de serpentes, mas sobretudo pela amizade conquistada ao longo desses anos de convivência.

Ao **Donizete N. Pereira** pela amizade, pelas intermináveis (mas muito agradáveis) conversas a respeito de quase tudo, pelas críticas e sugestões ao trabalho e informações fornecidas sobre

as cobras d'água do “sertão” paulista. **Doni**, obrigado por dividir comigo seus conhecimentos e experiências de trabalhos de campo.

Ao **Jorge Henrique N. Rosa** pela amizade, convivência, caronas ao Butantan e incontáveis conversas, pelas críticas e sugestões ao trabalho e paciência em assistir as prévias de minha qualificação.

À **Karina N. Kasperoviczus** pela amizade, carinho, apoio constante e ajuda na formatação final do trabalho.

Ao **Antonio C. O. R. da Costa “Totô”** pela grande amizade, convivência e pela confecção dos desenhos que ilustraram este trabalho.

Ao **Leonardo de oliveira “ZL”** pela amizade, apoio e pelas diversas discussões a respeito de glândulas, comportamentos e ecologia das cobras d'água.

Ao **Henrique B. Braz** pela amizade e pelas discussões a cerca de oviparidade e viviparidade em serpentes.

Ao **Edson Cinaqui Filho** pela ajuda na coleta de dados, convivência e vontade (ou paciência) de aprender e também de me ensinar.

Aos estagiários, ex-estagiários e funcionários do Laboratório de Ecologia e Evolução: **Ana Bárbara Barros, Ana Paula Z. Pietri, Camilla Bruno Di Nizzo, Claudia M. H. Ribas, Claudio A. Rojas, Cristian A. Gomes, Donizete N. Pereira, Edson Cinaqui Filho, Fausto E. Barbo, Fernanda C. Centeno, Fernando M. Couto, Hebert Ferrarezzi, Henrique B. Braz, Jorge Henrique N. Rosa, Karina N. Kasperoviczus, Letícia R. Sueiro, Lilian Parpinelli, Lívia C. Santos, Maria Adelaida H. Argáez, Maria José J. Silva, Murilo G. Rodrigues, Nancy Oguiura, Otavio A. V. Marques, Rafael P. Bovo, Ricardo J. Sawaya, Roberto H. Nomura, Rogério L. Zacariotti, Selma M. Almeida-Santos, Taís Machado, Thaís B. G. Costa, Thaís H. Condez, Verônica Alberto Barros, Vivian C. Trevine** pela amizade, convívio, trocas de experiência e por tornarem meus dias mais agradáveis. Obrigado também à **Darina B. Favorito, Maria M. Vendramini e Vera M. Torres** pela amizade, carinho, paciência e pelas “brigas” que sempre deixavam os dias mais divertidos.



Aos funcionários do Laboratório de Herpetologia: **Amauri Ferraz, Antonio Carlos Barbosa, Carlos Rodrigues Paz, Fátima Cagnotto, Francisco L. Franco, Gileno do Brasil, João Carlos Ferreira, José Pedro Guilhermino, Marcelo Ribeiro Duarte, Marisa de Lima, Marlene Penha Santana, Myriam E. Callefo, Valdir J. Germano** pela amizade e convívio.

Ao **Francisco L. Franco “Kiko”** e **Wilson Fernandes** por permitirem o acesso à coleção de serpentes do Instituto Butantan e às dependências do Laboratório de Herpetologia.

À **Lucéia Bonora** e **Richard Vogt** pelo envio de informações, empréstimo de exemplares preservados no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e pela autorização para coleta de dados.

À **Ana Lúcia Prudente** por permitir o acesso à coleção herpetológica do Museu Paraense Emílio Goeldi. À **Alessandra Travassos** e **João Fabrício Sarmiento** pelo auxílio no trabalho de laboratório e envio de dados. Aos colegas do MPEG e UFPA: **Alessandra Travassos, Ana Prudente, Darlan Feitosa, Gleomar Maschio, João Fabrício Sarmiento, Luciano Fogaça “Miúdo”, Luiz Paulo Albarelli, Márcio Amorim, Maria Cristina dos Santos Costa “Kita”, Marinus Hoogmoed, Pedro Abe, Tereza Cristina S. Ávila-Pires “TC”, Wáldima Rocha**, etc, pela hospitalidade durante minha permanência em Belém.

Ao **Pedro Abe** (UFPA) pelo envio de dados morfológicos, reprodutivos e alimentares de *Helicops angulatus* do leste do Pará. Esses dados foram complementados pelas informações obtidas no presente estudo o que permitiu melhor caracterização da história natural dessa serpente e possibilitou comparações com outras espécies da tribo.

Ao **Ronaldo Fernandes** por permitir o acesso à coleção herpetológica do Museu Nacional. À **Eliza Ribeiro** pelo auxílio no trabalho de laboratório. Aos colegas do MN e UFRJ: **Adriano Silveira, Daniel Fernandes “Bauru”, Eliza Ribeiro, Paulo Passos, Paulo R. Nascimento “Paulinho”, Roberta R. Pinto, Ronaldo Fernandes**, etc, pelo envio de informações e pela hospitalidade durante minha permanência no Rio de Janeiro.

Ao **Hélio de Queiroz B. Fernandes** pelo empréstimo de exemplares preservados no Museu de Biologia Mello Leitão e autorização para coleta de dados.

À **Fátima M. de Souza, Paulo R. Manzani e Ivan Sazima** pelo envio de informações, pelo empréstimo de serpentes preservadas no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas e autorização para coleta de dados.

Ao **Hussam Zaher** por permitir o acesso à coleção herpetológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. À **Carolina Mello** pelo envio de informações e pelo auxílio no trabalho de laboratório. Ao **Pedro Nunes** pelas conversas e discussões a respeito da filogenia e ecologia dos *Hydropsini*

À **Maria Ermelinda Oliveira** pela amizade, envio de informações, empréstimo de serpentes preservadas na Fundação de Medicina Tropical do Amazonas e pela autorização para coleta de dados.

À **Vanda Lúcia Ferreira** por permitir o acesso à coleção zoológica de referência do Campus de Corumbá, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul. À **Liliana Piatti** pelo auxílio no trabalho de laboratório.

À **Vanda Lúcia Ferreira** pelo envio de dados morfológicos e reprodutivos de *Helicops leopardinus* da região do Pantanal. Esses dados foram complementados pelas informações obtidas no presente estudo o que permitiu melhor caracterização da história natural dessa serpente e possibilitou comparações com outras espécies da tribo.

Ao **Marcos André de Carvalho** pelo envio de informações, empréstimo de exemplares preservados na coleção zoológica da Universidade Federal do Mato Grosso e autorização para coleta de dados.

À **Flora Juncá** pelo envio de informações, empréstimo de exemplares preservados na coleção zoológica da Universidade Estadual de Feira de Santana e autorização para coleta de dados.

Ao **Breno Hamdan** pelo envio de informações do nascimento de uma ninhada de *Helicops leopardinus* proveniente da Bahia.

Ao **Cristiano Nogueira “Crinog”, Gleomar Maschio, Marcio Martins, Maria Cristina dos Santos Costa “Kita”, Paula H. Valdujo, Ricardo K. Ribeiro “Anão”** pelo envio de fotos de alguns hidropsíneos.

Ao **Marcio Martins** pelo envio de informações coletadas na natureza.

Ao **Luís Felipe S. Aguiar** do Museu de Ciência e Tecnologia da PUC do Rio Grande do Sul pelo envio de dados alimentares de *Helicops infrataeniatus* da região sul do Brasil.

Ao **Alfredo P. S. Júnior** e **Jossehan G. da Frota** pelo envio de literatura, de informações coletadas na natureza e de dados morfológicos de recém nascidos de *Pseudoeryx plicatilis* e *Helicops polylepis* tombados na coleção das Faculdades Integradas do Tapajós.

Ao **Carlos A. Figueiredo, Cristiano R. Moreira, José P. Pombal Jr., Luciano Fogaça “Miúdo”, Miguel Trefaut U. Rodrigues, Mônica de Toledo-Piza Ragazzo, Paulo H. F. Lucinda, Ricardo J. Sawaya, Vanessa K. Verdade, Wilson Costa** pela ajuda na difícil missão de identificar os conteúdos estomacais dos Hydropsini. Com esses colegas, certamente aprendi bastante a respeito de ecologia e sistemática de peixes, anfíbios e lagartos.

À **Maria José**, bibliotecária do Instituto de Ciências Biomédicas (ICB-USP) pela revisão final do trabalho.

À **Rita de Cássia Alves** pela paciência, companheirismo, cooperação e amor.

Aos meus pais, **Augusto Scartozzoni Neto** e **Cecília Roveri Scartozzoni**, e ao meu irmão **Adriano Roveri Scartozzoni**, pelo amor e apoio constantes.

Muito obrigado a todos!

## RESUMO

Scartozzoni RR. Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes aquáticas da tribo Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae) [Tese]. São Paulo: Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo; 2009.

A tribo Hydropsini compreende três gêneros de serpentes. Dados alimentares são escassos, mas indicam que as espécies consomem principalmente peixes e secundariamente anfíbios anuros. Os Hydropsini são ovíparos ou vivíparos e o polimorfismo é sugerido para algumas espécies. Entretanto, outros aspectos reprodutivos são desconhecidos para a maioria dessas serpentes. Por outro lado, as relações filogenéticas entre os Hydropsini estão estabelecidas. Este trabalho teve como objetivo caracterizar a reprodução e alimentação de doze espécies dos três gêneros, mapear a evolução e analisar possíveis relações entre a evolução de caracteres morfológicos, reprodutivos e alimentares, utilizando a filogenia disponível. Dados foram obtidos de indivíduos preservados (N = 2.871) de espécies amazônicas (*Hydrops* spp., *Pseudoeryx* spp., *Helicops hagmanni*, *H. trivittatus*, *H. angulatus*, *H. polylepis*), do sudoeste (*H. leopardinus*) e sudeste do Brasil (*H. carinicaudus*, *H. modestus*, *H. infrataeniatus*, *H. gomesi*). Os Hydropsini são especialistas em peixes, porém algumas *Helicops* (exceto *H. hagmanni*) podem consumir anfíbios e lagartos. *Hydrops triangularis* e *P. plicatilis* são especialistas em peixes alongados (Synbranchiformes). Peixes Gymnotiformes, Siluriformes e Perciformes foram dominantes nas dietas de *Hy. martii*, *H. polylepis* e *H. hagmanni*, respectivamente. Nenhum tipo de presa teve dominância importante nas dietas das demais espécies, porém Perciformes foram consumidos com maior frequência pela maioria. Esses dados indicam que as espécies diferem quanto ao local de forrageio. Aparentemente, o ancestral da tribo possuía cabeça pequena e dieta composta por Synbranchiformes. A dieta se torna mais ampla e o tamanho da cabeça parece ter aumento no ancestral de *Helicops*. As presas consumidas por muitas *Helicops* possuem corpos relativamente mais altos e são mais robustas o que pode explicar alterações no crânio de determinadas espécies. Fêmeas atingem a maturidade com tamanho, relativo ao tamanho médio dos adultos, similar em comparação aos machos. Fêmeas são maiores, possuem maior cabeça, circunferência e cauda mais curta que machos. O menor tamanho dos machos indica que o ritual de combate não deve ocorrer na tribo. Os Hydropsini são ovíparos ou vivíparos e o polimorfismo foi confirmado para *H. angulatus*. A reprodução da maioria das espécies deve ser bienal, já que menos de 50% das fêmeas estavam reprodutivas. Os ciclos das fêmeas são sazonais, exceto para *H. angulatus*. A reprodução das espécies amazônicas ocorre ao longo da estação seca e parte da chuvosa. Ciclos reprodutivos restritos às chuvas ocorrem para as espécies do sudeste e sudoeste. Diferenças nos ciclos das fêmeas podem estar associadas à variação no clima dessas regiões. A espermatogênese pode ser contínua ou sazonal. Os ductos deferentes de muitas espécies estão maiores na seca, sugerindo a ocorrência de cópula nesta estação. A fecundidade e o tamanho dos filhotes, relativos ao tamanho das fêmeas, não diferiu entre serpentes ovíparas e vivíparas. A oviparidade é característica plesiomórfica e a viviparidade pode ter surgido três vezes entre as *Helicops*. A fecundidade parece aumentar no ancestral do clado (*Pseudoeryx*, *Helicops*), o qual é composto por serpentes mais robustas em comparação a *Hydrops* e a muitos Xenodontinae. Porém, o tamanho dos filhotes tende a diminuir nessas serpentes.

**Palavras-chave:** Serpentes. Hydropsini. História Natural. Reprodução. Alimentação.

## ABSTRACT

Scartozzoni RR. Reproductive strategies and feeding ecology of the aquatic snakes of the tribe Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae) [Doctoral thesis]. São Paulo: Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo; 2009.

The tribe Hydropsini comprises three genera of snakes. Information on food habits is scarce. However previous data indicate that species feed mainly upon fishes but also eat anurans. The Hydropsini are oviparous or viviparous and the polymorphism is suggested for some species. Other reproductive traits are unknown for most species. On the other hand, the phylogenetic relationships of Hydropsini are established. This study aimed to characterize the reproduction and the feeding habits of twelve species of three genera, hypothesise the evolution of morphological, reproductive and diet characters, as well as probable relationships among these traits. Data were obtained from preserved individuals (N = 2.871) of species from northern (*Hydrops* sp., *Pseudoeryx* sp., *Helicops hagmanni*, *H. trivittatus*, *H. angulatus*, *H. polylepis*), southwestern (*H. leopardinus*) and southeastern Brazil (*H. carinicaudus*, *H. modestus*, *H. infrataeniatus*, *H. gomesi*). The Hydropsini feed on fishes, but most *Helicops* eat also frogs and eventually lizards. *Hydrops triangularis* and *P. plicatilis* are specialized on Synbranchiformes fishes. Siluriformes, Perciformes and Gymnotiformes were the dominant item in of *H. polylepis*, *H. hagmanni* and *Hy. martii*, respectively. Other species eat several fishes, but Perciformes were consumed more frequently by most. These data here obtained suggest that the species differ in foraging microhabitat. The ancestor of the tribe probably had small head and diet composed predominantly by Synbranchiformes. The diet became widespread and the size of the head increase in the ancestor of *Helicops*. The preys consumed by most *Helicops* are stouter and have higher bodies, which may explain changes in the skull of some species. Females and males attain sexual maturity at similar body size, but adult females are larger. Moreover females have larger head and body circumference, and shorter tail than males. The smaller size of males indicates that the combat behavior should not occur in the tribe. The Hydropsini are oviparous or viviparous and the polymorphism was confirmed to *H. angulatus*. The reproduction of most species may be biennial, since less than 50% of females were reproductive. The cycles of females are seasonal. At the least *H. angulatus*, has continuous cycle. The reproduction of the Amazonian species occurs throughout the dry season and part of the rainy season. Cycles restricted mainly to the rainy season occur for species in southeastern and southwestern. Differences in the females cycles may be related to distinct climate in the occurrence areas of the species. The spermatogenesis are continuous or seasonal (restricted to the dry or rainy season). The diameter of deferent ducts of most species are larger in the dry season, suggesting that mating is restricted to this season. The fecundity and size of newborns, relative to the body size of female, was similar among species and did not differ between oviparous and viviparous snakes. The oviparity is plesiomorphic and the viviparity may have arisen at the least three times among *Helicops*. The fecundity increases in the ancestor of the clade (*Pseudoeryx*, *Helicops*), which is stouter than *Hydrops* and many Xenodontinae. However, the size of newborns tends to decrease in these snakes.

**Key words:** Serpentes. Hydropsini. Natural History. Reproduction. Feeding.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

|  |    |
|--|----|
| <b>Quadro 1</b> - Número de exemplares analisados para cada espécie de <i>Hydropsini</i> .....                 | 30 |
| <b>Quadro 2</b> - Procedências das amostras para cada espécie de <i>Hydropsini</i> estudada.....               | 31 |
| <b>Figura 1</b> - Variação no comprimento rostro-cloacal (CRC) das espécies.....                               | 41 |
| <b>Figura 2</b> - Variação no comprimento relativo da cauda das espécies (razões entre o CC e o CRC).....      | 41 |
| <b>Figura 3</b> - Variação no comprimento relativo da cabeça das espécies (razões entre o CCAB e o TR).....    | 42 |
| <b>Figura 4</b> - Variação na largura relativa da cabeça das espécies (razões entre o LCAB e o TR).....        | 42 |
| <b>Figura 5</b> - Variação na circunferência relativa do corpo das espécies (razões entre a CIRC e o CRC)..... | 43 |
| <b>Figura 6</b> - Otimização do comprimento rostro-cloacal (CRC) na hipótese filogenética.....                 | 44 |
| <b>Figura 7</b> - Otimização do número de escamas ventrais na hipótese filogenética.....                       | 45 |
| <b>Figura 8</b> - Otimização do comprimento relativo da cauda (CC/CRC) na hipótese filogenética.....           | 45 |
| <b>Figura 9</b> - Otimização do número de escamas subcaudais na hipótese filogenética.....                     | 46 |
| <b>Figura 10</b> - Otimização do comprimento relativo da cabeça (CCAB/TR) na hipótese filogenética.....        | 46 |
| <b>Figura 11</b> - Otimização da largura relativa da cabeça (LCAB/TR) na hipótese filogenética.....            | 47 |

|   |    |
|---|----|
| <b>Figura 12</b> - Otimização da circunferência relativa do corpo (CIRC/CRC) na hipótese filogenética.....  | 47 |
| <b>Quadro 3</b> - Ocorrência da oviparidade e da viviparidade entre os Hydropsini analisados.....   | 55 |
| <b>Figura 13</b> - Otimização do modo reprodutivo na hipótese filogenética.....   | 56 |
| <b>Figura 14 A-F</b> - Ciclos reprodutivos das fêmeas dos Hydropsini.....   | 60 |
| <b>Figura 15 A-F</b> - Ciclos reprodutivos das fêmeas dos Hydropsini.....   | 61 |
| <b>Figura 16</b> - Extensão da vitelogênese e gestação de doze espécies de Hydropsini.....  | 62 |
| <b>Figura 17</b> - Variação ao longo do ano no volume relativo dos testículos (Volume/CRC) de oito espécies.....  | 64 |
| <b>Figura 18</b> - Variação ao longo do ano no diâmetro relativo dos ductos deferentes (Ducto/CRC) de oito espécies.....  | 65 |
| <b>Figura 19</b> - Relação entre o CRC médio das fêmeas e a fecundidade média dos Hydropsini.....   | 68 |
| <b>Figura 20</b> - Relação entre o CRC médio das fêmeas e o CRC médio dos filhotes dos Hydropsini.....  | 68 |
| <b>Figura 21</b> - Otimização da fecundidade relativa (razões médias obtidas entre a fecundidade e o CRC das fêmeas) na hipótese filogenética.....                  | 69 |
| <b>Figura 22</b> - Otimização do tamanho relativo dos filhotes (razões médias obtidas entre o CRC dos filhotes e o CRC das serpentes) na hipótese filogenética..... | 69 |
| <b>Figura 23</b> - Relação entre a circunferência relativa média do corpo (CIRC/CRC) e a fecundidade relativa média (FEC/CRC).....                                  | 70 |

|   |     |
|---|-----|
| <b>Figura 24</b> - Relação entre a fecundidade relativa média (FEC/CRC) e o tamanho relativo médio dos filhotes (CRC filhotes/CRC das fêmeas).....  | 70  |
| <b>Figura 25</b> - Composição da dieta dos Hydropsini.....  | 89  |
| <b>Figura 26</b> - Otimização dos hábitos alimentares na hipótese filogenética.....   | 90  |
| <b>Figura 27</b> - Otimização dos itens exclusivos (e.g. peixes Synbranchiformes para <i>P. plicatilis</i> ) e dos itens mais consumidos pelas demais espécies na hipótese filogenética dos Hydropsini..... | 90  |
| <b>Figura 28</b> - Otimização dos índices de amplitude da dieta (B), calculados considerando as ordens dos itens consumidos, na hipótese filogenética dos Hydropsini.....                                   | 91  |
| <b>Figura 29</b> - Relação entre o comprimento rostro-cloacal (CRC) médio das serpentes e o comprimento total (CTp) médio das presas consumidas pelos Hydropsini.....                                       | 92  |
| <b>Figura 30</b> - Relação entre a massa média (M) do corpo das serpentes e a massa média (Mp) do corpo das presas consumidas pelos Hydropsini.....   | 93  |
| <b>Figura 31</b> - Relação entre a largura média da cabeça (LCAB) das serpentes e a altura média do corpo (ACp) das presas consumidas pelos Hydropsini.....   | 93  |
| <b>Figura 32</b> - Relações entre o comprimento rostro-cloacal (CRC) das serpentes e o comprimento total (CTp) das presas consumidas por dez espécies analisadas.....                                       | 100 |



## LISTA DE TABELAS

|  |    |
|--|----|
| <b>Tabela 1</b> - Comprimento rostro-cloacal dos adultos (CRC, mm), índices de dimorfismo sexual (SSD) e tamanho relativo de maturação sexual (CRCms).....                           | 49 |
| <b>Tabela 2</b> - Comprimento médio da cauda (CC), da cabeça (CCAB), largura média da cabeça (LCAB) e circunferência média do corpo (CIRC) de machos e fêmeas adultas.....           | 50 |
| <b>Tabela 3</b> - Resultados da ANCOVA para as comparações das variáveis morfológicas entre machos e fêmeas adultas.....   | 51 |
| <b>Tabela 4</b> - Comprimento rostro-cloacal (CRC, mm) dos filhotes dos <i>Hydropsini</i> analisados.....  | 52 |
| <b>Tabela 5</b> - Resultados da ANCOVA para as comparações das variáveis morfológicas entre machos e fêmeas nos filhotes.....  | 53 |
| <b>Tabela 6</b> - Resultados da ANCOVA para as comparações, ao longo do ano, quanto ao volume dos testículos e diâmetro dos ductos deferentes dos <i>Hydropsini</i> .....            | 63 |
| <b>Tabela 7</b> - Fecundidade média, resultados das regressões entre o CRC das fêmeas (mm) e a fecundidade, CRC médio dos filhotes (mm) e massa relativa média da ninhada (RCM)..... | 67 |
| <b>Tabela 8</b> - Número e frequência de serpentes alimentadas e de serpentes que consumiram peixes, anfíbios ou lagartos.....   | 75 |
| <b>Tabela 9</b> - Dieta de <i>Hydrops triangularis</i> .....   | 76 |
| <b>Tabela 10</b> - Dieta de <i>Hydrops martii</i> .....  | 77 |
| <b>Tabela 11</b> - Dieta de <i>Pseudoeryx plicatilis</i> .....   | 78 |
| <b>Tabela 12</b> - Dieta de <i>Helicops hagmanni</i> .....   | 79 |

|   |     |
|---|-----|
| <b>Tabela 13</b> - Dieta de <i>Helicops carinicaudus</i> .....  | 80  |
| <b>Tabela 14</b> - Dieta de <i>Helicops modestus</i> .....  | 81  |
| <b>Tabela 15</b> - Dieta de <i>Helicops infrataeniatus</i> baseada principalmente em dados da literatura.....   | 82  |
| <b>Tabela 16</b> - Dieta de <i>Helicops leopardinus</i> baseada em dados originais e da literatura.....   | 83  |
| <b>Tabela 17</b> - Dieta de <i>Helicops angulatus</i> baseada em dados originais e da literatura.....   | 85  |
| <b>Tabela 18</b> - Dieta de <i>Helicops polylepis</i> .....   | 87  |
| <b>Tabela 19</b> - Amplitude (B; entre parênteses) e sobreposição ( $\phi$ ) da dieta considerando as ordens dos itens identificados na dieta dos Hydropsini.....   | 88  |
| <b>Tabela 20</b> - Amplitude (B; entre parênteses) e sobreposição ( $\phi$ ) da dieta considerando as famílias dos itens identificados na dieta dos Hydropsini.....   | 88  |
| <b>Tabela 21</b> - Tamanho relativo médio das presas consumidas pelos Hydropsini (razões médias entre o CTp, ACp e Mp das presas e o CRC, LCAB e M das serpentes).....  | 94  |
| <b>Tabela 22</b> - Número e freqüência de serpentes alimentadas considerando o sexo e o estado reprodutivo dos exemplares (imatuross e adultos).....  | 96  |
| <b>Tabela 23</b> - Número e freqüência de fêmeas vitelogênicas ou grávidas alimentadas.....   | 97  |
| <b>Tabela 24</b> - Número e freqüência de serpentes alimentadas com as ordens dos peixes e famílias dos anfíbios e lagartos identificadas.....  | 98  |
| <b>Tabela 25</b> - Relações entre o comprimento rostro-cloacal das serpentes (CRC) e o comprimento total (CTp) e forma relativa do corpo das presas consumidas (razões obtidas entre o CTp, ACp e Mp das presas e o CRC das serpentes)..... | 101 |

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ACp - Altura do corpo das presas

ANOVA - Análise de variância

ANCOVA - Análise de covariância

CC - Comprimento da cauda

CCAB - Comprimento da cabeça

CEUCH - Coleção de Referência de Zoologia, seção de Herpetologia da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, campus de Corumbá

CIRC - Circunferência do corpo

CRC - Comprimento rostro-cloacal

CT - Comprimento total

CTp - Comprimento total das presas

CVB - Coleção Vital Brazil do Instituto Butantan

EC - Estação chuvosa

ES - Estação seca

FEC - Final da estação chuvosa

FES - Final da estação seca

IBSP - Instituto Butantan

IEC - Início da estação chuvosa

IES - Início da estação seca

IMTM - Instituto de Medicina Tropical do Amazonas

INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

LCAB - Largura da cabeça

LPHA - Laboratório de Pesquisas Zoológicas das Faculdades Integradas do Tapajós

M - Massa do corpo das serpentes

MBML - Museu de Biologia Mello Leitão

MCP - Museu de Ciência e Tecnologia da PUC do Rio Grande do Sul

MNRJ - Museu Nacional do Rio de Janeiro

Mp - Massa das presas

MPEG - Museu Paraense Emílio Goeldi

MZUSP - Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

RCM - Massa relativa da ninhada (= Relative Clutch Mass)

SSD - Índice de dimorfismo sexual quanto ao tamanho do corpo (= sexual size dimorphism)

TR - Comprimento do tronco

UEFS - Universidade Estadual de Feira de Santana

UFMT - Universidade Federal do Mato Grosso

ZUEC - Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas

## SUMÁRIO

|  |    |
|--|----|
| <b>1 INTRODUÇÃO</b>                                      | 23 |
| 1.1 HISTÓRIA NATURAL DE SERPENTES                        | 23 |
| <b>1.1.1 Aspectos gerais da reprodução de serpentes</b>  | 23 |
| <b>1.1.2 Aspectos gerais da alimentação de serpentes</b> | 24 |
| 1.2 ESTUDOS COM SERPENTES NEOTROPICAIS                   | 25 |
| 1.3 POR QUE ESTUDAR OS HYDROPSINI?                       | 26 |
| <b>2 OBJETIVOS</b>                                       | 28 |
| 2.1 OBJETIVO GERAL                                       | 28 |
| 2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS                                | 28 |
| <b>3 MATERIAL E MÉTODOS</b>                              | 29 |
| 3.1 TAMANHOS E PROCEDÊNCIAS DAS AMOSTRAS                 | 29 |
| 3.2 MORFOLOGIA   | 32 |
| <b>3.2.1 Análise dos dados morfológicos</b>              | 32 |
| 3.3 REPRODUÇÃO   | 33 |
| <b>3.3.1 Análise dos dados reprodutivos</b>              | 33 |
| 3.3.1.1 <i>Maturidade sexual</i>                         | 33 |
| 3.3.1.2 <i>Reprodução das fêmeas</i>                     | 34 |
| 3.3.1.3 <i>Reprodução dos machos</i>                     | 35 |
| 3.4 ALIMENTAÇÃO  | 35 |
| <b>3.4.1 Análise dos dados alimentares</b>               | 36 |
| 3.5 ANÁLISES COMPARATIVAS                                | 37 |
| <b>3.5.1 Otimização de caracteres</b>                    | 37 |
| <b>3.5.2 Contrates independentes</b>                     | 38 |
| <b>3.5.3 Hipótese filogenética</b>                       | 38 |
| <b>4 RESULTADOS</b>                                      | 40 |
| 4.1 MORFOLOGIA   | 40 |
| <b>4.1.1 Variações interespecíficas</b>                  | 40 |
| <b>4.1.2 Evolução da morfologia</b>                      | 43 |
| <b>4.1.3 Variações intraespecíficas</b>                  | 48 |
| 4.1.3.1 <i>Tamanho de maturação sexual</i>               | 48 |
| 4.1.3.2 <i>Dimorfismo sexual</i>                         | 48 |
| 4.2 REPRODUÇÃO   | 54 |

|  |     |
|--|-----|
| <b>4.2.1 Modos reprodutivos</b> .....  | 54  |
| <i>4.2.1.1 Evolução dos modos reprodutivos</i> .....                           | 54  |
| <b>4.2.3 Ciclos reprodutivos</b> .....   | 56  |
| <i>4.2.3.1 Freqüências reprodutivas</i> .....                                  | 56  |
| <i>4.2.3.2 Ciclos reprodutivos das fêmeas</i> .....                            | 56  |
| <u>4.2.3.2.1 Síntese dos ciclos das fêmeas</u> .....                           | 59  |
| <i>4.2.3.3 Ciclos reprodutivos dos machos</i> .....                            | 63  |
| <b>4.2.4 Fecundidade</b> .....   | 66  |
| <i>4.2.4.1 Evolução da fecundidade</i> .....                                   | 66  |
| <b>4.3 ALIMENTAÇÃO</b> .....   | 71  |
| <b>4.3.1 Composição da dieta</b> .....   | 71  |
| <i>4.3.1.1 Aspectos gerais da dieta dos Hydropsini</i> .....                   | 73  |
| <i>4.3.1.2 Evolução dos hábitos alimentares</i> .....                          | 74  |
| <b>4.3.2 Relações entre o tamanho das serpentes e o das presas</b> .....       | 91  |
| <b>4.3.3 Variações intraespecíficas</b> .....                                  | 95  |
| <b>5 DISCUSSÃO</b> .....   | 102 |
| <b>5.1 ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS</b> .....                                      | 102 |
| <b>5.1.1 Dimorfismo sexual no tamanho do corpo e da cauda</b> .....            | 102 |
| <b>5.1.2 Modos reprodutivos</b> .....  | 103 |
| <b>5.1.3 Freqüências reprodutivas</b> .....                                    | 105 |
| <b>5.1.4 Ciclos reprodutivos das fêmeas</b> .....                              | 106 |
| <b>5.1.5 Ciclos reprodutivos dos machos e possível período de cópula</b> ..... | 108 |
| <b>5.1.6 Tamanho de maturação e fecundidade</b> .....                          | 110 |
| <b>5.2 ECOLOGIA ALIMENTAR</b> .....  | 112 |
| <b>5.2.1 Composição da dieta</b> .....   | 112 |
| <b>5.2.2 Táticas e locais de forrageio</b> .....                               | 113 |
| <b>5.2.3 Dieta e disponibilidade de presas</b> .....                           | 115 |
| <b>5.2.4 Dieta e morfologia da cabeça</b> .....                                | 116 |
| <b>5.2.5 Variações intraespecíficas na dieta</b> .....                         | 118 |
| <i>5.2.5.1 Variações geográficas</i> .....                                     | 118 |
| <i>5.2.5.2 Variações ontogenéticas e sexuais na dieta</i> .....                | 119 |
| <i>5.2.5.3 Dimorfismo sexual no tamanho da cabeça</i> .....                    | 120 |

|                                 |     |
|---------------------------------|-----|
| <b>6 CONCLUSÕES</b>             | 121 |
| <b>7 PERSPECTIVAS DE ESTUDO</b> | 124 |
| <b>REFERÊNCIAS</b>              | 125 |
| <b>APÊNDICE A</b>               | 143 |
| <b>APÊNDICE B</b>               | 149 |
| <b>APÊNDICE C</b>               | 151 |
| <b>APÊNDICE D</b>               | 152 |
| <b>APÊNDICE E</b>               | 153 |
| <b>APÊNDICE F</b>               | 154 |
| <b>APÊNDICE G</b>               | 159 |
| <b>APÊNDICE H</b>               | 160 |

# 1 INTRODUÇÃO

## 1.1 HISTÓRIA NATURAL DE SERPENTES

A história natural foca atenção no organismo e descreve seus hábitos e interações, incluindo o uso do ambiente, os modos e estratégias reprodutivas, os comportamentos e hábitos alimentares e as táticas defensivas (Greene, 1986, 1994). Portanto, a história natural constitui a informação básica para testes de hipóteses e formulações de teorias em muitas áreas da biologia, como fisiologia, ecologia, biologia evolutiva e da conservação (Greene, 1986, 1994, 2005; Greene e Losos, 1988) e favorece a integração entre diversos níveis do estudo biológico (Bartholomew, 1986; Greene, 2005).

### 1.1.1 Aspectos gerais da reprodução de serpentes

A reprodução é o aspecto mais abordado em estudos de história natural de serpentes, possivelmente devido a grande diversidade de estratégias reprodutivas existentes dentro do grupo (Seigel e Ford, 1987; Shine, 2003). Estudos com reprodução de serpentes incluem as descrições dos modos reprodutivos (ovíparo ou vivíparo), períodos de vitelogênese, ovulação e gestação, períodos de espermatogênese e de acasalamento, fecundidade (número, tamanho e massa dos filhotes ou ovos produzidos), tamanho de maturação e dimorfismo sexual (Parker e Plummer, 1987; Seigel e Ford, 1987; Shine, 1993).

Divergências entre espécies em muitos caracteres reprodutivos podem estar associadas a variações no clima (e.g., temperatura e precipitação) ou na morfologia e ecologia (e.g., uso de certos ambientes) (Shine, 1985, 1988, 1994a; Shine e Brown, 2008). Esse conhecimento tem permitido o reconhecimento de tendências e a elaboração de hipóteses a respeito das forças seletivas responsáveis em gerar a diversidade de estratégias reprodutivas das serpentes. Por exemplo, a viviparidade evoluiu a partir da oviparidade em diversos grupos de serpentes, usualmente em associação à invasão de regiões de clima frio ou em áreas onde as variações climáticas são imprevisíveis (Shine, 1985). Tinkle e Gibbons (1977) sugerem que o uso do ambiente aquático também pode ter favorecido a evolução da viviparidade em determinadas linhagens. Em outro exemplo, as fêmeas das serpentes geralmente são maiores que machos, porém a evolução do ritual de combate entre machos para acesso às fêmeas está intimamente associada ao maior tamanho corporal nos machos em algumas linhagens (e.g., em muitos Colubridae e Elapidae; Shine, 1994a).



A fecundidade em serpentes sofre forte influência do tamanho do corpo, o que poderia explicar a grande variação intra e interespecífica nessa característica (Seigel e Ford, 1987). Variações entre as espécies também estão relacionadas aos modos reprodutivos (serpentes vivíparas tendem a ter menor fecundidade, devido ao maior custo reprodutivo da viviparidade; Seigel e Fitch, 1984) ou ao uso de determinados ambientes (serpentes de hábitos arborícolas e aquáticos, devido a restrições morfológicas ou ao tipo de locomoção empregado, possuem menor fecundidade que espécies terrícolas relacionadas; Pizzatto, Almeida-Santos e Shine, 2007; Shine, 1988).

O aspecto melhor conhecido da reprodução de serpentes é o ciclo reprodutivo (Seigel e Ford, 1987). Em regiões de clima temperado, a gametogênese e embriogênese estão restritas aos períodos mais quentes do ano (na primavera e verão; Seigel e Ford, 1987). Em regiões de clima tropical, os ciclos reprodutivos das fêmeas e dos machos são mais variáveis e podem ser contínuos ou sazonais (Fitch, 1970, 1982; Seigel e Ford, 1987). Variações sazonais no clima (especialmente na temperatura e precipitação) e/ou na disponibilidade de alimento estão entre os principais fatores responsáveis pela ocorrência de ciclos reprodutivos sazonais mesmo entre as espécies distribuídas em regiões tropicais (Brown e Shine, 2006; Madsen e Shine, 2000; Pizzatto, Almeida-Santos e Marques, 2007; Pizzatto, Jordão e Marques, 2008; Shine e Brown, 2008). Porém, diversos aspectos da reprodução das serpentes, incluindo a extensão do ciclo reprodutivo, podem ser conservativos em determinadas linhagens (Pizzatto e Marques, 2007; Seigel e Ford, 1987).

### **1.1.2 Aspectos gerais da alimentação de serpentes**

A alimentação é outro aspecto importante da história natural de serpentes. Estudos a respeito do comportamento e dos hábitos alimentares das serpentes incluem, muitas vezes, análises qualitativas (listas taxonômicas das presas) e quantitativas sobre os itens ingeridos (Mushinsky, 1987).

As serpentes alimentam-se tanto de invertebrados (artrópodes, moluscos e anelídeos), quanto de vertebrados (peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos) (Mushinsky, 1987). Certas espécies possuem dieta generalista ou eurifágica, ou seja, alimentam-se de ampla variedade de presas, ao passo que outras possuem dieta especializada ou estenofágica (Mushinsky, 1987). Especializações alimentares, quanto ao tipo e/ou tamanho das presas consumidas, usualmente implicam em especializações comportamentais (e.g., constrição) e modificações morfológicas (no crânio e no tamanho do corpo e cabeça) associadas à subjugação, imobilização e ingestão

(Greene, 1983; Pough e Groves, 1983; Rodrigues-Robles e Greene, 1999). Algumas espécies piscívoras, por exemplo, possuem alterações no crânio (e.g., alongamento do osso quadrado) e nos dentes, os quais são maiores, fortemente estriados e recurvados (e.g., Acrochordidae e Homalopsidae). Essas características possivelmente estão relacionadas à apreensão e ingestão de peixes (Savitzky, 1983).

Estudos quantitativos sobre a dieta de serpentes muitas vezes enfocam as frequências com que as espécies se alimentam na natureza (Shine, 1986a). Muitas serpentes adquirem a energia que será devotada à reprodução antes do início do período reprodutivo e geralmente cessam a alimentação durante os estágios tardios de vitelogênese e na gravidez (Bonnet, Bradshaw e Shine, 1988; Madsen e Shine, 2000). Porém, algumas espécies não adotam essa estratégia (e.g., serpentes aquáticas do gênero *Nerodia*; Aldridge e Bufalino, 2003). Outros estudos estabelecem as relações entre o tamanho dos predadores e o das presas consumidas (Voris e Moffet, 1981). Esses dados são essenciais para estabelecer as relações de custos e benefícios envolvidos no processo de alimentação e para o teste de hipóteses em ecologia alimentar (Arnold, 1993).

## 1.2 ESTUDOS COM SERPENTES NEOTROPICAIS

O conhecimento atual a respeito da história natural de serpentes deve-se basicamente aos estudos realizados durante décadas em regiões de clima temperado na América do Norte e Europa e com serpentes australianas (Greene, 1997; Shine, 1991a). Na região neotropical, particularmente no Brasil, estudos com história natural tiveram aumento significativo a partir dos anos 90 do século passado. Informações para as serpentes dessa região foram geradas a partir de estudos naturalísticos enfocando espécies (Sazima, 1992), comunidades (Martins e Oliveira, 1999; Vitt e Vangilder, 1983) ou ainda de serpentes mantidas em cativeiro (Lira-da-Silva et al., 1994; Marques e Puerto, 1994; Scartozzoni e Molina, 2004). Porém, foi a partir do exame de serpentes preservadas em coleções que foi possível a caracterização detalhada de diferentes aspectos da história natural de muitas espécies e o reconhecimento de tendências e padrões ecológicos e evolutivos em análises comparativas (Almeida-Santos e Salomão, 2002; Martins, Marques e Sazima, 2002; Pizzatto e Marques, 2007; Pizzatto, Almeida-Santos e Marques, 2007).

Determinados aspectos da história natural se diversificaram amplamente dentro de certas linhagens de serpentes neotropicais (e.g., as estratégias defensivas contra predadores; Martins, 1996). Outros aspectos (e.g., reprodutivos e alimentares) são mais conservativos em muitos

grupos. Por exemplo, dentro do gênero *Bothrops* (família Viperidae), caracteres relacionados a alimentação parecem ter sofrido poucas mudanças durante a evolução do grupo, resultando em pouca variação interespecífica. Muitas dessas serpentes apresentam hábitos generalistas e exibem variação ontogenética na dieta, independente das diferenças em outras características ecológicas (no uso do hábitat ou microhábitat) (Martins, Marques e Sazima, 2002). Diversos caracteres reprodutivos (e.g., extensão dos ciclos reprodutivos e fecundidade) das serpentes dessa região também são conservativos em certas linhagens (e.g., nos Viperidae, Boidae e nas tribos Tachymenini e Philodryadini da família Dipsadidae; Almeida-Santos e Salomão, 2002; Fowler, Salomão e Jordão, 1998; Pizzatto e Marques, 2007; Pizzatto et al., 2008; Scartozzoni e Marques, 2004), mas podem diferir significativamente entre as espécies em alguns grupos (e.g., nas tribos Xenodontini e Pseudoboini da família Dipsadidae; Pizzatto, 2005; Pizzatto, Jordão e Marques, 2008). Entretanto, dados alimentares e reprodutivos ainda são restritos para diversas espécies e linhagens de serpentes neotropicais, impossibilitando comparações e a constatação de tendências em diversos grupos.

### 1.3 POR QUE ESTUDAR OS HYDROPSINI?

A subfamília Xenodontinae (Dipsadidae) é a linhagem mais diversa de serpentes na região neotropical, especialmente na América do Sul (Cadle e Greene, 1993). Diversos grupos monofiléticos dentro da subfamília são reconhecidos, incluindo a tribo Hydropsini, a qual é composta por aproximadamente 20 espécies, inseridas em três gêneros: *Hydrops*, *Pseudoeryx* e *Helicops* (Vidal et al., 2000; Zaher, 1999; Zaher et al., 2009). Essas serpentes possuem diversas adaptações morfológicas associadas ao uso do ambiente aquático (Scartozzoni, 2005) e ocorrem em diferentes habitats aquáticos (Cunha e Nascimento, 1978; Martins e Oliveira, 1999).

Dados alimentares e reprodutivos são escassos, fragmentados ou mesmo inexistentes para a maioria das espécies. Os Hydropsini alimentam-se exclusiva ou predominantemente de peixes, mas algumas serpentes incluem anfíbios anuros na dieta e *H. angulatus* pode predar lagartos semi-aquáticos (Abe, 2006; Aguiar e Di-Bernardo, 2004; Albuquerque e Camargo, 2004; Ávila, Ferreira e Arruda 2006; Cunha e Nascimento, 1978; Martins e Oliveira, 1999). Porém, listas taxonômicas das presas ingeridas estão disponíveis para poucas serpentes, como *Hydrops* sp., *H. leopardinus* e *H. infrataeniatus* (Aguiar e Di-Bernardo, 2004; Albuquerque e Camargo, 2004; Ávila, Ferreira e Arruda 2006) e análises quantitativas envolvendo o tamanho das serpentes e o das presas ingeridas foram realizadas apenas para as duas últimas espécies.

Os Hydropsini podem ser ovíparos ou vivíparos e o polimorfismo quanto a esta característica é sugerido para algumas espécies (Cunha e Nascimento, 1981; Rossman, 1973, 1984). Porém, outros aspectos reprodutivos (e.g., extensão dos ciclos reprodutivos e a fecundidade) são conhecidos em detalhes apenas para *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. angulatus* (Abe, 2006; Aguiar e Di-Bernardo, 2005; Ávila, Ferreira e Arruda 2006).

Apesar da ausência de informações detalhadas da história natural para a maioria dessas serpentes, as relações filogenéticas entre gêneros e espécies de Hydropsini estão relativamente bem estabelecidas (Nunes, 2006). O gênero *Hydrops* é composto por três espécies (*Hy. martii*, *Hy. triangularis* e *Hy. caesurus*; Peters e Orejas-Miranda, 1970; Scrocchi et al., 2005) que ocupam posição basal na tribo. O gênero *Pseudoeryx* é composto por duas espécies (*P. plicatilis* e *P. relictualis*; Peters e Orejas-Miranda, 1970; Schargel et al., 2007) e é irmão do gênero *Helicops*, o qual é composto por cerca de 15 espécies (Frota, 2005; Peters e Orejas-Miranda, 1970; Rossman, 1976; Rossman e Abe, 1979; Rossman e Dixon, 1975). *Helicops hagmanni* e *H. trivittatus* formam clado de posição basal no gênero. Pelo menos outros três cladogramas monofiléticos são reconhecidos no gênero. *Helicops carinicaudus*, *H. modestus*, *H. infrataeniatus* e *H. leopardinus* formam um desses grupos. *Helicops gomesi* e *H. angulatus* são espécies irmãs, formando um clado, o qual é irmão do grupo constituído por *H. pastazae*, *H. petersi*, *H. polylepis* e *H. scalaris* (Nunes, 2006). Portanto, os Hydropsini formam grupo bastante adequado para interpretar a evolução de caracteres morfológicos, reprodutivos e alimentares, reconstruir cenários passados e verificar associações na evolução de caracteres morfológicos e ecológicos (Brooks e McLennan, 1991).

## 2 OBJETIVOS

### 2.1 OBJETIVO GERAL

O presente trabalho teve como objetivo geral caracterizar a biologia reprodutiva e os hábitos alimentares de doze espécies de serpentes, pertencentes aos três gêneros de Hydropsini (Dipsadidae, Xenodontinae).

### 2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Verificar a existência de dimorfismo sexual quanto ao tamanho e forma do corpo;
- Determinar o tamanho mínimo de maturação sexual de machos e fêmeas;
- Determinar os modos reprodutivos (oviparidade e viviparidade) e averiguar a existência de polimorfismo quanto a essa característica, para algumas espécies;
- Caracterizar os ciclos reprodutivos de machos e fêmeas e verificar possíveis influências de fatores ecológicos (e.g., climáticos) na época e extensão dos ciclos;
- Quantificar a fecundidade (número de filhotes ou ovos produzidos) e verificar se essa característica é influenciada pelo modo reprodutivo, tamanho e forma do corpo;
- Caracterizar os hábitos alimentares das espécies quanto ao tipo, tamanho e frequência das presas ingeridas;
- Analisar possíveis relações entre a dieta e o uso de determinados ambientes, tamanho e forma do corpo;
- Mapear a evolução de caracteres morfológicos (tamanho e forma relativa do corpo), reprodutivos (e.g., modos reprodutivos e fecundidade relativa) e alimentares (e.g., tipo de presas consumidas) utilizando a hipótese filogenética dos Hydropsini;
- Verificar possíveis relações entre a evolução de determinados caracteres (e.g., entre a evolução da fecundidade e da forma do corpo).

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 TAMANHOS E PROCEDÊNCIAS DAS AMOSTRAS

Foram analisados 2.888 exemplares de doze espécies, pertencentes aos três gêneros de *Hydropsini* (Quadro 1; Apêndice A). Dados morfológicos, reprodutivos e alimentares foram obtidos de indivíduos preservados nas coleções das seguintes instituições: Instituto Butantan (IBSP), Coleção Vital Brazil do Instituto Butantan (CVB), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Museu de Biologia Mello Leitão (MBML), Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Instituto de Medicina Tropical do Amazonas (IMTM), Coleção Zoológica da Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), Coleção Zoológica da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT) e Coleção de Referência de Zoologia, seção Herpetologia da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, campus de Corumbá (CEUCH). As espécies estudadas (Apêndice B) pertencem aos principais grupos monofiléticos definidos dentro da tribo (Nunes, 2006). Dados para determinadas espécies (e.g., *Pseudoeryx plicatilis*, *Helicops leopardinus*, *H. infrataeniatus*, *H. angulatus* e *H. polylepis*) também foram cedidos por outros pesquisadores e/ou obtidos da literatura (ver referências nos resultados).

As amostras estudadas compreendem exemplares coletados em diferentes regiões do Brasil (Quadro 2; Apêndice A). Para *Hydrops triangularis*, *Hy. martii*, *Pseudoeryx plicatilis*, *Helicops polylepis*, *H. hagmanni*, *H. trivittatus* e *H. angulatus*, as amostras são provenientes, principalmente, de localidades dentro do domínio do bioma Amazônia, região norte do Brasil (entre 85% e 100% dos exemplares analisados). De forma geral, a região norte do Brasil possui clima equatorial quente, com temperaturas médias (entre 25 e 26 °C) relativamente constantes ao longo do ano (mínimas entre 18 e 24 °C e máximas entre 27 e 34 °C) e de três a quatro meses secos entre maio-junho e setembro-outubro (INMET, 2009). A maioria dos exemplares analisados de *H. leopardinus* (cerca de 70%) é proveniente de localidades dentro do domínio do Cerrado e do Pantanal no sudoeste do Brasil. A região sudoeste do Brasil apresenta clima tropical quente (mínimas entre 14 e 21 °C e máximas entre 28 e 34 °C) e de cinco a seis meses secos entre abril-maio e setembro-outubro. Para *H. carinicaudus*, *H. infrataeniatus*, *H. modestus* e *H. gomesi*, as amostras são provenientes, principalmente, de localidades dentro do domínio do Cerrado e da Mata Atlântica no sudeste do Brasil (entre 85% e 100% dos exemplares analisados). A região sudeste do Brasil, de forma geral, possui

clima subtropical (mínimas entre 6 e 21 °C e máximas entre 21 e 33 °C) com período de até seis meses secos (de abril a setembro). Os meses mais secos nas regiões sudoeste e sudeste do Brasil são também os meses mais frios do ano (INMET, 2009).

As amostras de determinadas espécies (e.g., *H. leopardinus* e *H. angulatus*) também compreendem exemplares provenientes de localidades dentro do domínio do Cerrado na região central do Brasil, da Caatinga e da Mata Atlântica no litoral nordestino. O presente trabalho não teve o objetivo de detectar variações populacionais, mas sim caracterizar a morfologia, a reprodução e os hábitos alimentares das espécies de forma geral. Entretanto, análises preliminares não detectaram diferenças nas variáveis medidas entre populações para as espécies amostradas em diferentes regiões do Brasil (e.g., *H. leopardinus* do Pantanal e da Caatinga ou *H. angulatus* da Amazônia e do Cerrado).

Quadro 1 - Número de exemplares analisados para cada espécie de Hydropsini.

| Espécies                     | ♀♀ adultas | ♂♂ adultos | Imaturos | Total |
|------------------------------|------------|------------|----------|-------|
| <i>Hydrops triangularis</i>  | 106        | 82         | 95       | 283   |
| <i>Hy. martii</i>            | 70         | 54         | 61       | 185   |
| <i>Pseudoeryx plicatilis</i> | 23         | 30         | 118      | 171   |
| <i>Helicops hagmanni</i>     | 77         | 66         | 48       | 191   |
| <i>H. trivitattus</i>        | 16         | 3          | 36       | 55    |
| <i>H. carinicaudus</i>       | 67         | 76         | 43       | 186   |
| <i>H. modestus</i>           | 188        | 92         | 273      | 553   |
| <i>H. infrataeniatus</i>     | 97         | 55         | 108      | 260   |
| <i>H. leopardinus</i>        | 121        | 98         | 240      | 459   |
| <i>H. gomesi</i>             | 9          | 5          | 12       | 26    |
| <i>H. angulatus</i>          | 141        | 109        | 61       | 311   |
| <i>H. polylepis</i>          | 30         | 72         | 106      | 208   |
| Total                        | 945        | 742        | 1.201    | 2.888 |

Quadro 2 - Procedências das amostras para cada espécie de Hydropsini estudada.

| Espécies                     | Regiões    | Amplitude de Coordenadas                     |
|------------------------------|------------|--|
| <i>Hydrops triangularis</i>  | N          | 0° 85' S a 10° 49' S, 64° 71' O a 43° 40' L  |
| <i>Hy. martii</i>            | N          | 2° 82' N a 3° 10' S, 65° 58' O a 47° 06' L   |
| <i>Pseudoeryx plicatilis</i> | N, SO      | 2° 82' N a 19° 01' S, 72° 74' O a 44° 78' L  |
| <i>Helicops hagmanni</i>     | N          | 0° 73' S a 4° 39' S, 66° 07' O a 46° 14' L   |
| <i>H. trivittatus</i>        | N, CO      | 1° 01' S a 15° 29' S, 59° 06' O a 47° 18' L  |
| <i>H. carinicaudus</i>       | SE, S      | 19° 14' S a 28° 68' S, 49° 37' O a 40° 07' L |
| <i>H. modestus</i>           | SE         | 19° 93' S a 23° 93' S, 49° 13' O a 43° 35' L |
| <i>H. infrataeniatus</i>     | SE, S      | 17° 58' S a 30° 21' S, 54° 76' O a 48° 32' L |
| <i>H. leopardinus</i>        | SO, CO, NE | 3° 72' S a 22° 19' S, 65° 34' O a 34° 88' L  |
| <i>H. gomesi</i>             | SE         | 19° 31' S a 23° 16' S, 51° 55' O a 47° 00' L |
| <i>H. angulatus</i>          | N, CO, NE  | 0° 90' S a 17° 88' S, 72° 79' O a 35° 13' L  |
| <i>H. polylepis</i>          | N, CO      | 2° 82' N a 18° 51' S, 67° 81' O a 46° 14' L  |

N: Norte

SO: Sudoeste

CO: Centro Oeste

SE: Sudeste

S: Sul

NE: Nordeste



## 3.2 MORFOLOGIA

Para cada exemplar foram obtidos os seguintes dados: (1) comprimento rostro-cloacal (CRC); (2) comprimento da cauda (CC); (3) comprimento da cabeça (CCAB); (4) largura da cabeça (LCAB); (5) circunferência do corpo (CIRC). O CRC e o CC foram obtidos com auxílio de régua milimetrada com precisão de 1 mm. O CCAB e a LCAB foram registrados com auxílio de paquímetro digital com precisão de 0,1 mm. A CIRC foi obtida na região mediana do CRC, com auxílio de fita métrica ou fio flexível (Pough e Groves, 1983) e precisão de 1 mm. Informações morfológicas (CRC, CC e CCAB) de recém-nascidos de *P. plicatilis* (N = 48) e *H. polylepis* (N = 15) e de machos e fêmeas de *H. angulatus* (N = 119; adultos e imaturos) foram obtidas de outros pesquisadores e permitiram melhor caracterização da morfologia dessas espécies.

### 3.2.1 Análise dos dados morfológicos

As médias de CRC foram comparadas entre as espécies utilizando análise de variância (ANOVA) e “a posteriori” pelo teste de Tukey. Para verificar a existência de dimorfismo sexual no tamanho do corpo, as médias de CRC foram comparadas entre machos e fêmeas (nos adultos e nos recém-nascidos) por meio do teste t-Student (ou teste de Mann-Whitney U, quando a estatística não paramétrica foi requerida). O dimorfismo sexual nos adultos foi comparado entre as espécies utilizando o índice de dimorfismo sexual quanto ao tamanho corporal (SSD = “sexual size dimorphism”) que foi calculado como  $[1 - (\text{CRC médio dos adultos do sexo de maior tamanho} / \text{CRC médio dos adultos do sexo de menor tamanho})]$  (Gibbons e Lovich, 1991; Shine, 1994a). Por convenção, índices positivos representam fêmeas maiores que machos (Shine, 1994a).

As outras variáveis morfológicas (CC, CCAB, LCAB e CIRC) foram comparadas, entre as espécies e dentro de cada espécie (entre os sexos nos adultos e nos recém-nascidos), por meio de análise de covariância (ANCOVA) para eliminar a influência do tamanho do corpo sobre as variáveis de interesse. Para o CC e a CIRC a covariável utilizada foi o CRC. Para o CCAB e a LCAB a covariável foi o comprimento do tronco (TR = CRC-CCAB). As razões obtidas entre as variáveis dependentes (CC, CCAB, LCAB e CIRC) e as covariáveis (CRC e TR) foram utilizadas para ilustrar diferenças morfológicas entre as espécies e entre os sexos.

Nas comparações entre as espécies, para todas as variáveis analisadas, foram utilizadas apenas fêmeas adultas como forma de eliminar o efeito de variações ontogenéticas ou sexuais nas variáveis (Martins et al., 2001; Scartozzoni, 2005). As variáveis foram transformadas em seus logaritmos naturais para reduzir a homocedasticidade e homogeneizar as variâncias e foram submetidas a testes de normalidade antes das análises (Zar, 1999). Nas comparações com ANCOVA, as variáveis foram previamente testadas quanto a existência de interação (paralelismo) (Zar, 1999). Todas as análises foram realizadas no programa Statistica versão 7 (StatSoft, 2004), com  $P < 0,05$  como critério de significância.

### 3.3 REPRODUÇÃO

Os exemplares foram dissecados por meio de incisões ventrais e foram registrados os seguintes dados: (1) comprimento do maior folículo ovariano, ovo ou embrião encapsulado no oviduto; (2) número de folículos vitelogênicos, ovos ou embriões; (3) comprimento, largura e espessura dos testículos; (4) diâmetro dos ductos deferentes, próximo à região da cloaca (Almeida-Santos, Pizzatto e Marques, 2006). Essas variáveis foram registradas com o auxílio de paquímetro digital com precisão de 0,1 mm. Dados reprodutivos (tamanho dos folículos ovarianos, tamanho e número dos embriões ou ovos nos ovidutos e tamanho dos testículos) de *H. leopardinus* (N = 39) e *H. angulatus* (N = 119) foram cedidos por outros pesquisadores e complementaram as informações obtidas no presente estudo.

#### 3.3.1 Análise dos dados reprodutivos

##### 3.3.1.1 Maturidade sexual

Fêmeas foram consideradas maduras quando possuíam folículos em vitelogênese ( $> 6$  mm), ovos ou embriões e/ou ovidutos alargados e pregueados (Aldridge, 1979; Shine, 1977a). Machos foram considerados maduros quando possuíam testículos grandes e túrgidos e/ou ductos deferentes opacos e enovelados (Almeida-Santos, Pizzatto e Marques, 2006; Shine, 1977b). As relações entre o tamanho mínimo de maturação (CRC dos menores machos e fêmeas maduras) e o CRC médio dos adultos foram verificadas por meio de regressão linear. Como o tamanho de maturação foi positivamente relacionado ao CRC dos adultos, diferenças entre espécies foram testadas utilizando ANCOVA, tendo como covariável o CRC médio dos adultos e o sexo como fator.

### 3.3.1.2 Reprodução das fêmeas

Os ciclos reprodutivos das fêmeas foram caracterizados a partir da distribuição, ao longo do ano, do tamanho dos folículos ovarianos, dos ovos e dos embriões nos ovidutos. Uma vez que o tamanho dos embriões encapsulados nos ovidutos não necessariamente reflete o desenvolvimento embrionário, pelo menos um dos embriões de cada fêmea, para as espécies vivíparas, foi retirado do oviduto e medido quanto ao comprimento total ( $CT = CRC + CC$ ). O desenvolvimento desses embriões foi categorizado em três fases (Pizzatto e Marques, 2007): fase 1 - logo após a ovulação (e provavelmente fecundação) quando somente o vitelo ou um pequeno embrião ( $CT < 40$  mm) é visível; fase 2 - quando o vitelo ainda é abundante e um embrião com  $CT$  entre 50 e 100 mm é visível; fase 3 - quando o embrião está em estágio avançado de desenvolvimento ( $CT > 100$  mm) e com pouco ou nenhum vitelo aparente. A frequência reprodutiva foi calculada a partir da razão entre o número de fêmeas reprodutivas (em vitelogênese ou contendo ovos ou embriões) e o número total de fêmeas das amostras (Seigel e Ford, 1987).

Foram registrados nascimentos de *H. modestus* trazidas à recepção de serpentes do Laboratório de Herpetologia do IBSP. A massa relativa da ninhada (RCM = “Relative Clutch Mass”) foi obtida pela seguinte razão: massa total da ninhada/massa da fêmea pós-parto + massa total da ninhada (Seigel e Fitch, 1984). Foram anotadas as datas dos nascimentos, o número de filhotes de cada ninhada, bem como o CRC, CC, CCAB, LCAB e CIRC dos recém-nascidos. Para algumas espécies, a presença de corpo lúteo nos ovários foi utilizada como indicativo de nascimentos ou oviposturas recentes (Pizzatto e Marques, 2007).

O número de ovos, embriões nos ovidutos e filhotes forneceram dados de fecundidade. O número de folículos em vitelogênese foi utilizado para estimar a fecundidade somente nos casos em que as amostras de fêmeas contendo ovos ou embriões eram pequenas. As relações entre a fecundidade e o CRC das fêmeas, dentro de cada espécie, foram analisadas por meio de regressões lineares. A fecundidade média e o CRC médio dos filhotes foram comparados, entre as espécies, por meio das regressões lineares entre essas variáveis e o CRC médio das fêmeas. Diferenças nessas variáveis foram testadas, entre as espécies, utilizando ANCOVA e tendo o CRC médio das fêmeas como covariável. As razões entre a fecundidade e o CRC das fêmeas e entre o CRC dos filhotes e o CRC das fêmeas foram calculadas e utilizadas para ilustrar diferenças entre as espécies.

### 3.3.1.3 Reprodução dos machos

O volume dos testículos foi calculado, considerando a fórmula do volume da elipsóide ( $4/3\pi abc$ , onde  $a$  = metade do comprimento,  $b$  = metade da largura,  $c$  = metade da espessura), para estimar o período espermatogênico (Almeida-Santos, Pizzatto e Marques, 2006; Volsøe, 1944). Variações no diâmetro dos ductos deferentes podem indicar a ocorrência de estocagem de espermatozoides e o período de cópula (Almeida-Santos, Pizzatto e Marques, 2006). Já que o volume dos testículos e o diâmetro dos ductos deferentes foram positivamente relacionados com o CRC dos machos, diferenças ao longo do ano, quanto a essas variáveis, foram testadas utilizando ANCOVA (covariável = CRC dos machos). Essas análises foram realizadas tendo as quatro estações do ano como fator (final da estação chuvosa, FEC - de janeiro a março; início da estação seca, IES - de abril a junho; final da estação seca, FES - de julho a setembro; e início da estação chuvosa, IEC - de outubro a dezembro). Quando menos de cinco machos tiveram o volume dos testículos e o diâmetro dos ductos deferentes estimados, em pelo menos uma das estações acima citadas, as comparações foram feitas entre as estações seca (ES = IES + FES) e chuvosa (EC = IEC + FEC). As razões entre as variáveis dependentes (volume dos testículos e diâmetro dos ductos) e a covariável (CRC) foram calculadas para ilustrar os ciclos reprodutivos dos machos.

## 3.4 ALIMENTAÇÃO

Os exemplares analisados foram dissecados para o exame do trato digestivo. Muitos *Hydropsini* incluem anfíbios na dieta regularmente (ver Resultados). Por esse motivo, apenas os conteúdos estomacais foram usados na caracterização da dieta e nas análises de frequência alimentar (Luiselli et al., 2007). Conteúdos intestinais não foram utilizados nessas análises, pois o uso de fezes pode subestimar a presença de anfíbios na dieta das serpentes, uma vez que esse item é rapidamente digerido (Luiselli et al., 2007).

Presas íntegras ou em estágio inicial de digestão foram medidas diretamente quanto ao comprimento total (CTp = distância entre o rosto e a base da nadadeira caudal em peixes e distância entre o rosto e a cloaca em anfíbios e lagartos), altura do corpo (ACp = distância entre os extremos do corpo no plano transversal - medida tomada na região das nadadeiras peitorais em peixes e na região da cintura escapular em anfíbios e lagartos) e massa do corpo (Mp). As medidas lineares foram tomadas com auxílio de paquímetro digital com precisão de 0,1 mm e a massa do corpo foi obtida utilizando dinamômetros portáteis Pesola<sup>®</sup> com precisão

de 0,1 ou 0,5 g. Para presas parcialmente digeridas, essas medidas foram inferidas a partir da comparação com espécimes íntegros e com tamanhos similares, disponíveis em coleções (Greene, 1989). O reconhecimento das presas muito digeridas foi realizado a partir da análise de seus vestígios, com auxílio de lupa estereoscópica e/ou consulta a especialistas. Dados morfológicos e taxonômicos das presas consumidas por 10 exemplares de *H. angulatus* e por 12 exemplares de *H. infrataeniatus* foram cedidos por pesquisadores e complementaram os dados obtidos no presente estudo.

### 3.4.1 Análise dos dados alimentares

As frequências das diferentes categorias de presas na dieta (peixes, anfíbios e lagartos) foram calculadas considerando o número total de serpentes alimentadas. As frequências dos diferentes tipos de presas na dieta (ordens de peixes e famílias de anfíbios e lagartos) foram calculadas considerando o número total de serpentes alimentadas com itens identificados. No presente estudo foi convencionado que uma espécie possui dieta especializada quando uma única categoria ou tipo de presa (e.g., peixes ou peixes Synbranchiformes) foi ingerido por pelo menos 70% dos exemplares analisados.

A amplitude da dieta, considerando as ordens e famílias dos itens consumidos pelos Hydropsini, foi calculada e comparada entre as espécies utilizando o inverso do índice de diversidade de Simpson (Simpson, 1949):

$$B = \frac{1}{n \sum_{i=1}^n p_i^2}$$

onde  $p$  é a proporção da categoria de presas  $i$  e  $n$  é o número de categorias (Pianka, 1973). Os valores de amplitude da dieta variam de 1 a  $N$ , sendo que os valores mais baixos representam dieta mais restrita e os maiores valores representam dieta mais ampla.

A sobreposição na dieta das espécies foi avaliada utilizando a fórmula (Pianka, 1973):

$$\phi_{ij} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n p_{ij}^2 \sum_{i=1}^n p_{ik}^2}}$$

onde  $p$  é a proporção da categoria de presas  $i$ ,  $n$  é o número de categorias, e  $j$  e  $k$  representam os grupos (espécies) sendo comparados.  $\phi_{ij}$  varia de zero (nenhuma sobreposição) a um (completa sobreposição).

As relações entre o tamanho das serpentes (CRC, LCAB e M) e o das presas ingeridas (CTp, ACp e Mp) foram analisadas utilizando regressões lineares. Diferenças entre espécies quanto ao tamanho relativo das presas foram testadas pela comparação das razões entre as variáveis dependentes (CTp, ACp e Mp) e independentes (CRC, LCAB e M) (Greene, 1983) por meio de análise de Kruskal-Wallis H.

Dentro das espécie, as frequências observadas e esperadas de serpentes alimentadas foram comparadas, entre imaturos (sem distinção de sexo), machos adultos e fêmeas adultas (reprodutivas e não reprodutivas em conjunto), utilizando o teste de Qui-quadrado. Esse teste foi conduzido nos casos em que foram analisadas pelo menos cinco serpentes alimentadas, dentro de cada categoria. O mesmo teste foi usado para comparar as frequências observadas e esperadas de imaturos, machos adultos e fêmeas adultas alimentadas com os diferentes tipos e categorias de presas identificadas (e.g. ordens dos peixes).

### 3.5 ANÁLISES COMPARATIVAS

#### 3.5.1 Otimização de caracteres

Informações morfológicas, reprodutivas e alimentares foram otimizadas na hipótese filogenética dos Hydropsini, por meio do método de parcimônia linear (Farris, 1970), no programa Mesquite (Maddison e Maddison, 2007). Na otimização, a topologia do cladograma foi utilizada como variável independente, a partir da qual foram descritas a seqüência e a direção das transformações dos caracteres e detectados os estados ancestrais nos ramos intermediários (Brooks e McLennan, 1991, 2002). A partir da otimização de caracteres é possível distinguir similaridades decorrentes de convergências adaptativas daquelas devidas a restrições filogenéticas (Brooks e McLennan, 1991). As variáveis utilizadas nas otimizações foram:

**Variáveis categóricas** (consideradas não ordenadas): **(a)** modos reprodutivos; 1 - oviparidade, 2 - viviparidade, 3 - polimórfico); **(b)** composição da dieta (1 - peixe como item exclusivo, 2 - peixe como item principal, 3 - anfíbio como item principal ou exclusivo, 4 - mamífero como item principal ou exclusivo, 5 - serpente como item principal ou exclusivo, 6 - Amphisbaenidae como item principal ou exclusivo).

**Variáveis contínuas:** (a) CRC médio; (b) forma relativa do corpo (médias das razões obtidas entre o CC, CCAB, LCAB e CIRC e o CRC ou TR das serpentes); (c) fecundidade relativa (médias das razões obtidas entre a fecundidade e o CRC das fêmeas); (d) índices de amplitude da dieta.

Como existem dois caminhos diferentes que podem resultar na mesma razão CC/CRC (aumentar o tamanho da cauda ou diminuir o tamanho do corpo; Polly, Head e Cohn, 2001) e que podem não ser homólogos, optou-se por também utilizar o número de escamas subcaudais e de ventrais (dados combinados para ambos sexos) nas otimizações. Informações da foliose dos Hydropsini foram obtidas da literatura ou de exemplares preservados na coleção do IBSP (Apêndice C).

### 3.5.2 Contrastes independentes

As relações entre determinadas variáveis quantitativas (e.g., entre o CRC das fêmeas e fecundidade) foram exploradas utilizando contrastes filogenéticos independentes (Felsenstein, 1985), gerados no módulo PDAP para o programa Mesquite (Midford, Garland e Maddison, 2007). Espécies aparentadas não representam amostras independentes, pois compartilham características herdadas de um ancestral comum. Os contrastes calculados entre as espécies irmãs e ramos intermediários na filogenia eliminam ou diminuem esse efeito (Felsenstein, 1985) e podem ser considerados pontos independentes em termos estatísticos e utilizados para analisar a correlação evolutiva intrínseca entre caracteres quantitativos (Martins e Garland, 1991). As relações entre os contrastes calculados (e.g., para o CRC das fêmeas e fecundidade) foram analisadas por meio de regressões lineares passando pela origem (Garland, Harvey e Ives, 1992). Para o cálculo dos contrastes, todos os ramos da filogenia foram ajustados para o valor 1 (Garland, Harvey e Ives, 1992).

### 3.5.3 Hipótese filogenética

As relações filogenéticas entre as espécies e gêneros de Hydropsini foram adaptadas de estudo baseado na foliose e na morfologia do crânio, vértebras e hemipênis (Nunes, 2006). O monofiletismo dos Hydropsini é corroborado por diversos estudos, baseados em dados moleculares e morfológicos (Vidal et al., 2000; Zaher, 1999; Zaher et al., 2009). Nunes (2006) não resolve as relações entre *H. modestus*, *H. infrataeniatus* e *H. leopardinus*. Assim,

as análises comparativas foram conduzidas considerando todas as relações possíveis entre essas três espécies. Como os resultados não apresentaram diferenças, optou-se por apresentar aqueles referentes à relação (*H. modestus*, (*H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*)).

Integrantes de outras cinco tribos de Xenodontinae e uma espécie de Dipsadinae foram utilizados como grupos externos nas análises comparativas. Quando esses grupos dispunham de hipóteses filogenéticas, procurou-se escolher as espécies representantes dos gêneros mais basais (Ferrarezzi, 1993; Franco, 1999; Moura-Leite, 2001; Zaher et al., 2009), sendo: *Leptodeira annulata* - Dipsadinae; *Phalotris mertensi* - Elapomorphini; *Thamnodynastes strigatus* - Tachymenini; *Liophis meridionalis*, *L. miliaris* e *Erythrolamprus aesculapii* - Xenodontini; *Philodryas patagoniensis* - Philodryadini; *Oxyrhopus guibei* - Pseudoboini. As relações entre os grupos supragenéricos foram adaptadas de Zaher et al., (2009), por se tratar de estudo abrangendo maior representatividade de genes e de integrantes de Xenodontinae, em comparação a trabalhos anteriores (Pinou et al., 2004; Vidal et al., 2000). A subfamília Dipsadinae é consensualmente irmã dos Xenodontinae (Cadle, 1988; Pinou et al., 2004; Vidal et al., 2000; Zaher et al., 2009).

Informações da foliose, da morfologia e de aspectos da história natural das espécies utilizadas como grupos externos nas análises comparativas foram obtidas da literatura ou da análise de exemplares preservados na coleção do IBSP (Apêndices C, D e E).



## 4 RESULTADOS

### 4.1 MORFOLOGIA

#### 4.1.1 Variações interespecíficas

As espécies diferiram quanto ao CRC ( $F_{11,772} = 92,0$ ;  $P < 0,01$ ; ver Apêndice F.1 para os resultados dos testes “a posteriori”): *Helicops modestus*, *H. leopardinus*, *H. trivittatus*, *H. angulatus* e *H. infrataeniatus* foram os menores Hydropsini (CRC médio entre 426 e 498 mm), ao passo que *P. plicatilis* foi a maior espécie analisada (CRC médio = 994 mm) (Figura 1). As outras variáveis (CC, CCAB, LCAB e CIRC) foram positiva e significativamente relacionadas ao tamanho do corpo (CRC e TR), para todas as espécies ( $R^2 > 0,70$ ;  $P < 0,01$ ). Após eliminada a influência do tamanho sobre as variáveis de interesse, foram encontradas diferenças significativas entre os Hydropsini.

As espécies diferiram quanto ao CC ( $F_{11,493} = 466,7$ ;  $P < 0,01$ ; Apêndice F.2): *Hydrops triangularis* e *P. plicatilis* possuem caudas relativamente mais curtas, ao passo que *H. gomesi*, *H. angulatus* e *H. polylepis* possuem caudas relativamente mais longas em comparação às demais espécies. O comprimento relativo médio da cauda (razões médias CC/CRC) variou de 0,137 para *P. plicatilis* a 0,464 para *H. angulatus* (Figura 2). Diferenças no tamanho da cabeça também foram encontradas (CCAB,  $F_{11,506} = 307,1$ ;  $P < 0,01$ ; LCAB,  $F_{11,450} = 73,1$ ;  $P < 0,01$ ; Apêndice F.3, F.4): *Hydrops triangularis* e *Hy. martii* possuem cabeças relativamente menores, ao passo que *H. leopardinus* e *H. angulatus* possuem cabeças relativamente maiores em comparação às demais espécies. O comprimento relativo médio da cabeça (razões médias CCAB/TR) variou de 0,039 para *Hy. triangularis* a 0,065 para *H. leopardinus* (Figura 3) e a largura relativa média (razões médias LCAB/TR) variou de 0,026 para *Hy. triangularis* a 0,041 para *H. angulatus* (Figura 4). Os Hydropsini diferiram quanto a CIRC ( $F_{11,359} = 89,7$ ;  $P < 0,01$ ; Apêndice F.5): *Hydrops martii* e *Hy. triangularis* possuem menor robustez relativa (razões médias CIRC/CRC  $< 0,085$ ) em comparação às demais espécies da tribo (razões médias CIRC/CRC entre 0,105 e 0,148) (Figura 5).

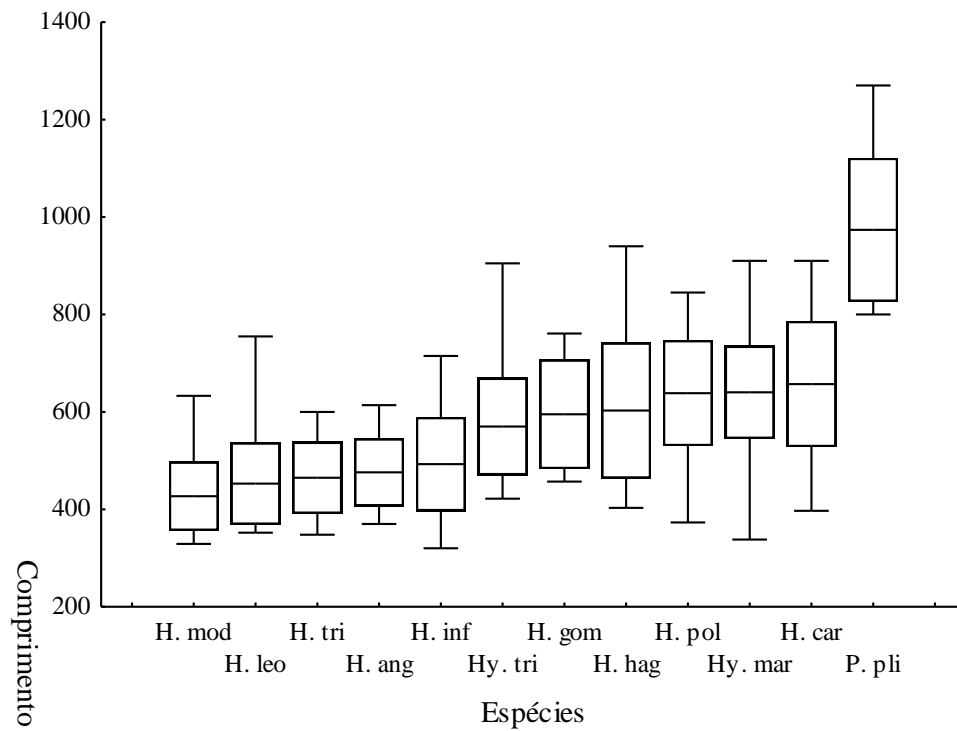


Figura 1 - Variação no comprimento rostro-cloacal (CRC) das espécies. Linhas dentro das caixas = médias, caixas = desvios padrão, barras verticais = valores mínimos e máximos. Legenda: Hy. mar = *Hydrops martii*; Hy. tri = *Hy. triangularis*; P. pli = *Pseudoeryx plicatilis*; H. ang = *Helicops angulatus*; H. car = *H. carinicaudus*; H. gom = *H. gomesi*; H. hag = *H. hagmanni*; H. inf = *H. infrataeniatus*; H. leo = *H. leopardinus*; H. mod = *H. modestus*; H. pol = *H. polylepis*; H. tri = *H. trivittatus*.

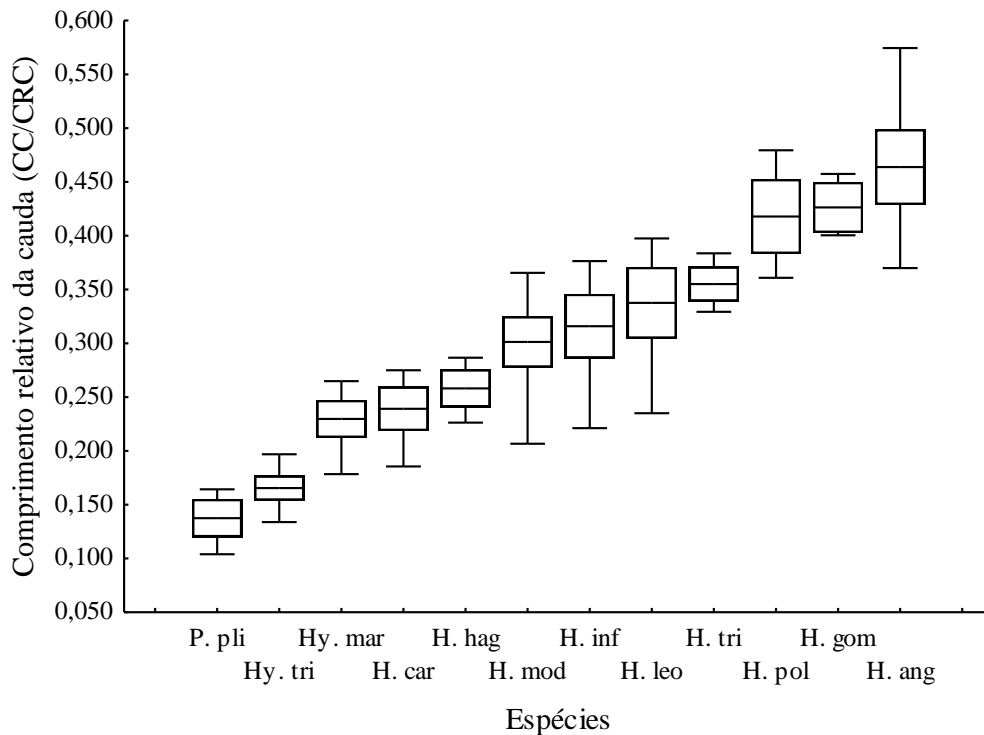


Figura 2 - Variação no comprimento relativo da cauda das espécies (razões entre o CC e o CRC). Linhas dentro das caixas = médias, caixas = desvios padrão, barras verticais = valores mínimos e máximos. Ver Figura 1 para legenda das espécies.

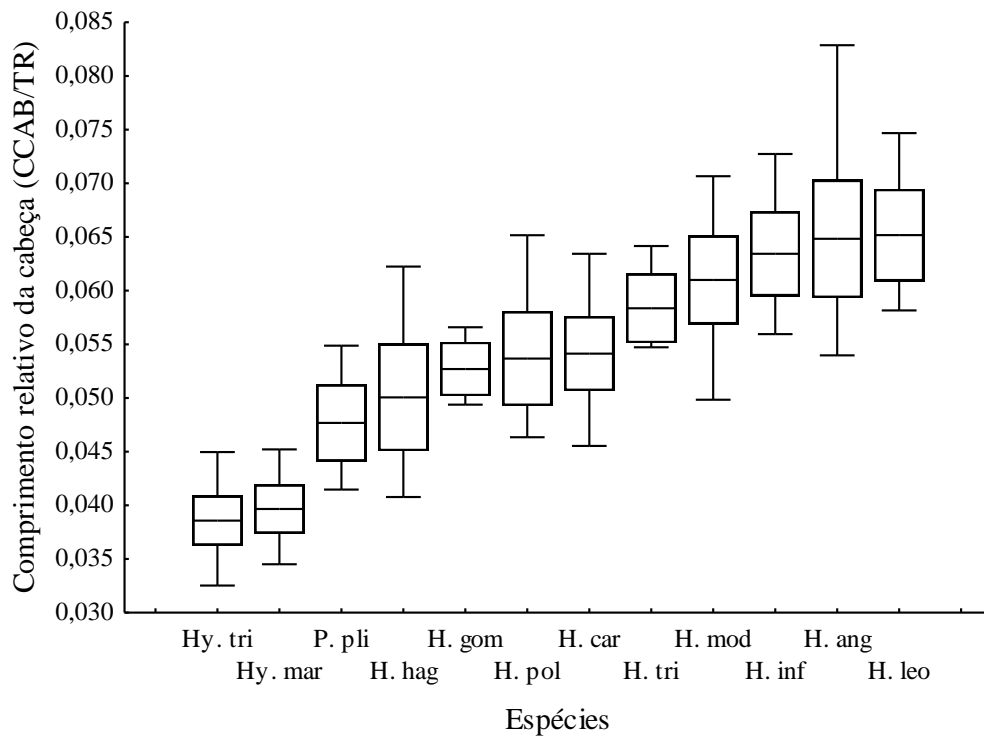


Figura 3 - Variação no comprimento relativo da cabeça das espécies (razões entre o CCAB e o TR). Linhas dentro das caixas = médias, caixas = desvios padrão, barras verticais = valores mínimos e máximos. Ver Figura 1 para legenda das espécies.

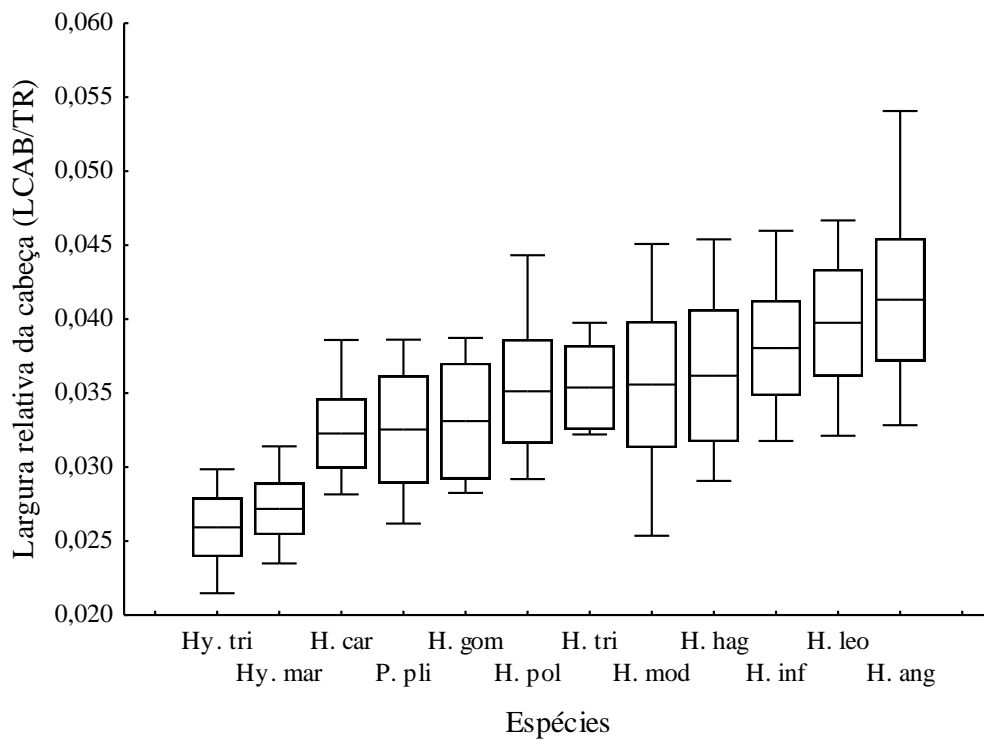


Figura 4 - Variação na largura relativa da cabeça das espécies (razões entre o LCAB e o TR). Linhas dentro das caixas = médias, caixas = desvios padrão, barras verticais = valores mínimos e máximos. Ver Figura 1 para legenda das espécies.

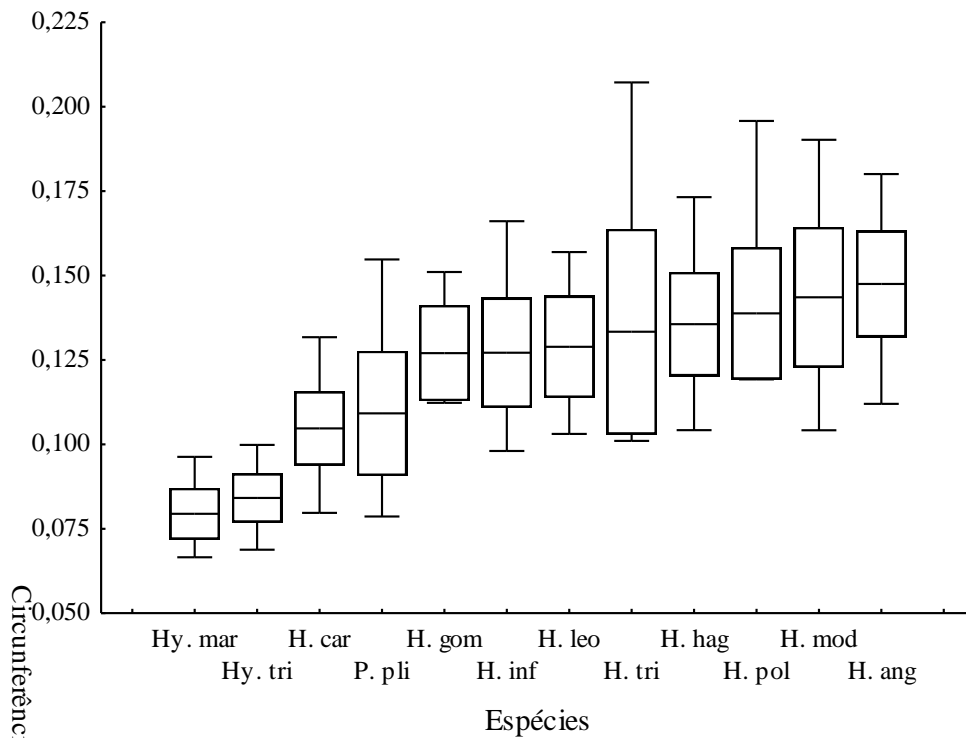


Figura 5 - Variação na circunferência relativa do corpo das espécies (razões entre a CIRC e o CRC). Linhas dentro das caixas = médias, caixas = desvios padrão, barras verticais = valores mínimos e máximos. Ver Figura 1 para legenda das espécies.

#### 4.1.2 Evolução da morfologia

As otimizações na hipótese filogenética (Figuras 6 a 12) indicam que: **(1)** o ancestral dos Hydropsini possuía tamanho moderado (CRC médio em torno de 666 mm e de 164 a 173 escamas ventrais, em média), cauda relativamente curta (razão média CC/CRC entre 0,230 e 0,247 e de 63 a 64 escamas subcaudais, em média), cabeça relativamente pequena e pouco destacada do corpo (razão média CCAB/TR entre 0,040 e 0,042 e LCAB/TR entre 0,026 e 0,027) e era pouco robusto (razão média CIRC/CRC entre 0,079 e 0,084); **(2)** o CRC aumenta em *P. plicatilis* e diminui três vezes independentes entre as *Helicops*, em *H. trivittatus*, *H. angulatus* e no clado (*H. modestus* (*H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*)), diminuição esta que também foi acompanhada pela redução no número de escamas ventrais (Figuras 6 e 7); **(3)** o comprimento relativo da cauda e o número de escamas subcaudais diminuem duas vezes independentes na tribo, em *Hy. triangularis* e *P. plicatilis*, e aumentam em *H. trivittatus* e nos clados (*H. modestus* (*H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*)) e (*H. polylepis* (*H. angulatus*, *H. gomesi*)) (Figuras 8 e 9); **(4)** o comprimento e a largura relativa da cabeça aumentam no

ancestral do clado (*Pseudoeryx*, *Helicops*), especialmente em *H. angulatus* e nos clados (*H. hagmanni*, *H. trivittatus*) e (*H. modestus* (*H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*)) (Figuras 10 e 11); (5) a circunferência relativa do corpo aumenta no ancestral do clado (*Pseudoeryx*, *Helicops*), especialmente no ancestral do gênero *Helicops* (Figura 12).

Quando considerados em conjunto, os Hydropsini foram menores (menor CRC) em comparação aos demais Xenodontinae + *L. annulata* ( $t = 8,8$ ;  $df. = 555$ ;  $P \ll 0,01$ ; CRC médio = 560 mm para os Hydropsini e 683 mm para as espécies do grupo externo). Os Hydropsini possuem caudas relativamente mais longas (CC,  $F_{1,554} = 137,9$ ;  $P \ll 0,01$ ; razão média CC/CRC = 0,304), cabeças relativamente maiores (CCAB,  $F_{1,578} = 20,3$ ;  $P \ll 0,01$ ; LCAB,  $F_{1,490} = 8,1$ ;  $P < 0,01$ ; razão média CCAB/TR = 0,054 e LCAB/TR = 0,034) e maior robustez relativa (CIRC,  $F_{1,554} = 261,9$ ;  $P \ll 0,01$ ; razão média CIRC/CRC = 0,122) em comparação às espécies do grupo externo (razão média CC/CRC = 0,234; CCAB/TR = 0,042; LCAB/TR = 0,024; CIRC/CRC = 0,085).

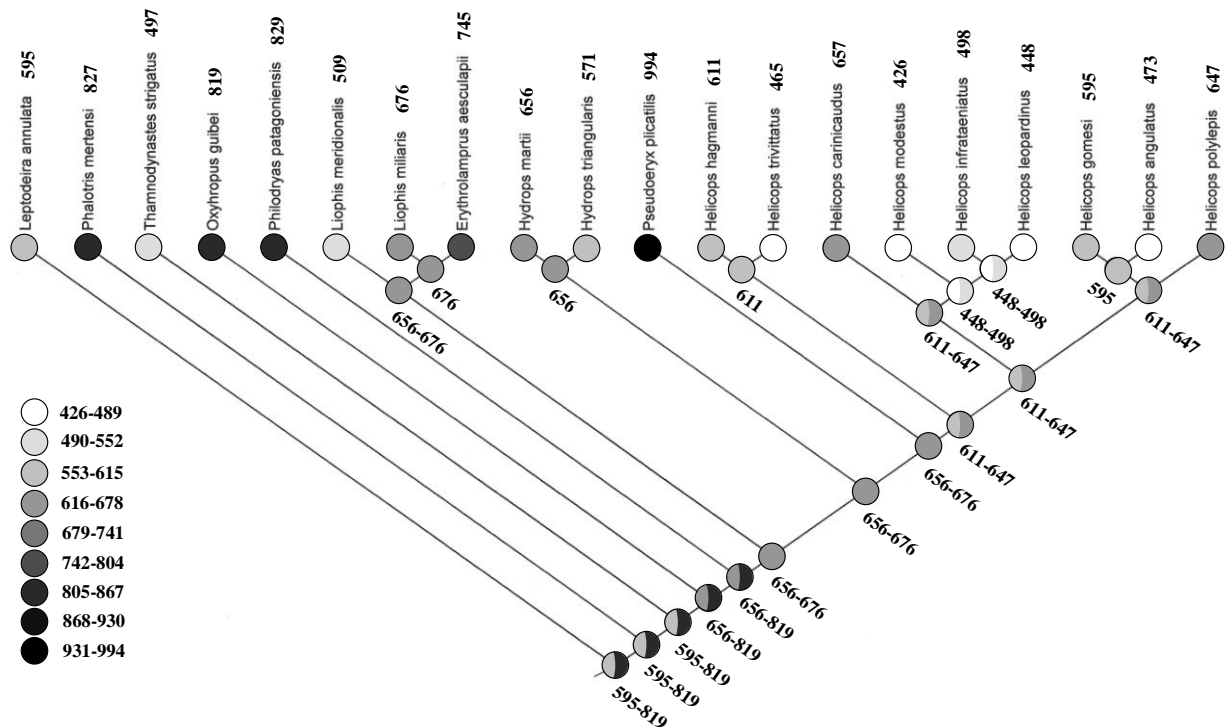


Figura 6 - Otimização do comprimento rostro-cloacal (CRC) na hipótese filogenética. Os ramos mais escuros representam os maiores valores para essa variável. Ramos representados por duas ou mais cores representam incertezas na otimização.

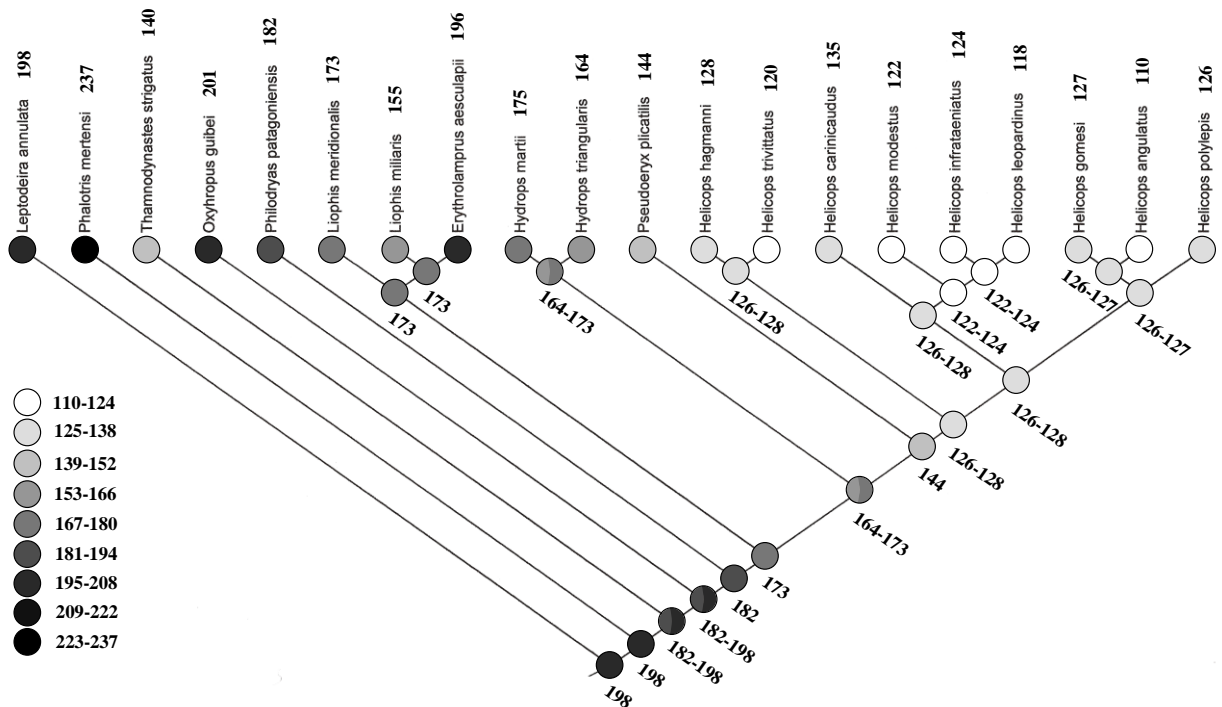


Figura 7 - Otimização do número de escamas ventrais na hipótese filogenética. Os ramos mais escuros representam os maiores valores para essa variável. Ramos representados por duas ou mais cores representam incertezas na otimização.

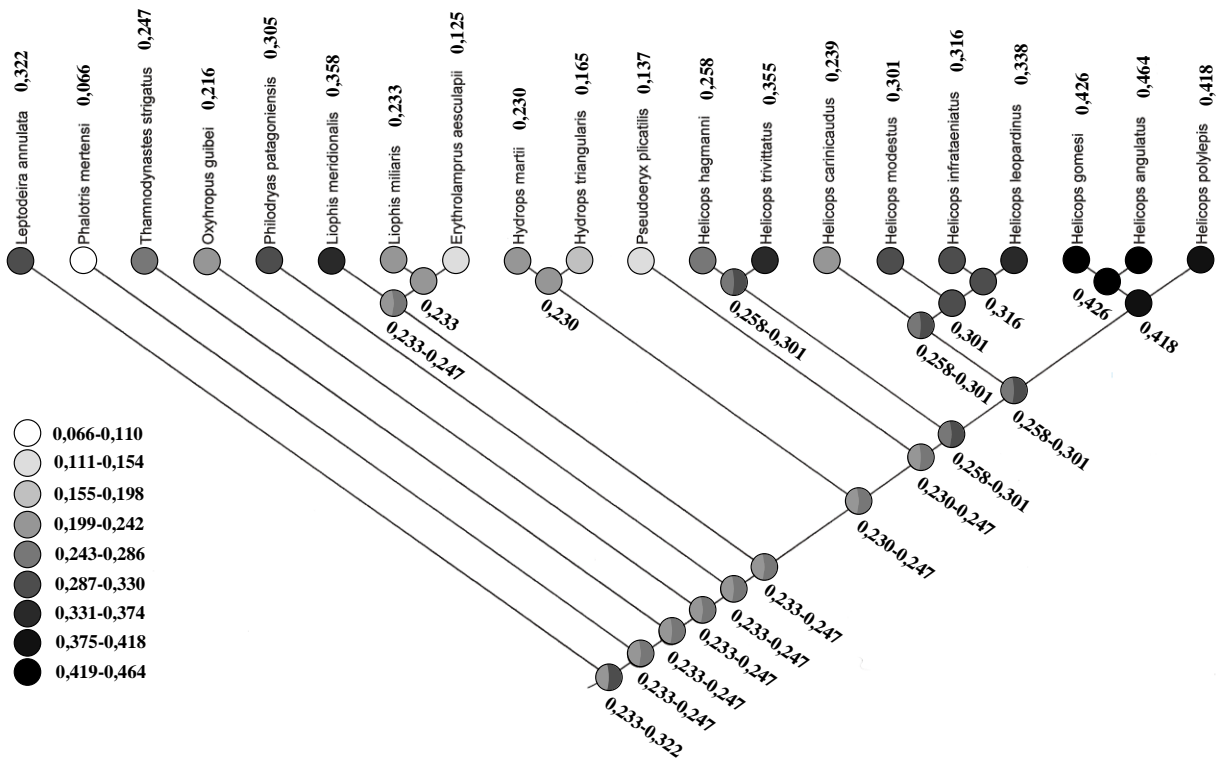


Figura 8 - Otimização do comprimento relativo da cauda (CC/CRC) na hipótese filogenética. Os ramos mais escuros representam os maiores valores relativos para essa variável. Ramos representados por duas ou mais cores representam incertezas na otimização.

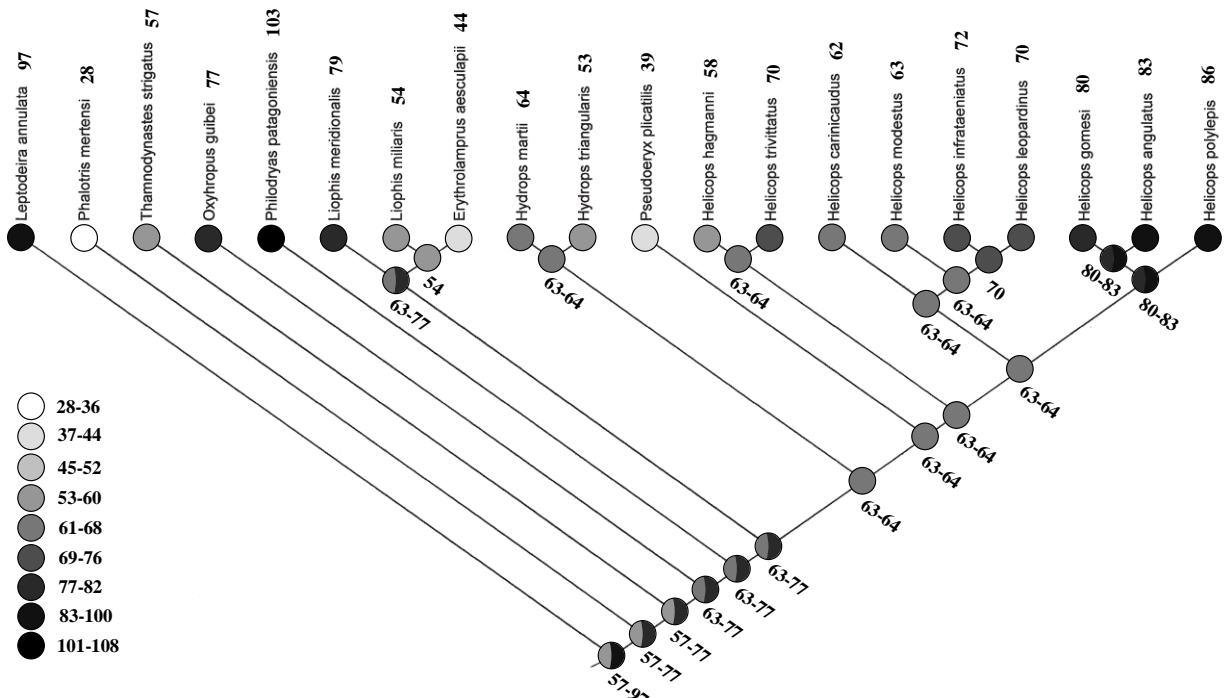


Figura 9 - Otimização do número de escamas subcaudais na hipótese filogenética. Os ramos mais escuros representam os maiores valores para essa variável. Os ramos representados por duas ou mais cores representam incertezas na otimização.

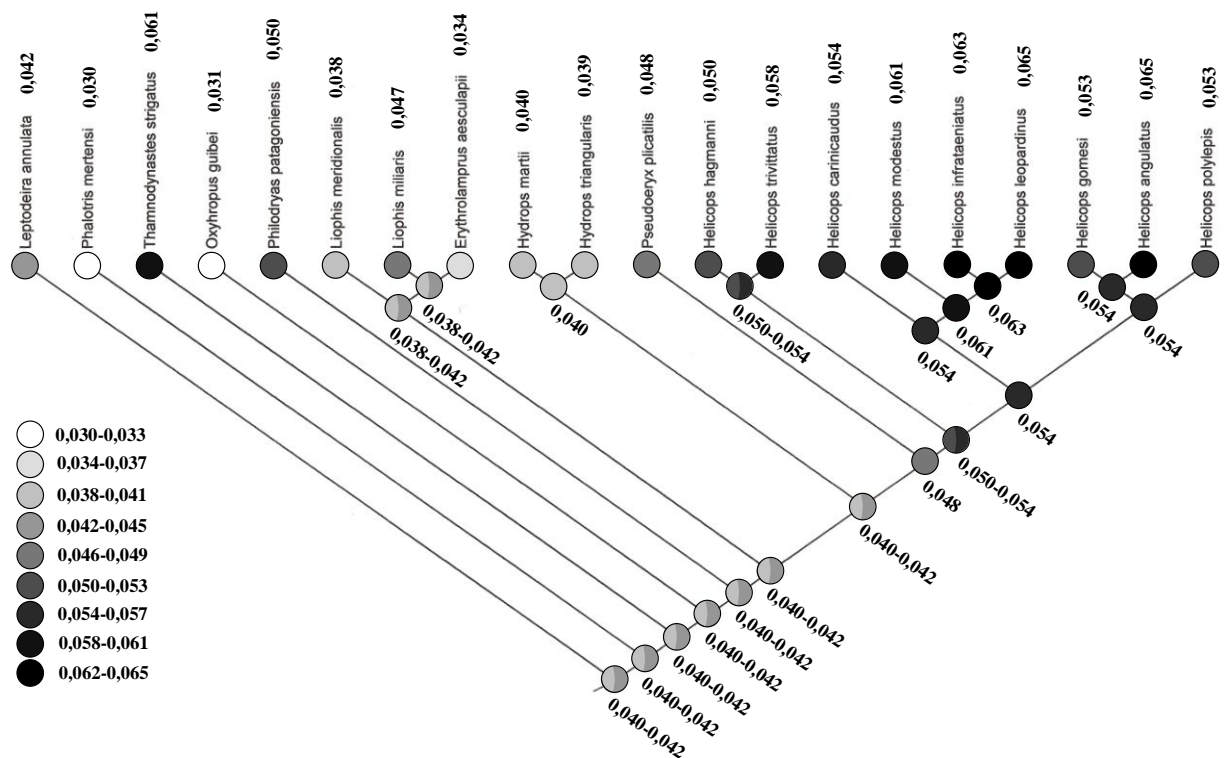


Figura 10 - Otimização do comprimento relativo da cabeça (CCAB/TR) na hipótese filogenética. Os ramos mais escuros representam os maiores valores relativos para essa variável. Os ramos representados por duas ou mais cores representam incertezas na otimização.





### 4.1.3 Variações intraespecíficas

#### 4.1.3.1 Tamanho de maturação sexual

Machos atingem a maturidade sexual com CRC entre 215 mm (*H. infrataeniatus*) e 447 mm (*P. plicatilis*), ao passo que fêmeas maturam com CRC entre 276 mm (*H. angulatus*) e 800 mm (*P. plicatilis*) (Tabela 1). O tamanho mínimo de maturação sexual aumenta com o aumento no tamanho do corpo dos adultos: o CRC médio dos adultos explica cerca de 90% da variação no tamanho de maturação dos machos ( $R^2 = 0,89$ ;  $P < 0,01$ ) e das fêmeas ( $R^2 = 0,93$ ;  $P < 0,01$ ), mesmo após eliminada a influência da filogenia sobre as variáveis ( $R^2 = 0,88$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,89$ ;  $P < 0,01$ ; respectivamente). Fêmeas atingem a maturidade sexual com CRC correspondente a 58-82% do CRC médio dos adultos (média = 73%) e os machos com CRC correspondente a 61-91% (média = 75%) (Tabela 1). Não foram verificadas diferenças no tamanho de maturação sexual entre fêmeas e machos dentro de Hydropsini ( $F_{1,21} = 2,5$ ;  $P = 0,13$ ) ou na comparação entre os Hydropsini e as espécies do grupo externo ( $F_{1,47} = 0,15$ ;  $P = 0,70$ ).

#### 4.1.3.2 Dimorfismo sexual

Fêmeas adultas dos Hydropsini possuem maior CRC que machos ( $t > 10,0$ ;  $P < 0,05$ ). Os índices de dimorfismo sexual obtidos também evidenciam o maior tamanho corporal das fêmeas (SSD entre 0,20 e 0,62) (Tabela 1).

Após eliminada a influência do tamanho do corpo, o CC foi maior nos machos dos Hydropsini (Tabelas 2 e 3). O CCAB não diferiu entre os sexos em *P. plicatilis*, *H. hagmanni*, *H. carinicaudus* e *H. angulatus*, porém foi maior nas fêmeas das outras espécies (Tabelas 2 e 3). A LCAB foi maior nas fêmeas de *Hy. martii*, *H. hagmanni*, *H. leopardinus* e *H. polylepis*, mas não diferiu entre os sexos nas demais espécies (Tabelas 2 e 3). A CIRC foi maior nas fêmeas de *Hy. martii*, *H. modestus*, *H. angulatus* e *H. polylepis*, mas não diferiu entre os sexos nas demais espécies (Tabelas 2 e 3). Nos filhotes, machos e fêmeas não diferiram quanto ao CRC, exceto em *H. polylepis* (Tabela 4). Para as espécies com amostras adequadas, o CC foi maior nos machos (Tabela 5). As outras variáveis não diferiram entre os sexos nos filhotes de *H. modestus* (Tabela 5). O CCAB foi maior nas fêmeas de *H. infrataeniatus* e *H. leopardinus* e a LCAB foi maior nas fêmeas de *H. leopardinus*. A CIRC não diferiu entre os sexos nos filhotes (Tabela 5).

Tabela 1 - Comprimento rostro-cloacal dos adultos (CRC, mm), índices de dimorfismo sexual (SSD) e tamanho relativo de maturação sexual (CRCms).

| Espécies                 | CRC ♀♀                                 | CRC ♂♂                               | SSD  | CRCms (%)      |
|--------------------------|--|--------------------------------------|------|----------------|
| <i>Hy. triangularis</i>  | 571,3 ± 99,4<br>(422 - 905, N = 95)    | 418,9 ± 46,4<br>(338 - 545, N = 67)  | 0,36 | ♀♀ 74<br>♂♂ 81 |
| <i>Hy. martii</i>        | 656,1 ± 80,9<br>(540 - 910, N = 55)    | 512,2 ± 59,1<br>(420 - 690, N = 48)  | 0,28 | ♀♀ 82<br>♂♂ 82 |
| <i>P. plicatilis</i>     | 993,7 ± 154,6<br>(800 - 1.270, N = 21) | 613,1 ± 97,1<br>(477 - 905, N = 30)  | 0,62 | ♀♀ 80<br>♂♂ 78 |
| <i>H. hagmanni</i>       | 611,1 ± 138,7<br>(403 - 940, N = 68)   | 396,1 ± 40,2<br>(315 - 505, N = 62)  | 0,54 | ♀♀ 66<br>♂♂ 79 |
| <i>H. trivittatus</i>    | 464,8 ± 73,6<br>(348 - 600, N = 16)    | 386,3 ± 55,3<br>(350 - 450, N = 3)   | 0,20 | ♀♀ 75<br>♂♂ 91 |
| <i>H. carinicaudus</i>   | 657,3 ± 131,6<br>(435 - 910, N = 54)   | 441,3 ± 68,2<br>(305 - 653, N = 71)  | 0,50 | ♀♀ 66<br>♂♂ 69 |
| <i>H. modestus</i>       | 426,5 ± 70,5<br>(329 - 633, N = 172)   | 326,8 ± 45,4<br>(235 - 430, N = 86)  | 0,31 | ♀♀ 77<br>♂♂ 72 |
| <i>H. infrataeniatus</i> | 497,8 ± 97,9<br>(335 - 715, N = 59)    | 353,2 ± 45,0<br>(215 - 451, N = 38)  | 0,44 | ♀♀ 67<br>♂♂ 61 |
| <i>H. leopardinus</i>    | 448,3 ± 77,9<br>(342 - 755, N = 107)   | 319,3 ± 37,5<br>(219 - 472, N = 175) | 0,41 | ♀♀ 76<br>♂♂ 69 |
| <i>H. gomesi</i>         | 595,1 ± 112,1<br>(457 - 761, N = 9)    | 489,2 ± 134,7<br>(387 - 724, N = 5)  | 0,22 | ♀♀ 77<br>♂♂ 79 |
| <i>H. angulatus</i>      | 473,0 ± 76,4<br>(276 - 676, N = 154)   | 335,8 ± 43,0<br>(228 - 442, N = 97)  | 0,41 | ♀♀ 58<br>♂♂ 68 |
| <i>H. polylepis</i>      | 647,4 ± 101,4<br>(502 - 845, N = 24)   | 449,0 ± 65,4<br>(332 - 583, N = 52)  | 0,44 | ♀♀ 78<br>♂♂ 74 |

Notas:

Média ± desvio padrão

CRCms: CRC do menor exemplar maduro/CRC médio dos adultos x 100)

Entre parênteses: amplitude

N: número de exemplares analisados

Tabela 2 - Comprimento médio da cauda (CC), da cabeça (CCAB), largura média da cabeça (LCAB) e circunferência média do corpo (CIRC) de machos e fêmeas adultas.

| Espécies                 | CC                               |                                 | CCAB                           |                               | LCAB                          |                               | CIRC                           |                               |
|--------------------------|----------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|
|                          | ♀♀                               | ♂♂                              | ♀♀                             | ♂♂                            | ♀♀                            | ♂♂                            | ♀♀                             | ♂♂                            |
| <i>Hy. triangularis</i>  | 93,6 ± 16<br>N = 59<br>(0,165)   | 100,1 ± 14<br>N = 40<br>(0,239) | 21,2 ± 3<br>N = 63<br>(0,039)  | 14,9 ± 2<br>N = 48<br>(0,037) | 14,2 ± 3<br>N = 57<br>(0,026) | 9,7 ± 1<br>N = 44<br>(0,024)  | 45,9 ± 8<br>N = 39<br>(0,84)   | 35,8 ± 4<br>N = 40<br>(0,86)  |
| <i>Hy. martii</i>        | 142,4 ± 20<br>N = 39<br>(0,230)  | 145,6 ± 19<br>N = 33<br>(0,288) | 24,5 ± 4<br>N = 43<br>(0,040)  | 18,0 ± 2<br>N = 33<br>(0,036) | 16,6 ± 3<br>N = 35<br>(0,027) | 11,7 ± 1<br>N = 32<br>(0,023) | 51,0 ± 8<br>N = 36<br>(0,79)   | 38,2 ± 4<br>N = 31<br>(0,74)  |
| <i>P. plicatilis</i>     | 128,8 ± 15<br>N = 20<br>(0,137)  | 132,7 ± 19<br>N = 22<br>(0,217) | 44,9 ± 7<br>N = 19<br>(0,048)  | 29,1 ± 4<br>N = 24<br>(0,049) | 30,7 ± 4<br>N = 17<br>(0,033) | 18,9 ± 3<br>N = 24<br>(0,032) | 106,5 ± 9<br>N = 17<br>(0,109) | 70,1 ± 9<br>N = 20<br>(0,114) |
| <i>H. hagdmani</i>       | 146,5 ± 31<br>N = 35<br>(0,258)  | 151,8 ± 17<br>N = 34<br>(0,381) | 30,0 ± 4<br>N = 37<br>(0,051)  | 21,9 ± 1<br>N = 35<br>(0,058) | 21,8 ± 4<br>N = 26<br>(0,036) | 14,8 ± 1<br>N = 28<br>(0,035) | 76,7 ± 18<br>N = 37<br>(0,136) | 56,6 ± 5<br>N = 37<br>(0,143) |
| <i>H. trivittatus</i>    | 166,5 ± 27<br>N = 13<br>(0,355)  | 191,3 ± 36<br>N = 3<br>(0,493)  | 25,0 ± 3<br>N = 12<br>(0,058)  | 20,5 ± 2<br>N = 3<br>(0,056)  | 15,3 ± 3<br>N = 10<br>(0,035) | 11,4 ± 1<br>N = 3<br>(0,031)  | 62,8 ± 21<br>N = 11<br>(0,133) | 50,5 ± 9<br>N = 3<br>(0,130)  |
| <i>H. carinicaudus</i>   | 149,0 ± 24<br>N = 46<br>(0,239)  | 154,5 ± 29<br>N = 64<br>(0,347) | 33,1 ± 5<br>N = 48<br>(0,054)  | 23,5 ± 2<br>N = 66<br>(0,058) | 20,0 ± 4<br>N = 43<br>(0,032) | 13,3 ± 2<br>N = 63<br>(0,033) | 67,5 ± 15<br>N = 49<br>(0,105) | 46,4 ± 8<br>N = 63<br>(0,108) |
| <i>H. modestus</i>       | 128,2 ± 20<br>N = 128<br>(0,301) | 135,3 ± 20<br>N = 82<br>(0,417) | 23,9 ± 3<br>N = 100<br>(0,061) | 18,7 ± 1<br>N = 47<br>(0,058) | 14,2 ± 3<br>N = 98<br>(0,036) | 10,6 ± 2<br>N = 48<br>(0,035) | 64,6 ± 18<br>N = 33<br>(0,144) | 43,1 ± 5<br>N = 27<br>(0,123) |
| <i>H. infrataeniatus</i> | 150,7 ± 27<br>N = 56<br>(0,316)  | 159,6 ± 28<br>N = 28<br>(0,462) | 29,6 ± 5<br>N = 58<br>(0,063)  | 21,3 ± 2<br>N = 32<br>(0,061) | 17,8 ± 4<br>N = 52<br>(0,038) | 12,7 ± 2<br>N = 27<br>(0,038) | 61,4 ± 15<br>N = 41<br>(0,127) | 45,9 ± 7<br>N = 32<br>(0,128) |
| <i>H. leopardinus</i>    | 153,7 ± 26<br>N = 44<br>(0,338)  | 155,8 ± 22<br>N = 48<br>(0,473) | 28,0 ± 3<br>N = 44<br>(0,065)  | 20,0 ± 2<br>N = 45<br>(0,063) | 17,1 ± 3<br>N = 43<br>(0,040) | 11,6 ± 1<br>N = 45<br>(0,037) | 58,2 ± 13<br>N = 33<br>(0,129) | 41,9 ± 6<br>N = 41<br>(0,127) |
| <i>H. gomesi</i>         | 209,8 ± 16<br>N = 4<br>(0,426)   | 296,7 ± 90<br>N = 5<br>(0,604)  | 31,2 ± 4<br>N = 7<br>(0,053)   | 24,2 ± 5<br>N = 5<br>(0,052)  | 19,7 ± 4<br>N = 4<br>(0,033)  | 15,1 ± 8<br>N = 5<br>(0,033)  | 78,4 ± 15<br>N = 8<br>(0,127)  | 59,0 ± 9<br>N = 5<br>(0,121)  |
| <i>H. angulatus</i>      | 214,6 ± 35<br>N = 47<br>(0,464)  | 208,1 ± 33<br>N = 39<br>(0,639) | 28,7 ± 4<br>N = 64<br>(0,065)  | 20,9 ± 2<br>N = 55<br>(0,068) | 18,3 ± 3<br>N = 57<br>(0,041) | 13,1 ± 1<br>N = 52<br>(0,042) | 70,0 ± 13<br>N = 50<br>(0,148) | 46,8 ± 6<br>N = 50<br>(0,142) |
| <i>H. polylepis</i>      | 267,6 ± 54<br>N = 15<br>(0,418)  | 274,5 ± 52<br>N = 51<br>(0,587) | 32,3 ± 4<br>N = 24<br>(0,054)  | 24,3 ± 2<br>N = 68<br>(0,053) | 22,1 ± 4<br>N = 18<br>(0,035) | 14,9 ± 2<br>N = 58<br>(0,034) | 88,9 ± 18<br>N = 18<br>(0,139) | 61,3 ± 9<br>N = 60<br>(0,131) |

Notas:

Média ± desvio padrão

Entre parênteses: razões médias entre as variáveis dependentes e as covariáveis (CRC ou TR) utilizadas na ANCOVA

N: tamanho das amostras

Tabela 3 - Resultados da ANCOVA para as comparações das variáveis morfológicas entre machos e fêmeas adultas.

| Espécies                 | CC                                      | CCAB   | LCAB   | CIRC   |
|--------------------------|---|--|--|--|
| <i>Hy. triangularis</i>  | F <sub>1,96</sub> = 299,9<br>P << 0,01  | F <sub>1,108</sub> = 25,7<br>P << 0,01             | F <sub>1,98</sub> = <b>4,0</b><br><b>P = 0,05</b>  | F <sub>1,76</sub> = <b>0,1</b><br><b>P = 0,79</b>  |
| <i>Hy. martii</i>        | F <sub>1,69</sub> = 100,7<br>P << 0,01  | F <sub>1,73</sub> = 69,5<br>P << 0,01              | F <sub>1,64</sub> = 56,6<br>P << 0,01              | F <sub>1,64</sub> = 10,5<br>P < 0,01               |
| <i>P. plicatilis</i>     | F <sub>1,39</sub> = 16,7<br>P << 0,01   | F <sub>1,59</sub> = <b>0,6</b><br><b>P = 0,45</b>  | F <sub>1,59</sub> = <b>3,2</b><br><b>P = 0,08</b>  | F <sub>1,34</sub> = <b>0,4</b><br><b>P = 0,54</b>  |
| <i>H. hagmanni</i>       | F <sub>1,66</sub> = 357,8<br>P << 0,01  | F <sub>1,69</sub> = <b>2,1</b><br><b>P = 0,15</b>  | F <sub>1,51</sub> = 7,1<br>P < 0,05                | F <sub>1,71</sub> = <b>0,5</b><br><b>P = 0,48</b>  |
| <i>H. trivittatus</i>    | F <sub>1,12</sub> = 65,8<br>P << 0,01   | F <sub>1,12</sub> = 9,8<br>P < 0,01                | F <sub>1,12</sub> = <b>3,0</b><br><b>P = 0,12</b>  | F <sub>1,12</sub> = <b>0,4</b><br><b>P = 0,54</b>  |
| <i>H. carinicaudus</i>   | F <sub>1,127</sub> = 270,5<br>P << 0,01 | F <sub>1,127</sub> = <b>2,7</b><br><b>P = 0,11</b> | F <sub>1,127</sub> = <b>0,1</b><br><b>P = 0,90</b> | F <sub>1,127</sub> = <b>0,1</b><br><b>P = 0,72</b> |
| <i>H. modestus</i>       | F <sub>1,207</sub> = 357,2<br>P << 0,01 | F <sub>1,145</sub> = 40,5<br>P << 0,01             | F <sub>1,143</sub> = <b>1,9</b><br><b>P = 0,17</b> | F <sub>1,58</sub> = 6,7<br>P < 0,05                |
| <i>H. infrataeniatus</i> | F <sub>1,81</sub> = 291,1<br>P << 0,01  | F <sub>1,87</sub> = 12,3<br>P < 0,01               | F <sub>1,77</sub> = <b>2,1</b><br><b>P = 0,15</b>  | F <sub>1,70</sub> = <b>0,01</b><br><b>P = 0,96</b> |
| <i>H. leopardinus</i>    | F <sub>1,90</sub> = 171,3<br>P << 0,01  | F <sub>1,86</sub> = 46,5<br>P << 0,01              | F <sub>1,85</sub> = 26,3<br>P << 0,01              | F <sub>1,71</sub> = <b>2,5</b><br><b>P = 0,12</b>  |
| <i>H. gomesi</i>         | F <sub>1,9</sub> = 122,6<br>P << 0,01   | F <sub>1,9</sub> = 15,7<br>P < 0,05                | F <sub>1,9</sub> = <b>0,3</b><br><b>P = 0,62</b>   | F <sub>1,9</sub> = <b>0,1</b><br><b>P = 0,76</b>   |
| <i>H. angulatus</i>      | F <sub>1,57</sub> = 207,0<br>P << 0,01  | F <sub>1,116</sub> = <b>1,4</b><br><b>P = 0,24</b> | F <sub>1,106</sub> = <b>2,4</b><br><b>P = 0,13</b> | F <sub>1,97</sub> = 3,8<br>P < 0,05                |
| <i>H. polylepis</i>      | F <sub>1,63</sub> = 106,9<br>P << 0,01  | F <sub>1,89</sub> = 28,7<br>P << 0,01              | F <sub>1,73</sub> = 22,4<br>P << 0,01              | F <sub>1,75</sub> = 5,1<br>P < 0,05                |

Notas:

Valores em negrito: ausência de diferenças significativas

Tabela 4 - Comprimento rostro-cloacal (CRC, mm) dos filhotes dos Hydropsini analisados.

| Espécies                 | CRC ♀♀                              | CRC ♂♂                              | t-Student ou U       |
|--------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|----------------------|
| <i>Hy. triangularis</i>  | 151,0 ± 6,6<br>(144 - 158, N = 4)   | ---                                 | ---                  |
| <i>Hy. martii</i>        | ---                                 | 155 - 156 (N = 2)                   | ---                  |
| <i>P. plicatilis</i>     | 181,6 ± 15,7<br>(140 - 200, N = 34) | 176,8 ± 10,3<br>(143 - 187, N = 27) | t = 1,4<br>P = 0,16  |
| <i>H. hagmanni</i>       | 121 - 150 (N = 2)                   | 153 - 155 (N = 2)                   | ---                  |
| <i>H. trivittatus</i>    | 138,5 ± 7,5<br>(125 - 147, N = 11)  | 141,3 ± 6,1<br>(132 - 147, N = 8)   | U = 34,5<br>P = 0,43 |
| <i>H. carinicaudus</i>   | 141,0 ± 1,0<br>(140 - 142, N = 3)   | 134,6 ± 7,9<br>(128 - 148, N = 5)   | ---                  |
| <i>H. modestus</i>       | 123,7 ± 9,1<br>(104 - 143, N = 64)  | 124,6 ± 7,3<br>(106 - 139, N = 43)  | t = 0,5<br>P = 0,61  |
| <i>H. infrataeniatus</i> | 130,0 ± 7<br>(117 - 143, N = 27)    | 129,9 ± 7<br>(117 - 142, N = 24)    | t = 0,1<br>P = 0,94  |
| <i>H. leopardinus</i>    | 141,5 ± 6,3<br>(130 - 150, N = 29)  | 138,5 ± 9,5<br>(122 - 149, N = 34)  | t = 1,8<br>P = 0,92  |
| <i>H. gomesi</i>         | 135 (N = 1)                         | 136 (N = 1)                         | ---                  |
| <i>H. angulatus</i>      | 133,3 ± 14,3<br>(121 - 149, N = 3)  | 135,2 ± 7,0<br>(128 - 145, N = 5)   | ---                  |
| <i>H. polylepis</i>      | 140,6 ± 4,6<br>(132 - 146, N = 10)  | 135,0 ± 3,8<br>(129 - 139, N = 5)   | U = 8,5<br>P = 0,04  |

Notas:

Média ± desvio padrão

Entre parênteses: amplitude

N: número de exemplares analisados

Tabela 5 - Resultados da ANCOVA para as comparações das variáveis morfológicas entre machos e fêmeas nos filhotes.

| Espécies                           | CC                                 | CCAB  | LCAB   | CIRC   |
|------------------------------------|------------------------------------|---|--|--|
| <i>P.</i><br><i>plicatilis</i>     | $F_{1,58} = 208,4$<br>$P \ll 0,01$ | ---   | ---  | ---  |
| <i>H.</i><br><i>modestus</i>       | $F_{1,91} = 174,2$<br>$P \ll 0,01$ | <b><math>F_{1,91} = 0,75</math></b><br><b><math>P = 0,39</math></b> | <b><math>F_{1,91} = 3,6</math></b><br><b><math>P = 0,07</math></b> | <b><math>F_{1,91} = 1,4</math></b><br><b><math>P = 0,25</math></b> |
| <i>H.</i><br><i>infrataeniatus</i> | $F_{1,48} = 100,3$<br>$P \ll 0,01$ | $F_{1,48} = 9,7$<br>$P < 0,05$                                      | <b><math>F_{1,48} = 1,1</math></b><br><b><math>P = 0,32</math></b> | <b><math>F_{1,48} = 4,4</math></b><br><b><math>P = 0,06</math></b> |
| <i>H.</i><br><i>leopardinus</i>    | $F_{1,32} = 50,9$<br>$P \ll 0,01$  | $F_{1,32} = 21,1$<br>$P < 0,01$                                     | $F_{1,32} = 7,2$<br>$P < 0,01$                                     | <b><math>F_{1,32} = 2,4</math></b><br><b><math>P = 0,15</math></b> |

Notas:

Valores em negrito: ausência de diferenças significativas

## 4.2 REPRODUÇÃO

### 4.2.1 Modos reprodutivos

*Hydrops triangularis*, *Hy. martii*, *P. plicatilis*, *H. hagmanni*, *H. angulatus* e *H. gomesi* são espécies ovíparas. Apesar de não existirem registros de oviposturas para essas espécies (com exceção para *P. plicatilis* e *H. angulatus*; ver Quadro 3 e referências contidas nele) a oviparidade foi confirmada a partir da observação, nos ovidutos das fêmeas preservadas, de ovos envoltos por cascas espessas, característica típica de serpentes ovíparas. Evidências da retenção de ovos foram levantadas para *P. plicatilis* e *H. hagmanni* (Apêndice G). Para *H. angulatus*, entre as 19 fêmeas grávidas analisadas, 18 continham ovos envoltos por cascas espessas, porém um exemplar (INPA 1010; CRC = 392 mm) possuía um embrião totalmente desenvolvido e envolto apenas por fina membrana. Assim, as informações obtidas no presente estudo e aquelas da literatura confirmam a ocorrência de polimorfismo no modo reprodutivo de *H. angulatus* (Quadro 3 e Apêndice G). *Helicops trivittatus*, *H. carinicaudus*, *H. modestus*, *H. leopardinus*, *H. infrataeniatus* e *H. polylepis* são espécies vivíparas. A viviparidade foi confirmada para essas serpentes a partir da observação de nascimentos e embriões totalmente desenvolvidos nos ovidutos (Quadro 3).

#### 4.2.1.1 Evolução dos modos reprodutivos

A reconstrução da evolução do modo reprodutivo na hipótese filogenética (Figura 13) indica que: **(1)** a oviparidade é característica plesiomórfica para os Hydropsini, incluindo para o ancestral do clado (*Pseudoeryx*, *Helicops*); **(2)** a viviparidade pode ter surgido até três vezes de modo independente no gênero *Helicops*: em *H. trivittatus*, *H. polylepis* e no clado (*H. carinicaudus* (*H. modestus* (*H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*))). Porém, a possibilidade da viviparidade ser característica plesiomórfica para o gênero *Helicops* e a oviparidade sofrer reversão em *H. gomesi* e *H. hagmanni* também deve ser considerada; **(3)** o polimorfismo no modo reprodutivo é característica autapomórfica de *H. angulatus*.

Quadro 3 - Ocorrência da oviparidade e da viviparidade entre os Hydropsini analisados.

| Espécies                     | Oviparidade  | Viviparidade   |
|------------------------------|--|--|
| <i>Hydrops triangularis</i>  | Albuquerque e Camargo (2004);<br>Starace (1998); presente estudo   | -  |
| <i>Hy. martii</i>            | Albuquerque e Camargo (2004);<br>presente estudo   | -  |
| <i>Pseudoeryx plicatilis</i> | Cunha e Nascimento (1981); Frota e<br>Yuki (2005); presente estudo   | -  |
| <i>Helicops hagmanni</i>     | Cunha e Nascimento (1981); presente<br>estudo  | -  |
| <i>H. trivittatus</i>        | -  | Cunha e Nascimento (1981);<br>presente estudo  |
| <i>H. carinicaudus</i>       | -  | Marques, Eterovic e Sazima<br>(2001); Marques e Sazima (2004);<br>presente estudo  |
| <i>H. modestus</i>           | -  | Marques, Eterovic e Sazima<br>(2001); presente estudo  |
| <i>H. infrataeniatus</i>     | -  | Aguiar e Di-Bernardo (2005); Cei<br>(1993); presente estudo  |
| <i>H. leopardinus</i>        | -  | Ávila, Ferreira e Arruda (2006);<br>Gasc e Rodrigues (1980); Lira-da-<br>Silva et al., (1994); Marques et al.<br>(2005); Scartozzoni e Almeida-<br>Santos (2006); Starace (1998);<br>presente estudo |
| <i>H. gomesi</i>             | Amaral (1921); presente estudo   | -  |
| <i>H. angulatus</i>          | Cunha e Nascimento (1981); Dixon e<br>Soini (1977); Ford e Ford (2002);<br>Martins e Oliveira (1999); Mole<br>(1924); Rossman (1973); Starace<br>(1998); presente estudo | Rossman (1984); presente estudo  |
| <i>H. polylepis</i>          | -  | Cunha e Nascimento (1981);<br>Marques et al. (2005); presente<br>estudo  |



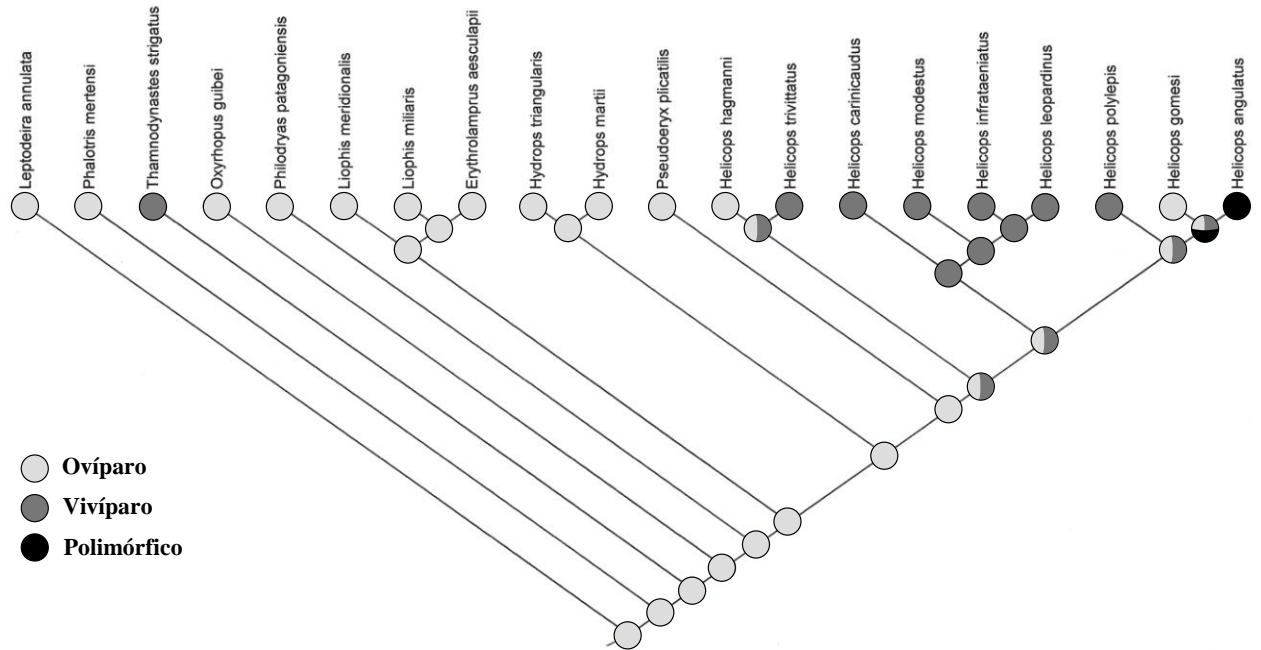


Figura 13 - Otimização do modo reprodutivo na hipótese filogenética. Os ramos representados por duas ou mais cores representam incertezas na otimização.

## 4.2.3 Ciclos reprodutivos

### 4.2.3.1 Frequências reprodutivas

As frequências reprodutivas das fêmeas variaram entre 0,30 para *H. hagmanni* e 0,78 para *H. gomesi*. Excluindo *H. gomesi*, as frequências médias das espécies ovíparas e vivíparas foram idênticas (0,42), porém o desvio padrão foi pouco maior para as formas ovíparas (0,16) que para as vivíparas (0,06).

### 4.2.3.2 Ciclos reprodutivos das fêmeas

Os folículos ovarianos dos Hydropsini iniciam a vitelogênese (processo de deposição de vitelo) com comprimento a partir de 6 mm, aproximadamente. O tamanho mínimo dos folículos vitelogênicos de *P. plicatilis*, *H. trivittatus* e *H. gomesi* não foi determinado, pois as fêmeas reprodutivas dessas espécies, dentro das amostras estudadas, possuíam folículos em estágio avançado de deposição de vitelo (> 10 mm).

*Hydrops triangularis*. Folículos em vitelogênese foram registrados em fêmeas (N = 34) coletadas em janeiro e de junho a novembro, ao passo que ovos nos ovidutos foram observados em janeiro, fevereiro e outubro (N = 4) (Figura 14A). Duas fêmeas coletadas em outubro e novembro possuíam corpos lúteos nos ovários (Figura 14A). Recém-nascidos (CRC médio = 148,7 mm; amplitude = 144 a 155 mm; N = 3) foram coletados em janeiro, fevereiro e outubro.

*Hydrops martii*. Folículos em vitelogênese foram registrados em fêmeas (N = 30) coletadas de maio a novembro e uma fêmea coletada em outubro possuía ovos nos ovidutos (Figura 14B). Recém-nascidos (155 e 156 mm de CRC; N = 2) foram coletados em abril.

*Pseudoeryx plicatilis*. Foram observadas três fêmeas com folículos vitelogênicos em agosto e novembro, ao passo que fêmeas contendo ovos foram coletadas em agosto, outubro e novembro (N = 3) (Figura 14C). Existe registro de postura de ovos em janeiro e três fêmeas coletadas em novembro e dezembro possuíam corpos lúteos nos ovários (Figura 14C). Recém-nascidos (CRC médio = 157,5 mm; amplitude = 140 a 175 mm; N = 11) foram coletados em janeiro (N = 1), fevereiro (N = 1) e novembro (N = 9).

*Helicops hagmanni*. Folículos em vitelogênese foram registrados em fêmeas (N = 24) coletadas em janeiro, fevereiro e de junho a novembro, ao passo que ovos nos ovidutos foram observados em julho e outubro (N = 3) (Figura 14D). Uma fêmea coletada em janeiro possuía corpos lúteos nos ovários (Figura 14D). Recém-nascidos (CRC médio = 144,8 mm; amplitude = 121 a 155 mm; N = 4) foram coletados em fevereiro (N = 2) e abril (N = 2).

*Helicops trivittatus*. Foram observadas duas fêmeas com folículos vitelogênicos em setembro e outubro (Figura 14E). Embriões na fase 2 foram registrados em fevereiro e julho (N = 3), ao passo que embriões na fase 3 foram registrados em fevereiro, setembro e outubro (N = 5) (Figura 14E). Recém-nascidos (CRC médio = 140,6 mm; amplitude = 132 a 148 mm; N = 20) foram coletados em março (N = 10), abril (N = 4), maio (N = 2), outubro (N = 3) e novembro (N = 1).

*Helicops carinicaudus*. Folículos em vitelogênese foram registrados em fêmeas (N = 19) coletadas entre setembro e dezembro (Figura 14F). Embriões nas fases 1 e 2 foram observados em setembro, novembro e janeiro (N = 4), ao passo que embriões na fase 3 foram registrados em março e abril (N = 2) (Figura 14F). Uma fêmea pariu filhotes em abril e três fêmeas coletadas em março, abril e maio possuíam corpos lúteos nos ovários (Figura 14F). Recém-nascidos (CRC médio = 137,5 mm; amplitude = 128 a 148 mm; N = 4) foram coletados em março (N = 3) e maio (N = 1).

*Helicops modestus*. Folículos em vitelogênese foram registrados em fêmeas (N = 30) coletadas de julho a dezembro (Figura 15A). Embriões nas fases 1 e 2 foram observados de setembro a fevereiro (N = 37), ao passo que embriões na fase 3 foram observados de janeiro a maio (N = 8) (Figura 15A). Nascimentos em cativeiro (N = 13) ocorreram de janeiro a abril (Figura 15A). Recém-nascidos (CRC médio = 122,4 mm; amplitude = 116 a 130 mm; N = 12) foram coletados em fevereiro (N = 10), abril (N = 1) e maio (N = 1).

*Helicops infrataeniatus*. Folículos em vitelogênese foram registrados em fêmeas (N = 22) coletadas de julho a dezembro (Figura 15B). Embriões nas fases 1 e 2 foram observados de setembro a dezembro (N = 15), ao passo que embriões na fase 3 foram observados de novembro a maio (N = 6) (Figura 15B). Nascimentos foram registrados em dezembro, janeiro, fevereiro e março (N = 4) e uma fêmea coletada em fevereiro possuía corpos lúteos nos ovários (Figura 15B). Recém-nascidos (CRC médio = 130,8 mm; amplitude = 119 a 149 mm; N = 5) foram coletados em janeiro (N = 1), fevereiro (N = 3) e maio (N = 1).

*Helicops leopardinus*. Folículos em vitelogênese foram registrados em fêmeas (N = 9) coletadas de agosto a janeiro (Figura 15C). Embriões nas fases 1 e 2 foram observados em outubro e abril (N = 11), ao passo que embriões na fase 3 foram registrados em uma fêmea coletada em maio (Figura 15C). Existem registros de nascimentos em dezembro e fevereiro (N = 3) e uma fêmea coletada em abril possuía corpos lúteos nos ovários (Figura 15C). Recém-nascidos (CRC médio = 134,1 mm; amplitude = 106 a 145 mm; N = 28) foram coletados entre dezembro e agosto, mas a maioria em julho (N = 6) e agosto (N = 12).

*Helicops polylepis*. Cinco fêmeas com folículos em vitelogênese foram coletadas em agosto, setembro e novembro (Figura 15D). Embriões na fase 2 foram observados em fêmea coletada em novembro, ao passo que embriões na fase 3 foram observados em duas fêmeas coletadas em julho e fevereiro (Figura 15D). Existe registro de nascimento em setembro (Figura 15D). Não há informações de filhotes coletados na natureza.

*Helicops angulatus*. Fêmeas dessa espécie possuem reprodução contínua, porém existe predominância de fêmeas em vitelogênese (N = 53) entre os meses de maio e outubro (ver Figura 15E). Ovos nos ovidutos foram registrados entre julho e dezembro e em março (N = 18), ao passo que a fêmea com o embrião totalmente formado foi coletada em novembro (Figura 15E). Recém-nascidos (CRC médio = 134,5 mm; amplitude = 121 a 145 mm; N = 8) foram coletados em março (N = 3), maio (N = 1), outubro (N = 3) e dezembro (N = 1).

*Helicops gomesi*. Seis fêmeas com folículos vitelogênicos foram coletadas em janeiro, maio, junho, setembro e outubro. Uma fêmea coletada em dezembro possuía ovos no oviduto (Figura 15F). Recém-nascidos (CRC = 135,0 mm; N = 2) foram coletados em março.

#### 4.2.3.2.1 Síntese dos ciclos das fêmeas

A extensão de determinados eventos reprodutivos foi estimada a partir da observação dos exemplares preservados e de dados publicados na literatura (Figura 16). Para *H. polylepis*, por exemplo, fêmeas com folículos em vitelogênese foram capturadas em agosto, setembro e novembro, porém a observação de embriões totalmente desenvolvidos (fase 3) em julho e a ocorrência de nascimentos em setembro indicam que a vitelogênese nessa espécie deve ter início em meados de abril-maio. O mesmo período de vitelogênese foi estimado para *H. trivittatus*, já que embriões na fase 2 do desenvolvimento foram observados em julho e embriões totalmente formados (fase 3) estão presentes em fêmeas coletadas em setembro e outubro.

Os ciclos reprodutivos das fêmeas dos Hydropsini são sazonais, com exceção de *H. angulatus* e possivelmente *H. gomesi* que possuem ciclos contínuos (ver Figura 16). Ciclos sazonais, abrangendo toda a estação seca e parte da chuvosa, foram registrados para seis espécies com ocorrência na região amazônica (*Hy. triangularis*, *Hy. martii*, *P. plicatilis*, *H. haggmanni*, *H. trivittatus*, *H. polylepis*). Para essas seis espécies, fêmeas com folículos em vitelogênese foram capturadas (ou estima-se a ocorrência, Figura 16) a partir de abril-junho até dezembro-fevereiro. Fêmeas contendo ovos ou embriões nos ovidutos foram observadas a partir de junho-julho até fevereiro-março. As posturas de ovos, os nascimentos, bem como as coletas de recém-nascidos, foram registradas a partir do final da seca e ao longo da estação chuvosa (de setembro a abril).

Ciclos sazonais, a partir do final da seca e ao longo de toda estação chuvosa, foram registrados para quatro espécies com ocorrência em áreas de latitudes mais altas, nas regiões sudeste e sudoeste (*H. carinicaudus*, *H. modestus*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*). Fêmeas com folículos em vitelogênese foram capturadas (ou estima-se a ocorrência, Figura 16) a partir de julho-agosto até dezembro para *H. carinicaudus*, *H. modestus* e *H. infrataeniatus* e até janeiro para *H. leopardinus*. Fêmeas contendo embriões foram observados a partir de setembro até abril-maio, ao passo que a coleta de recém-nascidos e os nascimentos ocorrem no final das chuvas e início da seca (de janeiro a maio). Para *H. leopardinus* a coleta de recém-nascidos estende-se até meados de julho-agosto.

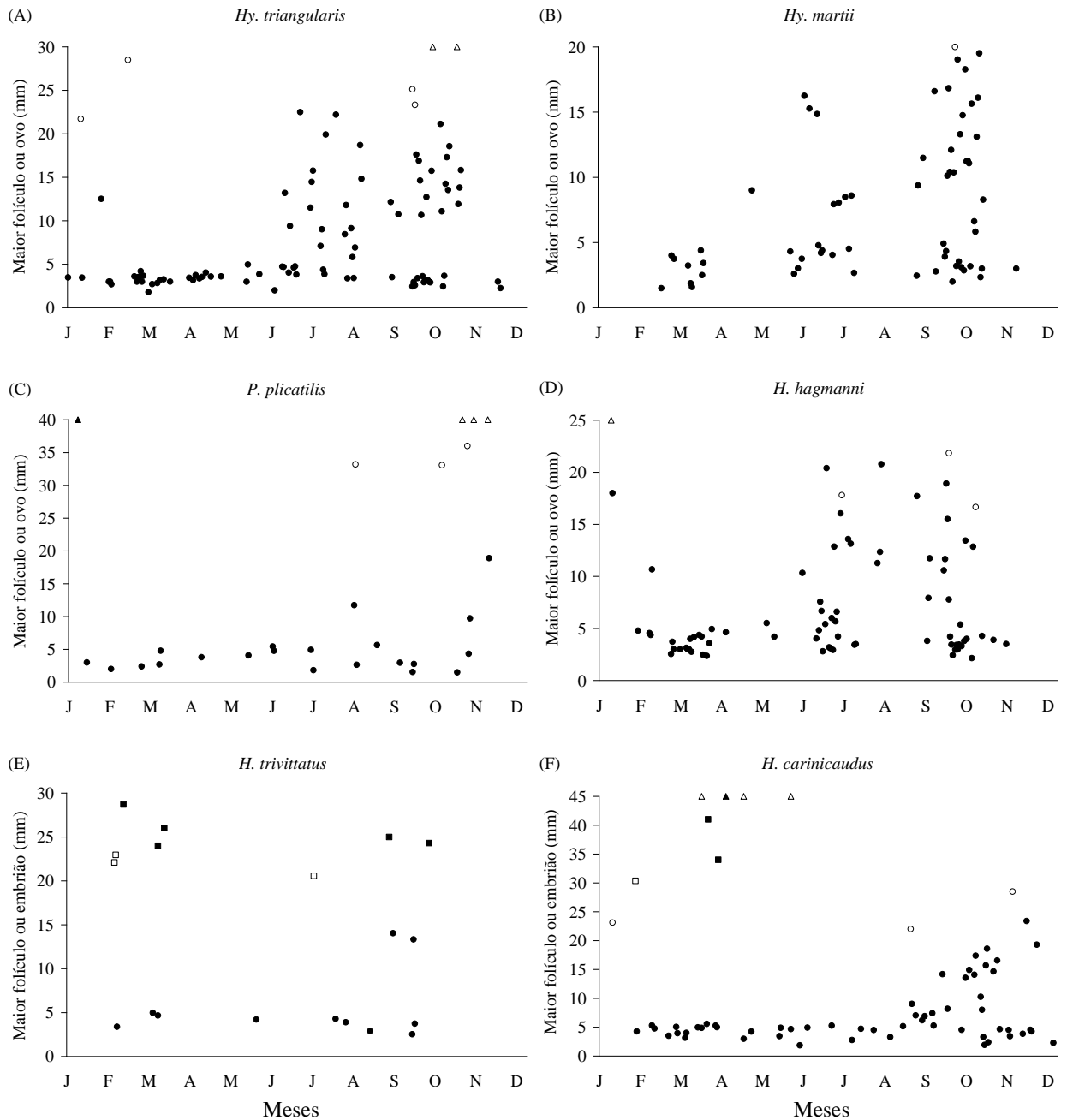


Figura 14 A-F - Ciclos reprodutivos das fêmeas dos Hydropsini. Círculos preenchidos = folículos ovarianos; círculos vazios = embriões ausentes ou no início do desenvolvimento (Fase 1); quadrados vazios = embriões na fase 2; quadrados preenchidos = embriões em estágio avançado de desenvolvimento (Fase 3); triângulos vazios = presença de corpo lúteo; triângulos preenchidos = registros de nascimentos ou oviposturas.

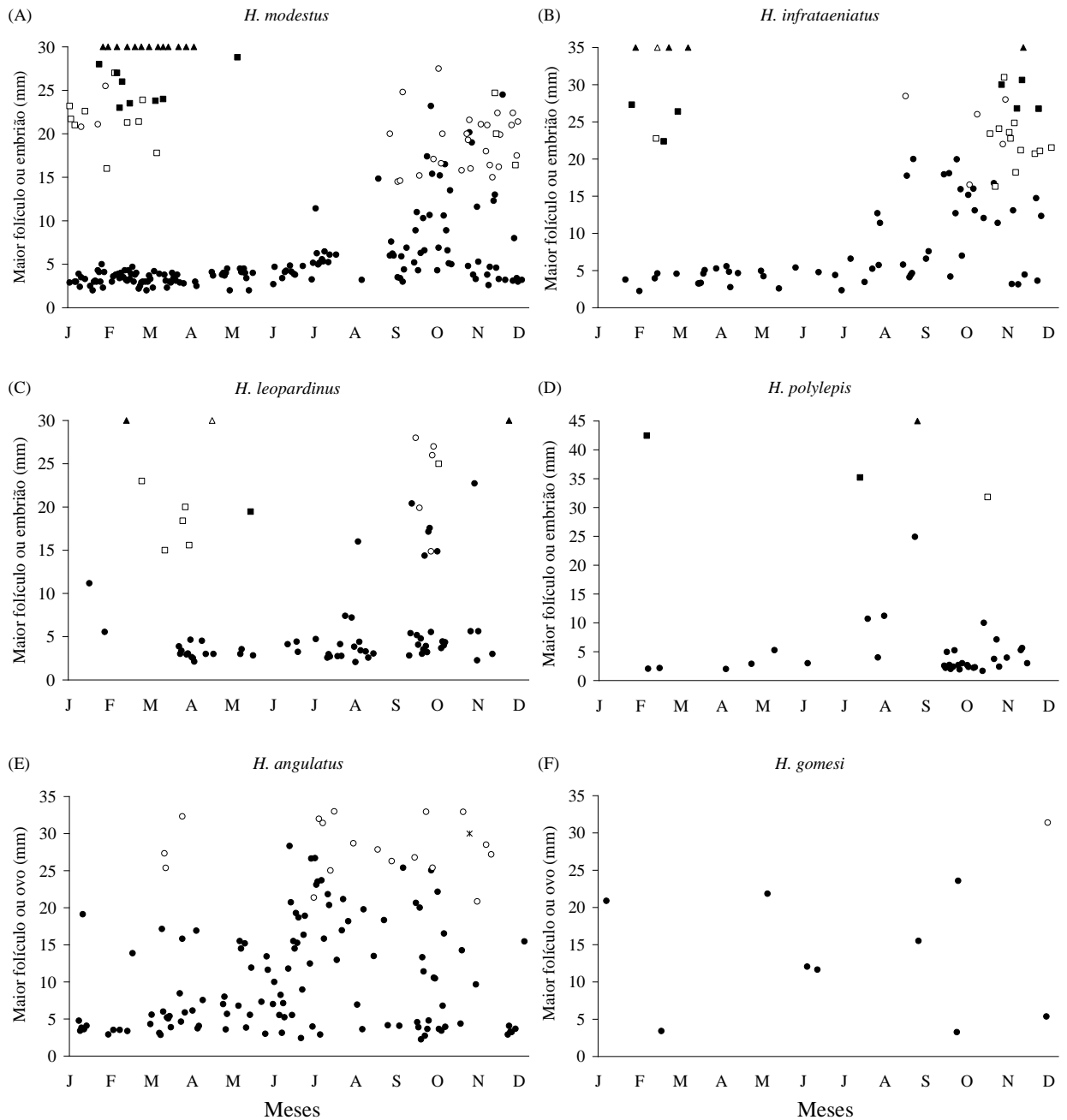


Figura 15 A-F - Ciclos reprodutivos das fêmeas dos Hydropsini. Círculos preenchidos = folículos ovarianos; círculos vazios = embriões ausentes ou no início do desenvolvimento (Fase 1); quadrados vazios = embriões na fase 2; quadrados preenchidos = embriões em estágio avançado de desenvolvimento (Fase 3); triângulos vazios = presença de corpo lúteo; triângulos preenchidos = registros de nascimentos ou oviposturas. Para *H. angulatus* o asterisco representa a observação do embrião totalmente formado (sem a formação da casca) no oviduto de uma fêmea.

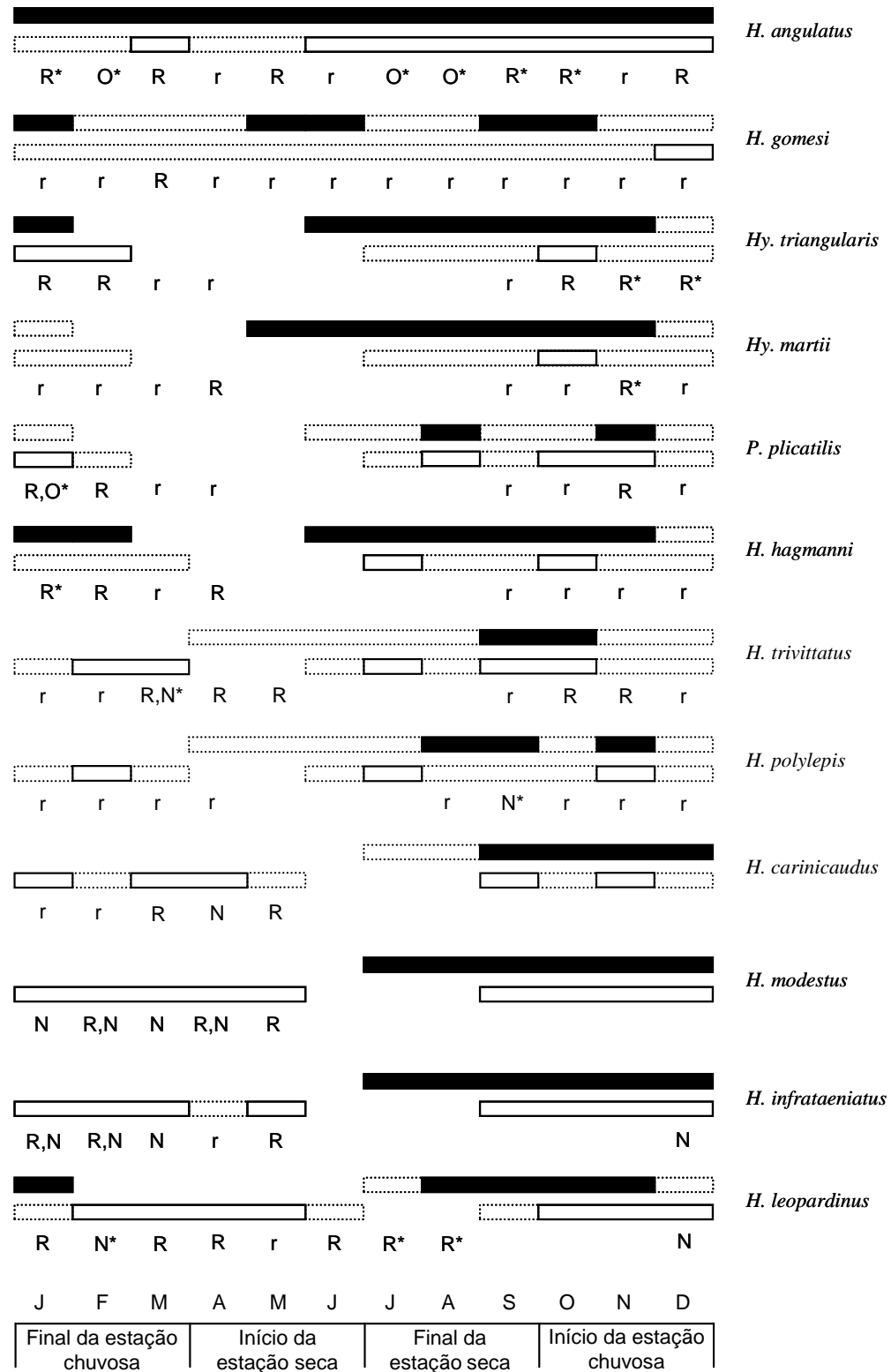


Figura 16 - Extensão da vitelogênese e gestação de doze espécies de Hydropsini. Caixas preenchidas = período de vitelogênese; Caixas vazias = período de gestação; Caixas pontilhadas = estimativas (ver explicação no texto). N = nascimentos, O = oviposturas, R = coleta de recém-nascidos, r = estimativa da ocorrência de recém-nascidos. \* = informações da literatura (Abe, 2006; Ávila et al., 2006; Cunha e Nascimento, 1981; Dixon e Soini, 1977; Ford e Ford, 2002; Frota e Yuki, 2005; Martins e Oliveira, 1999; Rossman, 1973, 1984; Santos Jr. e Ribeiro, 2005; Scartozzoni e Almeida-Santos, 2006).

#### 4.2.3.3 Ciclos reprodutivos dos machos

Não foram encontradas diferenças significativas, ao longo do ano, no volume relativo dos testículos de *H. hagmanni* e *H. carinicaudus*, o que sugere que a espermatogênese nessas espécies seja contínua. Porém, a espermatogênese é sazonal e ocorre durante a estação seca em *Hy. triangularis*, *Hy. martii* e *P. plicatilis*, no final da estação chuvosa em *H. modestus* e *H. angulatus* e no final das chuvas e início da estação seca em *H. infrataeniatus* (Figura 17; Tabela 6). Não foram encontradas diferenças significativas, ao longo do ano, no diâmetro relativo dos ductos deferentes de *Hy. martii*, *H. hagmanni* e *H. angulatus*, o que sugere que os machos dessas espécies não estocam espermatozóides. Porém os ductos estão relativamente maiores durante a estação seca nas demais espécies (Figura 18; Tabela 6). Não existem dados suficientes para *H. trivittatus*, *H. leopardinus*, *H. polylepis* e *H. gomesi* que permitam análises estatísticas e a caracterização dos ciclos reprodutivos dos machos dessas espécies.

Tabela 6 - Resultados da ANCOVA para as comparações, ao longo do ano, quanto ao volume dos testículos e diâmetro dos ductos deferentes dos Hydropsini.

| Espécies                 | Volume dos testículos         | Diâmetro dos ductos deferentes |
|--------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| <i>Hy. triangularis</i>  | $F_{3,57} = 4,09; P < 0,05$   | $F_{3,60} = 5,29; P < 0,05$    |
| <i>Hy. martii</i>        | $F_{1,34} = 3,69; P < 0,05$   | $F_{1,36} = 1,08; P = 0,30$    |
| <i>P. plicatilis</i>     | $F_{1,18} = 8,18; P < 0,01$   | $F_{1,25} = 3,54; P = 0,08$    |
| <i>H. hagmanni</i>       | $F_{3,56} = 0,84; P = 0,36$   | $F_{3,59} = 0,12; P = 0,73$    |
| <i>H. carinicaudus</i>   | $F_{3,48} = 0,60; P = 0,61$   | $F_{3,64} = 3,03; P < 0,05$    |
| <i>H. modestus</i>       | $F_{3,80} = 20,8; P \ll 0,01$ | $F_{3,82} = 6,43; P < 0,01$    |
| <i>H. infrataeniatus</i> | $F_{3,40} = 5,4; P < 0,01$    | $F_{3,40} = 3,5; P < 0,05$     |
| <i>H. angulatus</i>      | $F_{3,54} = 3,5; P < 0,05$    | $F_{3,35} = 0,74; P = 0,53$    |



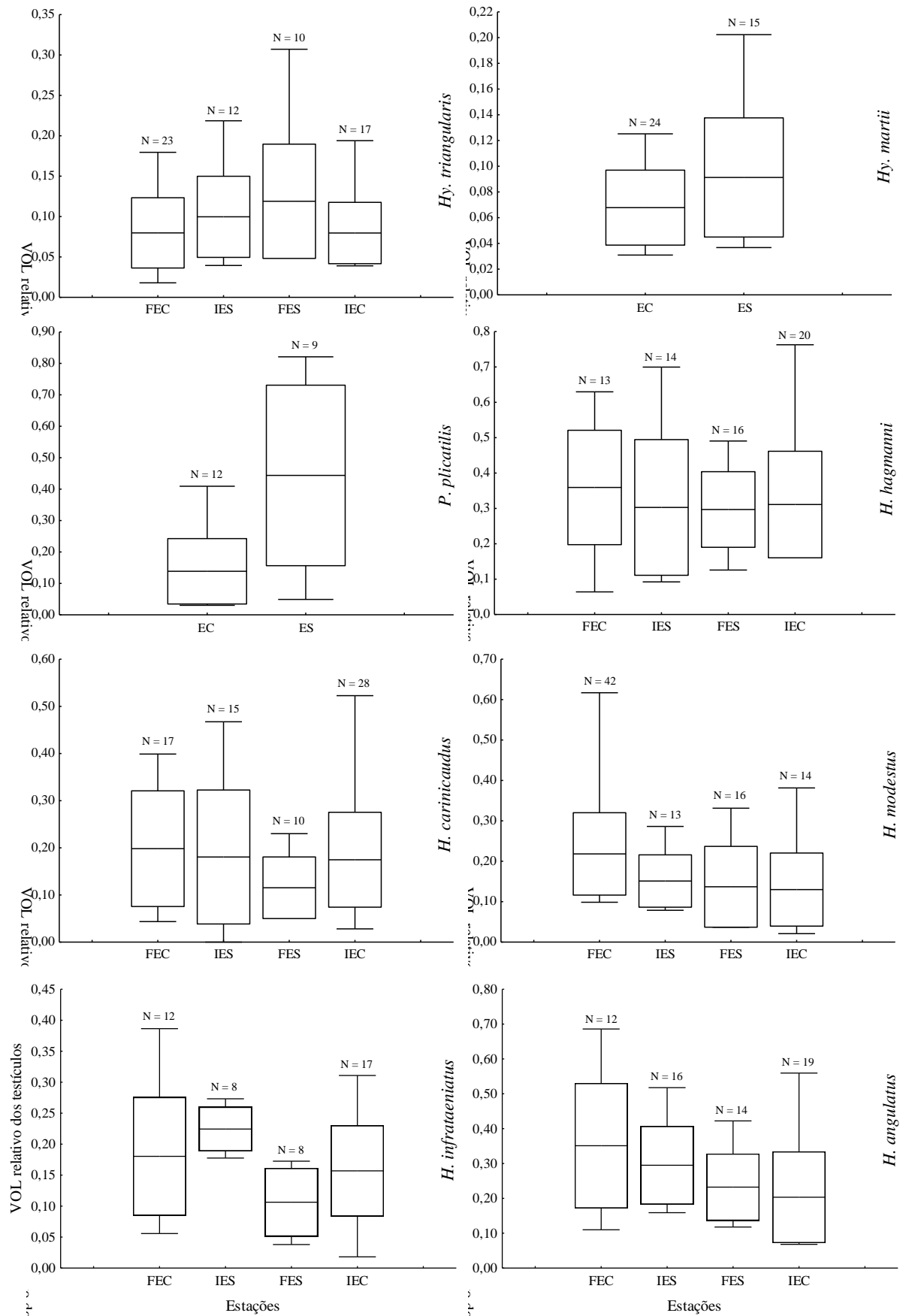


Figura 17 - Variação ao longo do ano no volume relativo dos testículos (Volume/CRC) de oito Hydropsini. FEC = final da estação chuvosa; IES = início da estação seca; FES = final da estação seca; IEC = início da estação chuvosa; EC = estação chuvosa; ES = estação seca.

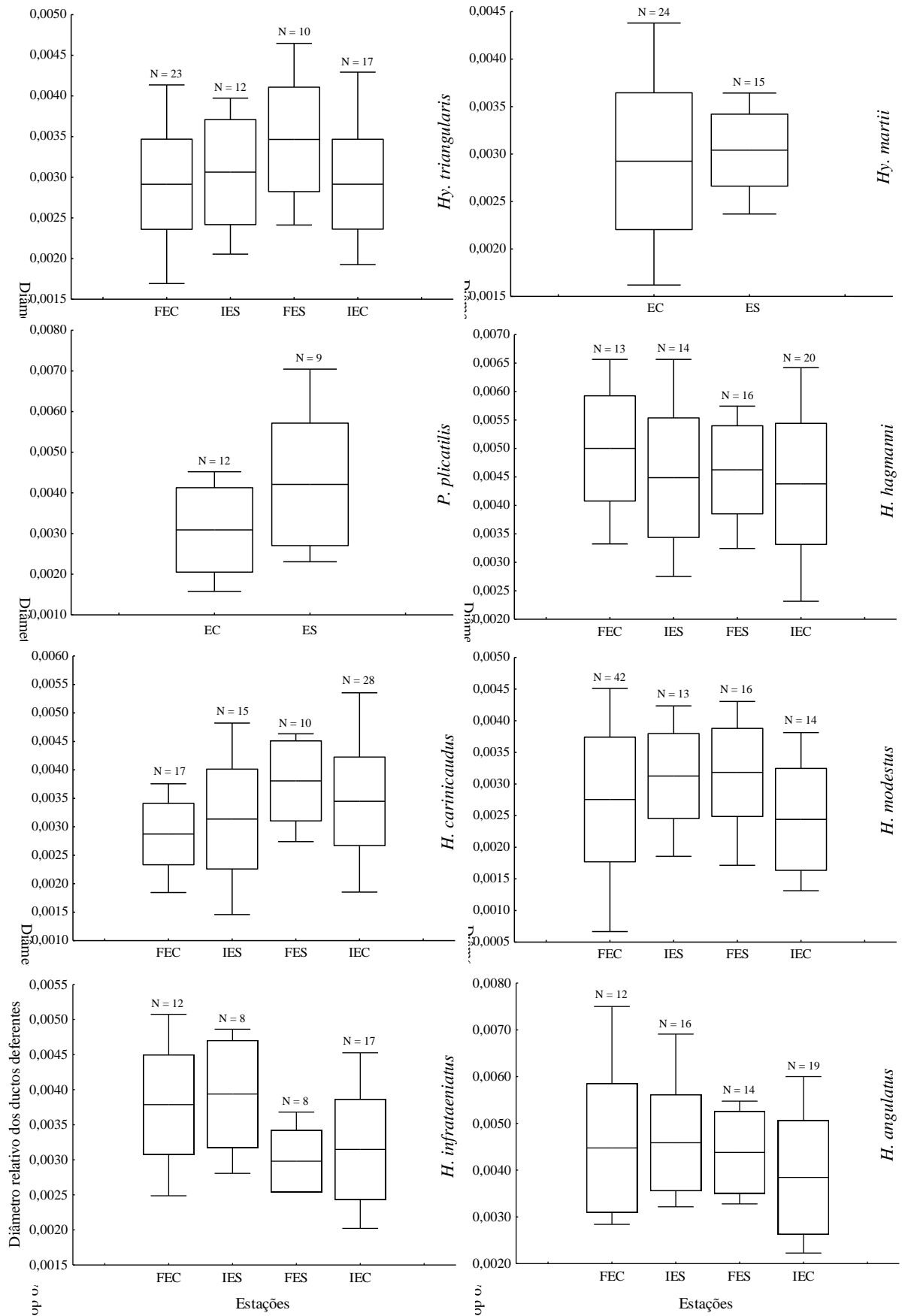


Figura 18 - Variação ao longo do ano no diâmetro relativo dos ductos deferentes (Ducto/CRC) de oito espécies. FEC = final da estação chuvosa; IES = início da estação seca; FES = final da estação seca; IEC = início da estação chuvosa; EC = estação chuvosa; ES = estação seca.

#### 4.2.4 Fecundidade

Foram encontradas relações positivas e significativas ( $R^2 > 0,37$ ;  $P < 0,05$ ) entre o CRC das fêmeas e a fecundidade (número de folículos vitelogênicos e/ou ovos ou embriões), exceto para *H. polylepis* (Tabela 7) (dados insuficientes para *P. plicatilis*, *H. trivittatus* e *H. gomesi*). A fecundidade média variou de 9,2 para *Hy. martii* a 29,8 para *P. plicatilis*, ao passo que o CRC médio dos filhotes (ou o CRC dos menores indivíduos) variou de 121 mm para *H. hagdmani* e *H. angulatus* a 184 mm para *P. plicatilis* (Tabela 7). O CRC médio das fêmeas explicou entre 70% e 80% das variações entre as espécies quanto à fecundidade média ( $R^2 = 0,77$ ;  $P < 0,01$ ) e o CRC médio dos filhotes ( $R^2 = 0,78$ ;  $P < 0,01$ ) (Figuras 19 e 20), mesmo eliminando a influência da filogenia ( $R^2 = 0,79$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,68$ ;  $P < 0,01$ ). A fecundidade relativa ao CRC das fêmeas diferiu entre espécies ( $F_{1,172} = 8,2$ ;  $P < 0,01$ ), mas foi semelhante entre espécies ovíparas e vivíparas ( $F_{1,182} = 2,9$ ;  $P = 0,09$ ). O CRC dos filhotes, relativo ao CRC das serpentes, não diferiu entre espécies ovíparas e vivíparas ( $F_{1,9} = 0,71$ ;  $P = 0,42$ ).

Os Hydropsini possuem maior fecundidade relativa ( $F_{1,17} = 10,2$ ;  $P < 0,01$ ), porém seus filhotes são relativamente menores ( $F_{1,17} = 19,9$ ;  $P < 0,01$ ) em comparação aos demais Xenodontinae + *L. annulata*. As razões médias entre a fecundidade e o CRC das fêmeas variaram de 0,014 a 0,030 (média = 0,023) para os Hydropsini e de 0,006 a 0,032 (média = 0,014) para as espécies do grupo externo (Figura 21). As razões médias entre o CRC dos filhotes e o CRC das serpentes variaram de 0,169 a 0,269 (média = 0,225) para os Hydropsini e de 0,211 a 0,370 (média = 0,270) para o grupo externo (Figura 22).

##### 4.2.4.1 Evolução da fecundidade

As otimizações na filogenia (Figuras 21 e 22) indicam que: **(1)** o ancestral da tribo possuía baixa fecundidade relativa; **(2)** a fecundidade sofre aumento no ancestral do clado (*Pseudoeryx*, *Helicops*), o qual é composto por serpentes relativamente mais robustas em comparação a *Hydrops* e à maioria das espécies do grupo externo (Figura 12); **(3)** o aumento da fecundidade relativa nesse clado é acompanhado da diminuição no tamanho relativo dos filhotes. Considerando todas as espécies, incluindo as do grupo externo, foi verificado que serpentes relativamente mais robustas possuem maior fecundidade relativa ( $R^2 = 0,80$ ;  $P < 0,01$ ) e que ninhadas relativamente maiores produzem filhotes relativamente menores ( $R^2 = 0,34$ ;  $P < 0,01$ ) (Figuras 23 e 24). Essas relações foram significativas, mesmo eliminando a influência da filogenia ( $R^2 = 0,69$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,20$ ;  $P < 0,05$ ; respectivamente).

Tabela 7 - Fecundidade média, resultados das regressões lineares entre o CRC das fêmeas (mm) e a fecundidade, CRC médio dos filhotes (mm) e massa relativa média da ninhada (RCM).

| Espécies                             | Fecundidade<br>média  | Relações com o<br>CRC das fêmeas | CRC médio dos<br>filhotes (mm)  | RCM                                |
|--------------------------------------|-----------------------|----------------------------------|---------------------------------|------------------------------------|
| <i>Hy. triangularis</i><br>(N = 15)  | 13,3 ± 5,5<br>(2-24)  | R <sup>2</sup> = 0,56; P < 0,01  | 144<br>Menor indivíduo          | ---                                |
| <i>Hy. martii</i><br>(N = 14)        | 9,2 ± 2,6<br>(6-16)   | R <sup>2</sup> = 0,37; P < 0,05  | 155<br>Menor indivíduo          | ---                                |
| <i>P. plicatilis</i><br>(N = 4)      | 29,8 ± 18,3<br>(5-49) | ---                              | 184 ± 7,0*<br>(168-200, N = 48) | ---                                |
| <i>H. hagmanni</i><br>(N = 8)        | 17,1 ± 5,8<br>(8-27)  | R <sup>2</sup> = 0,60; P < 0,01  | 121<br>Menor indivíduo          | ---                                |
| <i>H. trivittatus</i><br>(N = 3)     | 9,3 ± 3,8<br>(5-12)   | ---                              | 125<br>Menor indivíduo          | ---                                |
| <i>H. carinicaudus</i><br>(N = 17)   | 15,4 ± 6,5<br>(7-29)  | R <sup>2</sup> = 0,44; P < 0,01  | 128<br>Menor indivíduo          | ---                                |
| <i>H. modestus</i><br>(N = 50)       | 11,4 ± 5,9<br>(2-28)  | R <sup>2</sup> = 0,60; P < 0,01  | 123 ± 8,0<br>(104-143, N = 107) | 0,25 ± 0,06<br>(0,18-0,38, N = 13) |
| <i>H. infrataeniatus</i><br>(N = 24) | 12,6 ± 7,5<br>(5-36)  | R <sup>2</sup> = 0,55; P < 0,01  | 130 ± 7,0<br>(117-143, N = 61)  | ---                                |
| <i>H. leopardinus</i><br>(N = 17)    | 11,2 ± 8,0<br>(2-31)  | R <sup>2</sup> = 0,70; P < 0,01  | 129 ± 6,0<br>(100-143, N = 47)  | 0,28*<br>N = 1                     |
| <i>H. gomesi</i><br>(N = 5)          | 14,2 ± 6,5<br>(7-22)  | ---                              | 135<br>Menor indivíduo          | ---                                |
| <i>H. angulatus</i><br>(N = 17)      | 11,1 ± 4,8<br>(1-21)  | R <sup>2</sup> = 0,62; P < 0,01  | 121<br>Menor indivíduo          | 0,33 ± 0,02*<br>N = 2              |
| <i>H. polylepis</i><br>(N = 10)      | 16,7 ± 7,1<br>(12-24) | R <sup>2</sup> = 0,15; P = 0,27  | 139 ± 5,0*<br>(129-146, N = 15) | ---                                |

Notas:

Média ± desvio padrão

Entre parênteses: amplitude

N: número de exemplares analisados

Asterisco: dados da literatura

Fonte: Ford e Ford, 2002; Frota e Yuki, 2005; Santos Jr. e Ribeiro, 2005; Scartozzoni e Almeida-Santos, 2006

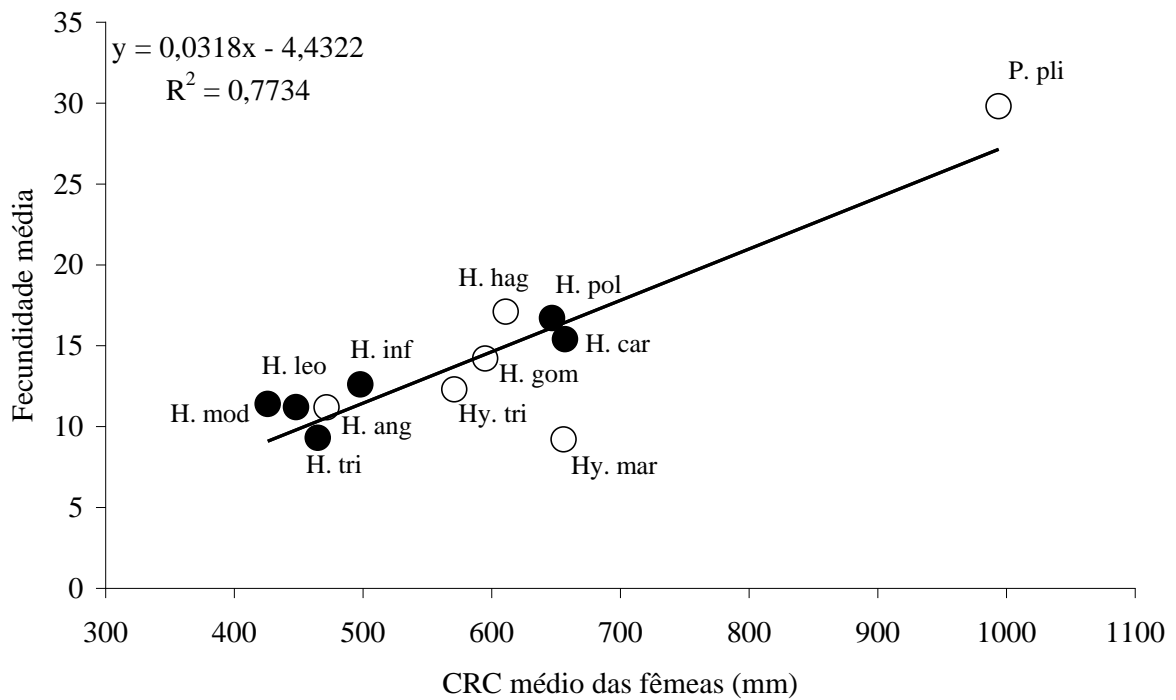


Figura 19 - Relação entre o CRC médio das fêmeas e a fecundidade média dos Hydropsini. Os círculos vazios representam as espécies ovíparas e os círculos preenchidos as espécies vivíparas.

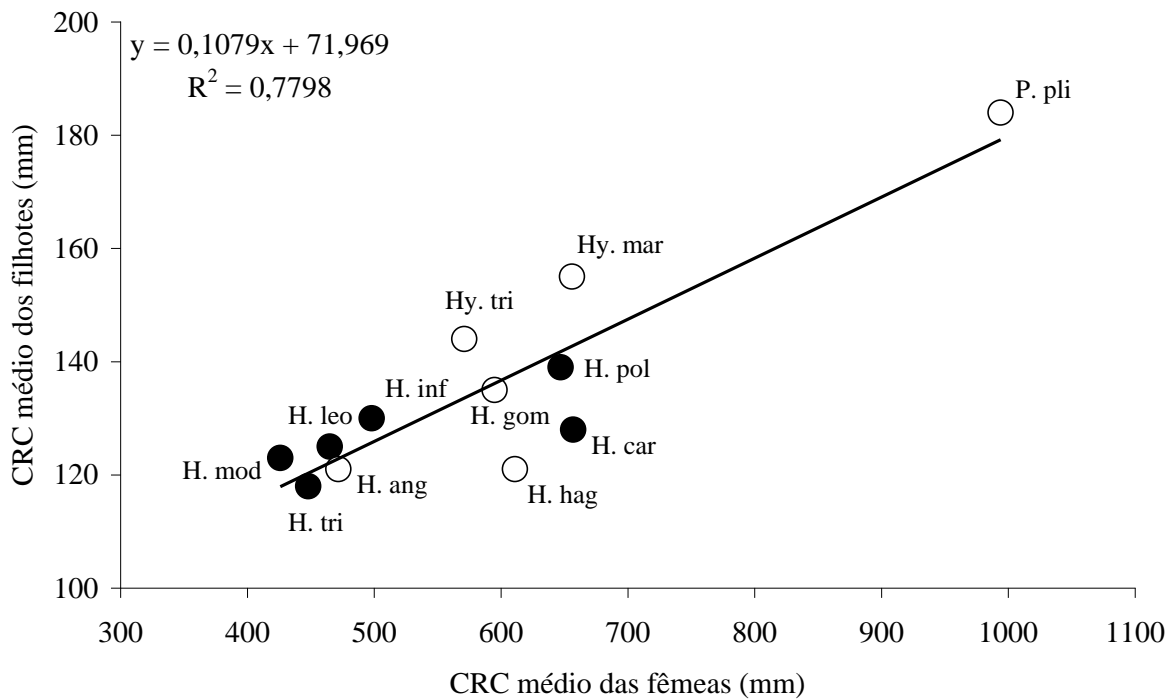


Figura 20 - Relação entre o CRC médio das fêmeas e o CRC médio dos filhotes dos Hydropsini. Os círculos vazios representam as espécies ovíparas e os círculos preenchidos as espécies vivíparas.

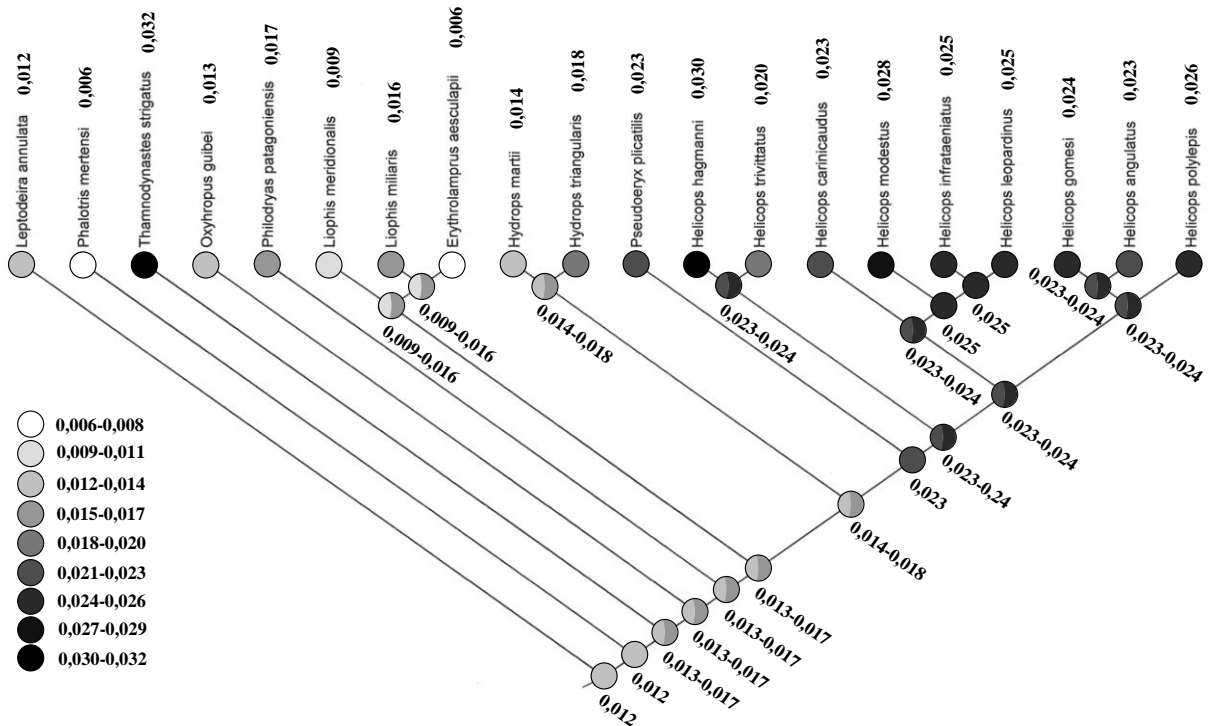


Figura 21 - Otimização da fecundidade relativa (razões médias obtidas entre a fecundidade e o CRC das fêmeas) na hipótese filogenética. Os ramos representados por duas ou mais cores representam incertezas na otimização.

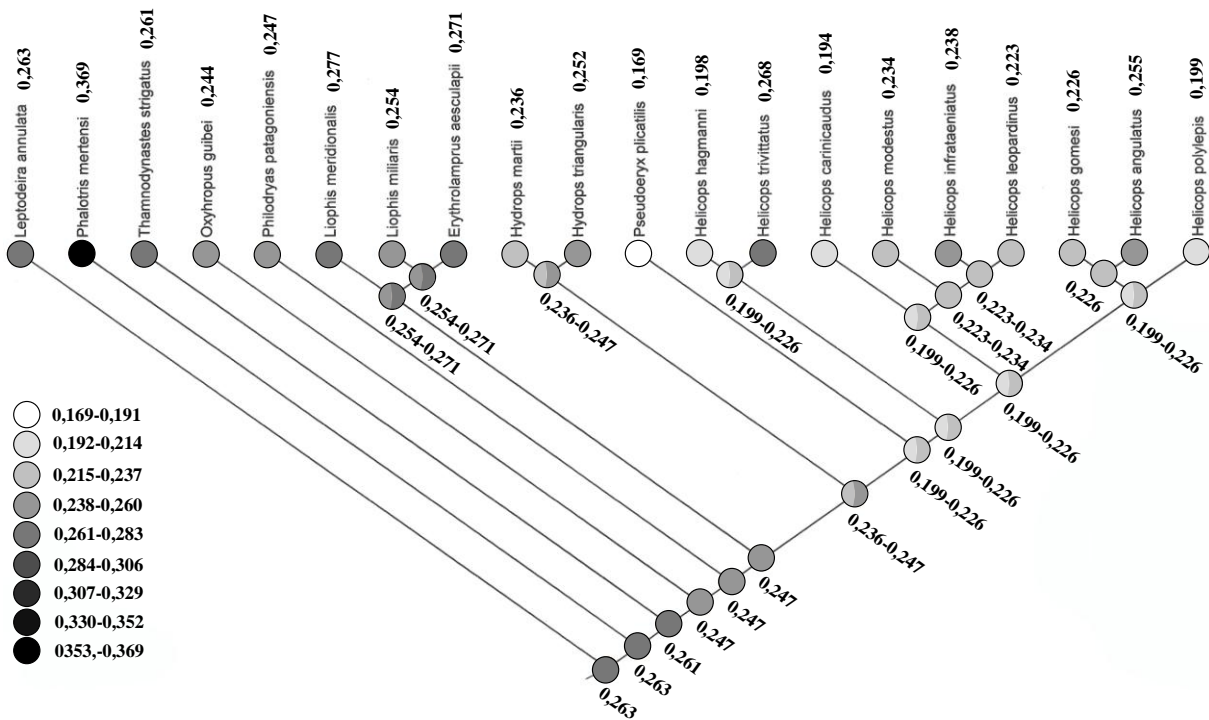


Figura 22 - Otimização do tamanho relativo dos filhotes (razões médias obtidas entre o CRC dos filhotes e o CRC das serpentes) na hipótese filogenética. Os ramos representados por duas ou mais cores representam incertezas na otimização.

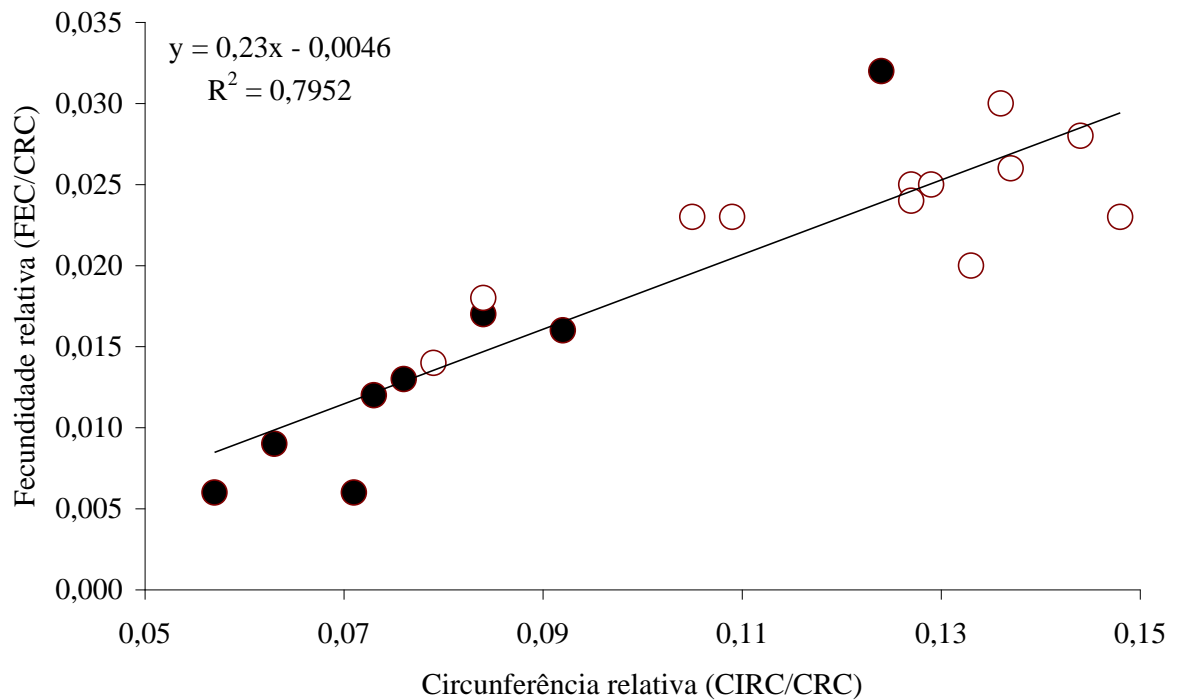


Figura 23 - Relação entre a circunferência relativa média do corpo (CIRC/CRC) e a fecundidade relativa média (FEC/CRC). Os círculos vazios representam os Hydropsini analisados; os círculos preenchidos representam as espécies do grupo externo.

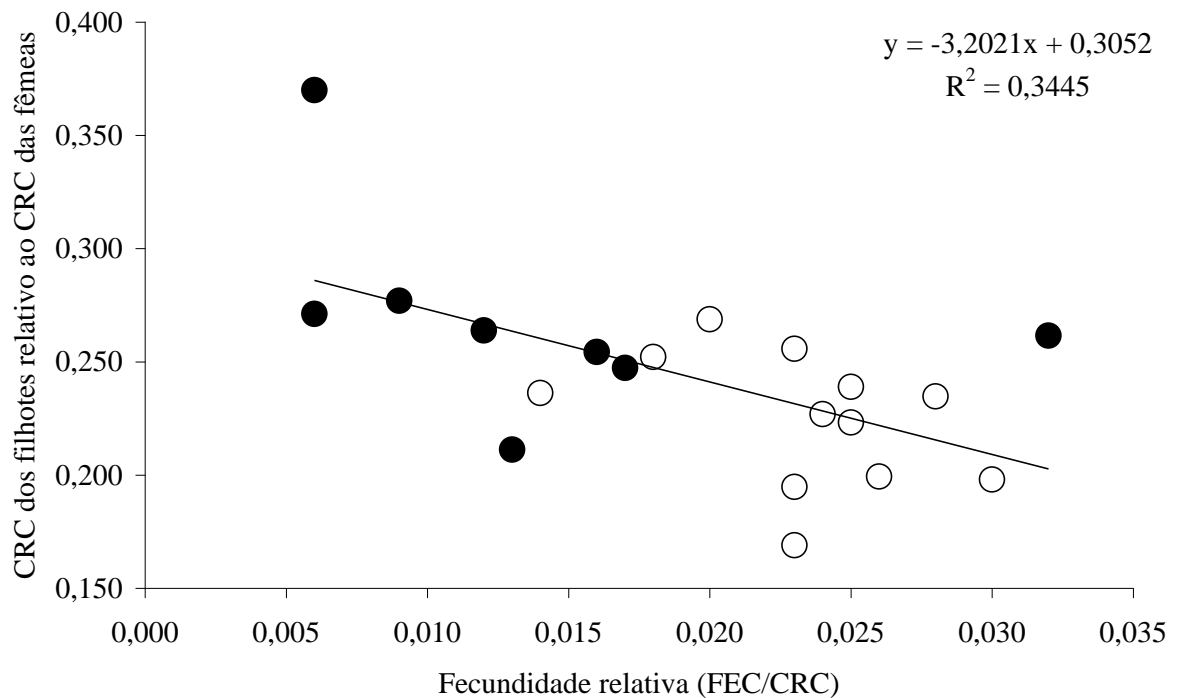


Figura 24 - Relação entre a fecundidade relativa média (FEC/CRC) e o tamanho relativo médio dos filhotes (CRC filhotes/CRC das fêmeas). Os círculos vazios representam os Hydropsini analisados; os círculos preenchidos representam as espécies do grupo externo.

### 4.3 ALIMENTAÇÃO

#### 4.3.1 Composição da dieta

*Hydrops triangularis*. Dos 241 exemplares que tiveram os estômagos analisados, 83 (34,4%) possuíam conteúdo (Tabela 8). Apenas peixes foram encontrados. Foi possível identificar, em algum nível taxonômico, 89 itens (86,5% do total de itens) ingeridos por 69 serpentes (Tabela 9). Synbranchiformes (78,6%, N = 70) e Gymnotiformes (19,1%, N = 17) foram os mais consumidos e estavam nos estômagos de 54 (78,3%) e 13 (18,8%) serpentes, respectivamente.

*Hydrops martii*. Dos 159 exemplares analisados, 74 (46,5%) possuíam conteúdo (Tabela 8). Apenas peixes foram encontrados. Foram identificados 49 itens (60,5% do total) ingeridos por 42 serpentes (Tabela 10). Gymnotiformes (65%, N = 32) e Siluriformes (16,2%, N = 8) foram os mais consumidos e estavam nos estômagos de 26 (61,8%) e sete (16,6%) serpentes, respectivamente.

*Pseudoeryx plicatilis*. Dos 117 exemplares analisados, 17 (14,5%) possuíam conteúdo (Tabela 8). Apenas peixes Synbranchiformes foram encontrados (Tabela 11). Cada serpente possuía apenas um item no estômago. Entre os itens encontrados foi possível identificar três *Synbranchus marmoratus* e 11 *Synbranchus* sp.

*Helicops hagmanni*. Dos 180 exemplares analisados, 62 (34,4%) possuíam conteúdo (Tabela 8). Apenas peixes foram encontrados. Foram identificados 30 itens (47% do total) ingeridos por 28 serpentes (Tabela 12). Perciformes (46,6%, N = 14) e Characiformes (26,6%, N = 8) foram os mais consumidos e estavam nos estômagos de 14 (50,1%) e seis (21,6%) serpentes, respectivamente.

*Helicops trivittatus*. Dos 39 exemplares analisados, 10,3% (N = 4) possuíam conteúdo (Tabela 8). Foram encontrados peixes em 75% e anfíbios em 25% dos exemplares (Tabela 8). Foi possível identificar dois itens (ingeridos por duas serpentes), sendo um peixe Perciformes e um anfíbio Hylidae.

*Helicops carinicaudus*. Dos 177 exemplares analisados, 21 (12%) possuíam conteúdo (Tabela 8). Foram encontrados peixes em 76,2% e anfíbios em 23,8% dos exemplares (Tabela 8). Foram identificados 17 itens (69,5% do total) ingeridos por 15 serpentes (Tabela 13). Perciformes (41,2%, N=7) e Cyprinodontiformes (29,4%, N = 5) foram os mais consumidos e estavam nos estômagos de seis (40,1%) e quatro (26,7%) serpentes, respectivamente.



*Helicops modestus*. Dos 377 exemplares analisados, 59 (15,1%) possuíam conteúdo (Tabela 8). Foram encontrados peixes em 71,9% e anfíbios em 28,1% dos exemplares (Tabela 8). Foram identificados 46 itens (50,5% do total) ingeridos por 31 serpentes (Tabela 14). Perciformes (27,9%, N = 12) e Characiformes (32,5%, N = 14) foram os mais consumidos e estavam nos estômagos de dez (34,4%) e sete (23,9%) serpentes, respectivamente.

*Helicops infrataeniatus*. Dos 88 exemplares analisados, oito (9%) possuíam conteúdo (50% contendo peixes e 50% anfíbios) (Tabela 8). Para uma população do Rio Grande do Sul (N = 278), Aguiar e Di-Bernardo (2004) encontraram 34 exemplares (12,2%) alimentados (60% contendo peixes e 40% anfíbios) (Tabela 8). Considerando os dados obtidos no presente estudo e aqueles da literatura, foi possível identificar 49 itens (70,8 % do total) ingeridos por 30 serpentes (Tabela 15). Anfíbios Leptodactylidae (24,3%, N = 12) e peixes Siluriformes (16,1%, N = 8) foram os mais consumidos e estavam nos estômagos de dez (33,3%) e oito (26,5%) serpentes, respectivamente.

*Helicops leopardinus*. Dos 107 exemplares analisados, 18 (17%) possuíam conteúdo (88,9% contendo peixes e 11,1% anfíbios) (Tabela 8). Para uma população da região do Pantanal (N = 409), Ávila, Ferreira e Arruda (2006) encontraram 26 exemplares (6,4%) alimentados (69,2% contendo peixes e 30,8% anfíbios) (Tabela 8). Considerando os dados obtidos no presente estudo e aqueles da literatura, foi possível identificar 42 itens (85,7% do total) ingeridos por 41 serpentes (Tabela 16). Gymnotiformes (28,6%, N = 12) e Siluriformes (21,5%, N = 9) foram os mais consumidos e estavam nos estômagos de 12 (29,1%) e nove (21,8%) serpentes, respectivamente.

*Helicops angulatus*. Dos 113 exemplares analisados, 19 (18,6%) possuíam conteúdo (63,2% contendo peixes, 21,1% anfíbios e 15,7% lagartos - incluindo um exemplar que havia ingerido ovos de Squamata indeterminado) (Tabela 8). Para uma população da região leste do Pará (N = 170), Abe (2006) encontrou 33 exemplares (19,5%) alimentados (90,9% contendo peixes e 9,1% anfíbios) (Tabela 8). Considerando os dados obtidos no presente estudo e aqueles da literatura, foi possível identificar 39 itens (59,5% do total) ingeridos por 31 serpentes (Tabela 17). Characiformes (40,5%, N = 16) e Perciformes (18,9%, N = 7) foram os mais consumidos e estavam entre nos estômagos de nove (27,6%) e seis (20,7%) serpentes, respectivamente.

*Helicops gomesi*. Dos 22 exemplares analisados, 13,6% (N = 3) possuíam conteúdo (Tabela 8). Foram encontrados peixes em 66,7% e anfíbios em 33,3% dos exemplares (Tabela 8). Foi possível identificar os três itens, sendo um peixe Perciformes, um Gymnotiformes e um anfíbio Leptodactylidae.

*Helicops polylepis*. Dos 143 exemplares analisados, 47 (32,9%) possuíam conteúdo (Tabela 8). Foram encontrados peixes em 93,5% e anfíbios em 6,5% dos exemplares (Tabela 8). Foi possível identificar 32 itens (64% do total) ingeridos por 29 serpentes (Tabela 18). Siluriformes (46,8%, N = 15) e Characiformes (34,4%, N = 11) foram mais consumidos e estavam nos estômagos de 15 (51,6%) e oito (27,5%) serpentes, respectivamente.

#### 4.3.1.1 Aspectos gerais da dieta dos *Hydropsini*

*Hydrops triangularis*, *Hy. martii*, *P. plicatilis* e *H. hagmanni* possuem dieta composta exclusivamente por peixes, ao passo que as demais espécies podem consumir anfíbios anuros e apenas *H. angulatus* consome lagartos (Tabela 8 e Figura 25). A frequência de anfíbios na dieta pode chegar a cerca de 40% em *H. infrataeniatus* (Tabela 8 e Figura 25).

*Pseudoeryx plicatilis* e *Hy. triangularis* consomem exclusiva ou predominantemente peixes Synbranchiformes (100% e 78,6% de frequência, respectivamente) (ver Figura 25). *Hydrops triangularis* pode consumir outros peixes de corpo alongado, como Gymnotiformes (19,1%), e menos frequentemente peixes não alongados como Characiformes e Perciformes (< 5%) (Figura 25). *Hydrops martii* e as espécies de *Helicops* possuem dieta mais ampla, porém determinados tipos de presas tiveram maior importância nas dietas de algumas espécies (Figura 25). Gymnotiformes foram ingeridos por 61,8% e 29,1% dos exemplares de *Hy. martii* e *H. leopardinus*, respectivamente. Perciformes foram ingeridos por 50,1%, 40,1% e 34,4% dos exemplares de *H. hagmanni*, *H. carinicaudus* e *H. modestus*, respectivamente. Siluriformes foram ingeridos por 51,6% e 26,5% dos exemplares de *H. polylepis* e *H. infrataeniatus*, respectivamente. Characiformes foram ingeridos por 29,0% dos exemplares de *H. angulatus*. Anfíbios não tiveram frequências superiores a 25% nas dietas das espécies, exceto para representantes de Leptodactylidae, os quais foram encontrados em 33,3% dos estômagos analisados de *H. infrataeniatus* (Figura 25).

Os menores índices de amplitude da dieta, considerando as ordens ou famílias dos itens ingeridos, foram calculados para *P. plicatilis* (B = 1,00) e *Hy. triangularis* (B < 1,60), ao passo que os maiores valores (B > 2,25) foram calculados para as demais espécies (Tabelas 19 e 20). *Hydrops triangularis* teve a dieta mais sobreposta à de *P. plicatilis* (Tabelas 19 e 20). *Hydrops martii* teve a dieta mais sobreposta à de *H. leopardinus*, devido principalmente à ocorrência de três famílias de Gymnotiformes em comum nas dietas de ambas espécies. Os maiores índices de sobreposição da dieta foram registrados entre as *Helicops*. Em alguns casos, como na comparação entre *H. polylepis* e *H. angulatus*, apesar de suas dietas serem

altamente sobrepostas quando as ordens dos itens são consideradas ( $\phi = 0,80$ ), o índice é reduzido drasticamente quando as famílias são consideradas ( $\phi = 0,04$ ) (Tabelas 19 e 20).

#### 4.3.1.2 Evolução dos hábitos alimentares

As reconstruções dos hábitos alimentares na hipótese filogenética (Figuras 26 a 28) indicam que: **(1)** dieta composta exclusivamente por peixes é característica plesiomórfica para a tribo, incluindo o ancestral do clado (*Pseudoeryx*, *Helicops*); **(2)** a reconstrução do hábito alimentar do ancestral do gênero *Helicops* é incerta. Dieta composta exclusivamente por peixes pode ser autapomorfia de *H. hagmanni*. Porém a inclusão de anfíbios na dieta pode ter ocorrido duas vezes independentes no gênero, em *H. trivittatus* e no clado composto pelas demais espécies; **(3)** o ancestral dos Hydropsini e o ancestral do clado (*Helicops*, *Pseudoeryx*) possuíam dieta composta principalmente por peixes Synbranchiformes; **(4)** mudanças na dieta ocorreram independentemente em *Hy. martii* (peixes Gymnotiformes como item principal) e no ancestral e espécies terminais do gênero *Helicops* (peixes Perciformes como item principal na maioria dos casos); **(5)** A dominância de Gymnotiformes na dieta também é característica de *H. leopardinus* e a de Siluriformes ocorreu independentemente em *H. infrataeniatus* e *H. polylepis*; **(6)** dieta exclusiva em Synbranchiformes é autapomorfia de *P. plicatilis* ( $B = 1,0$ ); **(7)** Os ancestrais dos clados basais de Hydropsini possuíam dieta composta principalmente por Synbranchiformes, porém também consumiam peixes de outras ordens ( $B$  entre 1,54 e 2,29). A maior diversificação da dieta ( $B > 3,04$ ) ocorreu no ancestral do clado ((*H. polylepis*, *H. angulatus*) (*H. carinicaudus* (*H. modestus* (*H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*)))).

Tabela 8 - Número e frequência de serpentes alimentadas e de serpentes que consumiram peixes, anfíbios ou lagartos.

| Espécies                            | Número de serpentes alimentadas | Peixes    | Anfíbios | Lagartos |
|-------------------------------------|---------------------------------|-----------|----------|----------|
| <i>Hy. triangularis</i> (N = 241)   | 83 (34%)                        | 83 (100%) | ---      | ---      |
| <i>Hy. martii</i> (N = 159)         | 74 (46%)                        | 74 (100%) | ---      | ---      |
| <i>P. plicatilis</i> (N = 117)      | 17 (14%)                        | 17 (100%) | ---      | ---      |
| <i>H. hagmanni</i> (N = 180)        | 62 (34%)                        | 62 (100%) | ---      | ---      |
| <i>H. trivittatus</i> (N = 39)      | 4 (10%)                         | 3 (75%)   | 1 (25%)  | ---      |
| <i>H. carinicaudus</i> (N = 177)    | 21 (12%)                        | 16 (76%)  | 5 (24%)  | ---      |
| <i>H. modestus</i> (N = 377)        | 57 (15%)                        | 41 (72%)  | 16 (28%) | ---      |
| <i>H. infrataeniatus</i> (N = 88)   | 8 (9%)                          | 4 (50%)   | 4 (50%)  | ---      |
| <i>H. infrataeniatus</i> (N = 278)* | 34 (12%)                        | 20 (60%)  | 14 (40%) | ---      |
| <i>H. leopardinus</i> (N = 108)     | 18 (17%)                        | 16 (89%)  | 2 (11%)  | ---      |
| <i>H. leopardinus</i> (N = 409)*    | 26 (6%)                         | 18 (70%)  | 8 (30%)  | ---      |
| <i>H. angulatus</i> (N = 113)       | 19 (19%)                        | 12 (63%)  | 4 (21%)  | 3 (16%)  |
| <i>H. angulatus</i> (N = 170)*      | 33 (19%)                        | 30 (91%)  | 3 (9%)   | ---      |
| <i>H. gomesi</i> (N = 22)           | 3 (14%)                         | 2 (67%)   | 1 (33%)  | ---      |
| <i>H. polylepis</i> (N = 143)       | 47 (33%)                        | 44 (93%)  | 3 (7%)   | ---      |

Notas:

Entre parênteses: frequências de serpentes alimentadas

N: número de exemplares analisados

Asterisco: dados da literatura

Fonte: Abe, 2006; Aguiar e Di-Bernardo, 2004; Ávila, Ferreira e Arruda, 2006.

Tabela 9 - Dieta de *Hydrops triangularis*.

| Itens alimentares             | Número de itens | %     | Número de serpentes contendo cada item | %     |
|-------------------------------|-----------------|-------|--|-------|
| Characiformes                 |                 |       |  |       |
| Erythrinidae                  |                 |       |  |       |
| <i>Hoplias malabaricus</i>    | 1               | 1,1%  | 1                                      | 1,5%  |
| Gymnotiformes                 |                 |       |  |       |
| Gymnotidae                    |                 |       |  |       |
| <i>Gymnotus cataniapo</i>     | 1               | 1,1%  | 1                                      | 1,5%  |
| <i>Gymnotus carapo</i>        | 1               | 1,1%  | 1                                      | 1,5%  |
| <i>Gymnotus</i> sp.           | 3               | 3,4%  | 3                                      | 4,3%  |
| Espécies indeterminadas       | 7               | 7,9%  | 4                                      | 5,8%  |
| Hypopomidae                   |                 |       |  |       |
| <i>Hypopomus</i> sp.          | 1               | 1,1%  | 1                                      | 1,5%  |
| <i>Hypopygus</i> sp.          | 2               | 2,25% | 2                                      | 2,9%  |
| <i>Microstenarchus</i> sp.    | 2               | 2,25% | 1                                      | 1,5%  |
| Perciformes                   |                 |       |  |       |
| Cichlidae                     |                 |       |  |       |
| <i>Aequidens</i> sp.          | 1               | 1,1%  | 1                                      | 1,5%  |
| Synbranchiformes              |                 |       |  |       |
| Synbranchidae                 |                 |       |  |       |
| <i>Synbranchus marmoratus</i> | 14              | 15,3% | 13                                     | 18,8% |
| <i>Synbranchus</i> sp.        | 56              | 62,9% | 41                                     | 59,5% |
| Total                         | 89              | 100%  | 69                                     | 100%  |

Tabela 10 - Dieta de *Hydrops martii*.

| Itens alimentares             | Número de itens | %     | Número de serpentes contendo cada item | %     |
|-------------------------------|-----------------|-------|--|-------|
| Gymnotiformes                 |                 |       |  |       |
| Gymnotidae                    |                 |       |  |       |
| <i>Gymnotus carapo</i>        | 2               | 4%    | 2                                      | 4,75% |
| <i>Gymnotus</i> sp.           | 2               | 4%    | 2                                      | 4,75% |
| Espécies indeterminadas       | 1               | 2%    | 1                                      | 2,4%  |
| Hypopomidae                   |                 |       |  |       |
| <i>Brachyhypopomus</i> sp.    | 4               | 8,15% | 4                                      | 9,5%  |
| <i>Hypopomus</i> sp.          | 4               | 8,15% | 4                                      | 9,5%  |
| <i>Microstenarchus</i> sp.    | 1               | 2%    | 1                                      | 2,4%  |
| Sternopigidae                 |                 |       |  |       |
| <i>Eigenmannia</i> sp.        | 8               | 16,3% | 5                                      | 11,9% |
| <i>Sternopygus</i> sp.        | 5               | 10,2% | 5                                      | 11,9% |
| Espécies indeterminadas       | 5               | 10,2% | 2                                      | 4,75% |
| Perciformes                   |                 |       |  |       |
| Cichlidae                     |                 |       |  |       |
| <i>Cichla</i> sp.             | 1               | 2%    | 1                                      | 2,4%  |
| <i>Heros</i> sp.              | 1               | 2%    | 1                                      | 2,4%  |
| Espécies indeterminadas       | 1               | 2%    | 1                                      | 2,4%  |
| Siluriformes                  |                 |       |  |       |
| Pimelodidae                   |                 |       |  |       |
| <i>Pimelodella</i> sp.        | 1               | 2%    | 1                                      | 2,4%  |
| <i>Pimelodus ornatus</i>      | 2               | 4%    | 2                                      | 4,75% |
| <i>Pimelodus</i> sp.          | 5               | 10,2% | 4                                      | 9,5%  |
| Synbranchiformes              |                 |       |  |       |
| Synbranchidae                 |                 |       |  |       |
| <i>Synbranchus marmoratus</i> | 2               | 4%    | 2                                      | 4,75% |
| <i>Synbranchus</i> sp.        | 4               | 8,15% | 4                                      | 9,5%  |
| Total                         | 49              | 100%  | 42                                     | 100%  |

Tabela 11 - Dieta de *Pseudoeryx plicatilis*.

| Itens alimentares             | Número de itens | %           | Número de serpentes contendo cada item | %           |
|-------------------------------|-----------------|-------------|--|-------------|
| Synbranchiformes              |                 |             |  |             |
| Synbranchidae                 |                 |             |  |             |
| <i>Synbranchus marmoratus</i> | 3               | 21,4%       | 3                                      | 21,4%       |
| <i>Synbranchus</i> sp.        | 11              | 78,6%       | 11                                     | 78,6%       |
| <b>Total</b>                  | <b>14</b>       | <b>100%</b> | <b>14</b>                              | <b>100%</b> |

Tabela 12 - Dieta de *Helicops hagmanni*.

| Itens alimentares                     | Número de itens | %           | Número de serpentes contendo cada item | %           |
|---------------------------------------|-----------------|-------------|--|-------------|
| Beloniformes                          |                 |             |  |             |
| Belonidae                             |                 |             |  |             |
| <i>Potamorhaphis</i> sp.              | 1               | 3,3%        | 1                                      | 3,6%        |
| Characiformes                         |                 |             |  |             |
| Characidae                            |                 |             |  |             |
| <i>Acestrorhynchus falcistrostris</i> | 2               | 6,7%        | 1                                      | 3,6%        |
| <i>Bryconops</i> sp.                  | 1               | 3,3%        | 1                                      | 3,6%        |
| <i>Charax</i> sp.                     | 1               | 3,3%        | 1                                      | 3,6%        |
| <i>Hyphessobrycon heterorhabdus</i>   | 1               | 3,3%        | 1                                      | 3,6%        |
| Erythrinidae                          |                 |             |  |             |
| <i>Hoplias</i> sp.                    | 1               | 3,3%        | 1                                      | 3,6%        |
| Lebiasinidae                          |                 |             |  |             |
| <i>Pyrrhulina</i> sp.                 | 2               | 6,7%        | 1                                      | 3,6%        |
| Gymnotiformes                         |                 |             |  |             |
| Gymnotidae                            |                 |             |  |             |
| <i>Gymnotus carapo</i>                | 2               | 6,7%        | 2                                      | 7,15%       |
| Sternopygidae                         |                 |             |  |             |
| Espécies indeterminadas               | 1               | 3,3%        | 1                                      | 3,6%        |
| Perciformes                           |                 |             |  |             |
| Cichlidae                             |                 |             |  |             |
| <i>Acaronia</i> sp.                   | 1               | 3,3%        | 1                                      | 3,6%        |
| <i>Aequidens</i> sp.                  | 2               | 6,7%        | 2                                      | 7,15%       |
| <i>Cichlassoma</i> sp.                | 1               | 3,3%        | 1                                      | 3,6%        |
| <i>Crenicichla johanna</i>            | 2               | 6,7%        | 2                                      | 7,15%       |
| <i>Crenicichla vitatta</i>            | 1               | 3,3%        | 1                                      | 3,6%        |
| <i>Crenicichla</i> sp.                | 3               | 10%         | 3                                      | 10,7%       |
| Espécies indeterminadas               | 4               | 13,3%       | 4                                      | 14,3%       |
| Siluriformes                          |                 |             |  |             |
| Callichthyidae                        |                 |             |  |             |
| <i>Corydoras</i> sp.                  | 1               | 3,3%        | 1                                      | 3,6%        |
| Pimelodidae                           |                 |             |  |             |
| <i>Pimelodella cristata</i>           | 2               | 6,7%        | 2                                      | 7,15%       |
| Espécies indeterminadas               | 1               | 3,3%        | 1                                      | 3,6%        |
| <b>Total</b>                          | <b>30</b>       | <b>100%</b> | <b>28</b>                              | <b>100%</b> |



Tabela 13 - Dieta de *Helicops carinicaudus*.

| Itens alimentares             | Número de itens | %     | Número de serpentes contendo cada item | %     |
|-------------------------------|-----------------|-------|--|-------|
| Peixes                        |                 |       |  |       |
| Characiformes                 |                 |       |  |       |
| Characidae                    |                 |       |  |       |
| Espécies indeterminadas       | 3               | 17,6% | 3                                      | 20%   |
| Cyprinodontiformes            |                 |       |  |       |
| Poeciliidae                   |                 |       |  |       |
| <i>Poecilia vivipara</i>      | 1               | 5,9%  | 1                                      | 6,7%  |
| Espécies indeterminadas       | 3               | 17,6% | 2                                      | 13,3% |
| Rivulidae                     |                 |       |  |       |
| <i>Rivulus santensis</i>      | 1               | 5,9%  | 1                                      | 6,7%  |
| Perciformes                   |                 |       |  |       |
| Cichlidae                     |                 |       |  |       |
| <i>Geophagus brasiliensis</i> | 1               | 5,9%  | 1                                      | 6,7%  |
| Espécies indeterminadas       | 1               | 5,9%  | 1                                      | 6,7%  |
| Eleotridae                    |                 |       |  |       |
| <i>Dormitator maculatus</i>   | 4               | 23,5% | 3                                      | 20%   |
| Gobiidae                      |                 |       |  |       |
| <i>Bathygobius soporator</i>  | 1               | 5,9%  | 1                                      | 6,7%  |
| Synbranchiformes              |                 |       |  |       |
| Synbranchidae                 |                 |       |  |       |
| <i>Synbranchus marmoratus</i> | 1               | 5,9%  | 1                                      | 6,7%  |
| Anfíbios                      |                 |       |  |       |
| Leptodactylidae               |                 |       |  |       |
| Espécies indeterminadas       | 1               | 5,9%  | 1                                      | 6,7%  |
| Total                         | 17              | 100%  | 15                                     | 100%  |

Tabela 14 - Dieta de *Helicops modestus*.

| Itens alimentares                         | Número de itens | %     | Número de serpentes contendo cada item | %     |
|---|-----------------|-------|--|-------|
| Peixes                                    |                 |       |  |       |
| Characiformes                             |                 |       |  |       |
| Characidae                                |                 |       |  |       |
| <i>Hyphessobrycon</i> sp.                 | 8               | 18,6% | 1                                      | 3,4%  |
| <i>Astyanax altiparanae</i>               | 1               | 2,3%  | 1                                      | 3,4%  |
| <i>Astyanax</i> aff. <i>scabripinaris</i> | 1               | 2,3%  | 1                                      | 3,4%  |
| <i>Astyanax</i> sp.                       | 1               | 2,3%  | 1                                      | 3,4%  |
| Espécies indeterminadas                   | 3               | 7%    | 3                                      | 10,3% |
| Cyprinodontiformes                        |                 |       |  |       |
| Poeciliidae                               |                 |       |  |       |
| <i>Phalloceros caudimaculatus</i>         | 2               | 4,7%  | 1                                      | 3,4%  |
| Espécies indeterminadas                   | 1               | 2,3%  | 1                                      | 3,4%  |
| Perciformes                               |                 |       |  |       |
| Cichlidae                                 |                 |       |  |       |
| <i>Geophagus brasiliensis</i>             | 3               | 7%    | 3                                      | 10,3% |
| Espécies indeterminadas                   | 9               | 20,9% | 7                                      | 24,1% |
| Siluriformes                              |                 |       |  |       |
| Heptapteridae                             |                 |       |  |       |
| <i>Rhamdia</i> sp.                        | 1               | 2,3%  | 1                                      | 3,4%  |
| Espécies indeterminadas                   | 2               | 4,7%  | 1                                      | 3,4%  |
| Anfíbios                                  |                 |       |  |       |
| Hylidae                                   |                 |       |  |       |
| <i>Scinax</i> sp.                         | 5               | 11,6% | 3                                      | 10,3% |
| Espécies indeterminadas                   | 3               | 7%    | 2                                      | 6,9%  |
| Leptodactylidae                           |                 |       |  |       |
| <i>Leptodactylus ocellatus</i>            | 1               | 2,3%  | 1                                      | 3,4%  |
| <i>Physalaemus</i> sp.                    | 2               | 4,7%  | 2                                      | 6,9%  |
| Espécies indeterminadas                   | 2               | 4,7%  | 1                                      | 3,4%  |
| Pseudidae                                 |                 |       |  |       |
| <i>Pseudis paradoxa</i> (girino)          | 1               | 2,3%  | 1                                      | 3,4%  |
| Total                                     | 43              | 100%  | 29                                     | 100%  |

Tabela 15 - Dieta de *Helicops infrataeniatus* baseada principalmente em dados da literatura.

| Itens alimentares                 | Número de itens | %     | Número de serpentes contendo cada item | %    |
|-----------------------------------|-----------------|-------|--|------|
| Peixes                            |                 |       |  |      |
| Characiformes                     |                 |       |  |      |
| Characidae                        |                 |       |  |      |
| <i>Astyanax</i> sp.               | 4               | 8,2%  | 1                                      | 3,3% |
| <i>Cheirodon interruptus</i>      | 4               | 8,2%  | 1                                      | 3,3% |
| <i>Cheirodon</i> sp.              | 1               | 2%    | 1                                      | 3,3% |
| <i>Charax stenopterus</i>         | 1               | 2%    | 1                                      | 3,3% |
| Cyprinodontiformes                |                 |       |  |      |
| Poeciliidae                       |                 |       |  |      |
| <i>Phalloceros caudimaculatus</i> | 13              | 26,5% | 2                                      | 6,7% |
| Perciformes                       |                 |       |  |      |
| Cichlidae                         |                 |       |  |      |
| <i>Cichlasoma portalegrense</i>   | 1               | 2%    | 1                                      | 3,3% |
| Espécies indeterminadas*          | 2               | 4%    | 2                                      | 6,7% |
| Siluriformes                      |                 |       |  |      |
| Callichthyidae                    |                 |       |  |      |
| <i>Corydoras paleatus</i>         | 1               | 2%    | 1                                      | 3,3% |
| Loricariidae                      |                 |       |  |      |
| <i>Rineloricaria</i> sp.          | 1               | 2%    | 1                                      | 3,3% |
| Pimelodidae                       |                 |       |  |      |
| <i>Microglanis</i> sp.            | 1               | 2%    | 1                                      | 3,3% |
| <i>Rhamdia quelen</i>             | 2               | 4%    | 2                                      | 6,7% |
| Espécies indeterminadas           | 3               | 6,1%  | 3                                      | 10%  |
| Synbranchiformes                  |                 |       |  |      |
| Synbranchidae                     |                 |       |  |      |
| <i>Synbranchus marmoratus</i>     | 2               | 4%    | 2                                      | 6,7% |
| Anfíbios                          |                 |       |  |      |
| Hylidae                           |                 |       |  |      |
| Espécies indeterminadas (girinos) | 1               | 2%    | 1                                      | 3,3% |
| Leptodactylidae                   |                 |       |  |      |
| <i>Leptodactylus ocellatus</i>    | 1               | 2%    | 1                                      | 3,3% |
| <i>Leptodactylus gracilis</i>     | 2               | 4%    | 2                                      | 6,7% |
| <i>Pseudopaludicola falcipes</i>  | 1               | 2%    | 1                                      | 3,3% |
| Espécies indeterminadas*          | 8               | 16,3% | 6                                      | 20%  |
| Total                             | 49              | 100%  | 30                                     | 100% |

Notas:

Asterisco: dados obtidos no presente estudo (ou inclui dados)

Fonte: adaptado de Aguiar e Di-Bernardo, 2004

Tabela 16 - Dieta de *Helicops leopardinus* baseada em dados originais e da literatura

| Itens alimentares            | Número de itens | %     | Número de serpentes contendo cada item | %     |
|------------------------------|-----------------|-------|--|-------|
| Peixes                       |                 |       |  |       |
| Characiformes*               |                 |       |  |       |
| Erythrinidae*                |                 |       |  |       |
| <i>Hoplias</i> sp.*          | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| Cyprinodontiformes           |                 |       |  |       |
| Poeciliidae*                 |                 |       |  |       |
| Espécies indeterminadas*     | 2               | 4,75% | 1                                      | 2,4%  |
| Rivulidae                    |                 |       |  |       |
| Espécies indeterminadas      | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| Gymnotiformes                |                 |       |  |       |
| Gymnotidae                   |                 |       |  |       |
| <i>Gymnotus carapo</i>       | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| <i>Gymnotus</i> sp.          | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| Espécies indeterminadas      | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| Hypopomidae                  |                 |       |  |       |
| <i>Hypopomus</i> sp.         | 4               | 9,5%  | 4                                      | 9,75% |
| Sternopygidae                |                 |       |  |       |
| <i>Eigenmania trilineata</i> | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| <i>Eigemannia</i> sp.*       | 3               | 7,1%  | 3                                      | 7,3%  |
| <i>Sternopygus xingu</i> *   | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| Lepidosireniformes           |                 |       |  |       |
| Leptosirenidae               |                 |       |  |       |
| <i>Lepidosiren paradoxa</i>  | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| Perciformes                  |                 |       |  |       |
| Cichlidae                    |                 |       |  |       |
| <i>Mesonauta festivus</i> *  | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| Espécies indeterminadas*     | 4               | 9,5%  | 4                                      | 9,75% |
| Siluriformes                 |                 |       |  |       |
| Callichthyidae*              |                 |       |  |       |
| <i>Hoplosternum</i> sp.*     | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| Espécies indeterminadas*     | 2               | 4,75% | 2                                      | 4,8%  |
| Doradidae                    |                 |       |  |       |
| Espécies indeterminadas      | 2               | 4,75% | 2                                      | 4,8%  |

(Continua)

Tabela 16 - Dieta de *Helicops leopardinus* baseada em dados originais e da literatura (Continuação).

| Itens alimentares                | Número de itens | %     | Número de serpentes contendo cada item | %     |
|----------------------------------|-----------------|-------|--|-------|
| Heptapteridae*                   |                 |       |  |       |
| <i>Rhamdia</i> sp.*              | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| Loricaridae                      |                 |       |  |       |
| Espécies indeterminadas          | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| Pimelodidae                      |                 |       |  |       |
| <i>Pimelodus maculatus</i>       | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| Espécies indeterminadas          | 1               | 2,4%  | 1                                      | 2,4%  |
| Synbranchiformes                 |                 |       |  |       |
| Synbranchidae                    |                 |       |  |       |
| <i>Synbranchus marmoratus</i> *  | 2               | 4,75% | 2                                      | 4,8%  |
| Anfíbios                         |                 |       |  |       |
| Hylidae                          |                 |       |  |       |
| <i>Scinax nasicus</i>            | 3               | 7,1%  | 3                                      | 7,3%  |
| Espécies indeterminadas          | 4               | 9,5%  | 4                                      | 9,75% |
| Leptodactylidae                  |                 |       |  |       |
| <i>Leptodactylus podicipinus</i> | 2               | 4,75% | 2                                      | 4,8%  |
| Total                            | 42              | 100%  | 41                                     | 100%  |

(Conclusão)

Notas:

Asterisco: dados obtidos no presente estudo (ou inclui dados)

Fonte: Ávila, Ferreira e Arruda, 2006

Tabela 17 - Dieta de *Helicops angulatus* baseada em dados originais e da literatura.

| Itens alimentares                    | Número de itens | %     | Número de serpentes contendo cada item | %     |
|--------------------------------------|-----------------|-------|--|-------|
| Peixes                               |                 |       |  |       |
| Characiformes                        |                 |       |  |       |
| Characidae*                          |                 |       |  |       |
| <i>Astyanax</i> sp.*                 | 5               | 13,5% | 2                                      | 5,1%  |
| Espécies indeterminadas*             | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |
| Curimatidae                          |                 |       |  |       |
| <i>Cyphocharax</i> sp.               | 2               | 5,4%  | 1                                      | 3,5%  |
| Erythrinidae                         |                 |       |  |       |
| <i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> * | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |
| <i>Hoplias malabaricus</i> *         | 1               |       | 1                                      |       |
| <i>Hoplias</i> sp.                   | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |
| Espécies indeterminadas              | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |
| Lebiasinidae                         |                 |       |  |       |
| <i>Copella</i> sp.                   | 4               | 10,8% | 1                                      | 3,5%  |
| Cyprinodontiformes*                  |                 |       |  |       |
| <i>Rivulus</i> sp.*                  | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |
| Gymnotiformes                        |                 |       |  |       |
| Gymnotidae                           |                 |       |  |       |
| <i>Gymnotus</i> sp.                  | 3               | 8,1%  | 3                                      | 10,3% |
| Perciformes                          |                 |       |  |       |
| Cichlidae                            |                 |       |  |       |
| <i>Aequidens</i> sp.                 | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |
| <i>Apistogramma</i> sp.              | 3               | 8,1%  | 2                                      | 5,1%  |
| <i>Crenicichla</i> sp.               | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |
| Espécies indeterminadas              | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |
| Sciaenidae*                          |                 |       |  |       |
| <i>Plagioscion squamosissimus</i> *  | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |
| Siluriformes                         |                 |       |  |       |
| Callichthyidae                       |                 |       |  |       |
| <i>Callichthys callichthys</i> *     | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |
| <i>Corydoras</i> sp.                 | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |
| Espécies indeterminadas              | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |
| Heptapteridae*                       |                 |       |  |       |
| Espécies indeterminadas*             | 1               | 2,7%  | 1                                      | 3,5%  |

(Continua)

Tabela 17 - Dieta de *Helicops angulatus* baseada em dados originais e da literatura (Continuação).

| Itens alimentares                | Número de itens | %    | Número de serpentes contendo cada item | %    |
|----------------------------------|-----------------|------|--|------|
| Pimelodidae*                     |                 |      |  |      |
| <i>Pimelodus</i> sp.*            | 1               | 2,7% | 1                                      | 3,5% |
| Anfíbios                         |                 |      |  |      |
| Bufonidae                        |                 |      |  |      |
| <i>Bufo margaritifera</i>        | 1               | 2,7% | 1                                      | 3,5% |
| Hylidae                          |                 |      |  |      |
| <i>Hyla boans</i>                | 1               | 2,7% | 1                                      | 3,5% |
| Leptodactylidae                  |                 |      |  |      |
| <i>Adenomera</i> sp.             | 1               | 2,7% | 1                                      | 3,5% |
| <i>Physalaemus cuvieri</i> *     | 1               | 2,7% | 1                                      | 3,5% |
| Espécies indeterminadas*         | 1               | 2,7% | 1                                      | 3,5% |
| Lagartos                         |                 |      |  |      |
| Gymnophthalmidae*                |                 |      |  |      |
| <i>Neusticurus bicarinatus</i> * | 1               | 2,7% | 1                                      | 3,5% |
| <i>Alopoglossus angulatus</i> *  | 1               | 2,7% | 1                                      | 3,5% |
| Total                            | 39              | 100% | 31                                     | 100% |

(Conclusão)

Notas:

Asterisco: dados obtidos no presente estudo (ou inclui dados)

Fonte: Abe, 2006

Tabela 18 - Dieta de *Helicops polylepis*.

| Itens alimentares          | Número de itens | %     | Número de serpentes contendo cada item | %     |
|----------------------------|-----------------|-------|--|-------|
| Peixes                     |                 |       |  |       |
| Characiformes              |                 |       |  |       |
| Characidae                 |                 |       |  |       |
| <i>Hyphessobrycon</i> sp.  | 4               | 12,5% | 1                                      | 3,4%  |
| Espécies indeterminadas    | 7               | 21,9  | 7                                      | 24,1% |
| Clupeiformes               |                 |       |  |       |
| Engraulidae                |                 |       |  |       |
| <i>Lyncengraulis</i> sp.   | 1               | 3,1%  | 1                                      | 3,4%  |
| Gymnotiformes              |                 |       |  |       |
| Sternopygidae              |                 |       |  |       |
| Espécies indeterminadas    | 1               | 3,1%  | 1                                      | 3,4%  |
| Perciformes                |                 |       |  |       |
| Sciaenidae                 |                 |       |  |       |
| <i>Ctenosciaena</i> sp.    | 1               | 3,1%  | 1                                      | 3,4%  |
| Espécies indeterminadas    | 1               | 3,1%  | 1                                      | 3,4%  |
| Siluriformes               |                 |       |  |       |
| Auchenipteridae            |                 |       |  |       |
| <i>Auchenipterus</i> sp.   | 1               | 3,1%  | 1                                      | 3,4%  |
| Espécies indeterminadas    | 1               | 3,1%  | 1                                      | 3,4%  |
| Doradidae                  |                 |       |  |       |
| <i>Lithodoras</i> sp.      | 2               | 6,25% | 2                                      | 6,9%  |
| Loricariidae               |                 |       |  |       |
| <i>Loricariichthys</i> sp. | 1               | 3,1%  | 1                                      | 3,4%  |
| <i>Rineloricaria</i> sp.   | 2               | 6,25% | 2                                      | 6,9%  |
| Espécies indeterminadas    | 4               | 12,5% | 4                                      | 13,8% |
| Pimelodidae                |                 |       |  |       |
| <i>Pimelodella</i> sp.     | 2               | 6,25% | 2                                      | 6,9%  |
| Espécies indeterminadas    | 2               | 6,25% | 2                                      | 6,9%  |
| Anfíbios                   |                 |       |  |       |
| Hylidae                    |                 |       |  |       |
| <i>Hyla</i> sp.            | 1               | 3,1%  | 1                                      | 3,4%  |
| Leptodactylidae            |                 |       |  |       |
| <i>Leptodactylus</i> sp.   | 1               | 3,1%  | 1                                      | 3,4%  |
| Total                      | 32              | 100%  | 29                                     | 100%  |



Tabela 19 - Amplitude (B; entre parênteses) e sobreposição ( $\phi$ ) da dieta considerando as ordens dos itens identificados na dieta dos Hydropsini. Dados insuficientes para *H. trivittatus* e *H. gomesi*.

|         | Hy. tri<br>(1,54) | Hy. mar<br>(2,29) | P. pli<br>(1,00) | H. hag<br>(3,04) | H. car<br>(3,57) | H. mod<br>(4,36) | H. inf<br>(4,62) | H. leo<br>(5,37) | H. ang<br>(5,76) | H. pol<br>(2,83) |
|---------|-------------------|-------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| Hy. tri | ---               | 0,43              | 0,91             | 0,07             | 0,14             | 0,02             | 0,18             | 0,24             | 0,10             | 0,04             |
| Hy. mar | 0,43              | ---               | 0,22             | 0,33             | 0,11             | 0,10             | 0,07             | 0,75             | 0,50             | 0,24             |
| P. pli  | 0,91              | 0,22              | ---              | 0,00             | 0,13             | 0,00             | 0,17             | 0,10             | 0,00             | 0,00             |
| H. hag  | 0,07              | 0,33              | 0,00             | ---              | 0,80             | 0,84             | 0,35             | 0,68             | 0,84             | 0,63             |
| H. car  | 0,14              | 0,11              | 0,13             | 0,80             | ---              | 0,81             | 0,54             | 0,46             | 0,63             | 0,49             |
| H. mod  | 0,02              | 0,10              | 0,00             | 0,84             | 0,81             | ---              | 0,65             | 0,57             | 0,80             | 0,68             |
| H. inf  | 0,18              | 0,07              | 0,17             | 0,35             | 0,54             | 0,65             | ---              | 0,29             | 0,60             | 0,44             |
| H. leo  | 0,24              | 0,75              | 0,10             | 0,68             | 0,46             | 0,57             | 0,29             | ---              | 0,82             | 0,49             |
| H. ang  | 0,10              | 0,50              | 0,00             | 0,84             | 0,63             | 0,80             | 0,60             | 0,82             | ---              | 0,80             |
| H. pol  | 0,04              | 0,24              | 0,00             | 0,63             | 0,49             | 0,68             | 0,44             | 0,49             | 0,80             | ---              |

Tabela 20 - Amplitude (B; entre parênteses) e sobreposição ( $\phi$ ) da dieta considerando as famílias dos itens identificados na dieta dos Hydropsini. Dados insuficientes para *H. trivittatus* e *H. gomesi*.

|         | Hy. tri<br>(1,58) | Hy. mar<br>(5,13) | P. pli<br>(1,00) | H. hag<br>(3,41) | H. car<br>(5,43) | H. mod<br>(4,36) | H. inf<br>(5,33) | H. leo<br>(10,86) | H. ang<br>(11,05) | H. pol<br>(5,80) |
|---------|-------------------|-------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|-------------------|-------------------|------------------|
| Hy. tri | ---               | 0,40              | 0,98             | 0,04             | 0,17             | 0,14             | 0,16             | 0,20              | 0,08              | 0,00             |
| Hy. mar | 0,40              | ---               | 0,32             | 0,30             | 0,11             | 0,12             | 0,26             | 0,59              | 0,22              | 0,18             |
| P. pli  | 0,98              | 0,32              | ---              | 0,00             | 0,17             | 0,00             | 0,15             | 0,13              | 0,00              | 0,00             |
| H. hag  | 0,04              | 0,30              | 0,00             | ---              | 0,45             | 0,80             | 0,39             | 0,70              | 0,71              | 0,25             |
| H. car  | 0,17              | 0,11              | 0,17             | 0,45             | ---              | 0,58             | 0,46             | 0,31              | 0,29              | 0,35             |
| H. mod  | 0,14              | 0,12              | 0,00             | 0,80             | 0,58             | ---              | 0,57             | 0,26              | 0,66              | 0,36             |
| H. inf  | 0,16              | 0,26              | 0,15             | 0,39             | 0,46             | 0,57             | ---              | 0,40              | 0,49              | 0,47             |
| H. leo  | 0,20              | 0,59              | 0,13             | 0,70             | 0,31             | 0,26             | 0,40             | ---               | 0,71              | 0,18             |
| H. ang  | 0,08              | 0,22              | 0,00             | 0,71             | 0,29             | 0,66             | 0,49             | 0,71              | ---               | 0,04             |
| H. pol  | 0,00              | 0,18              | 0,00             | 0,25             | 0,35             | 0,36             | 0,47             | 0,18              | 0,04              | ---              |

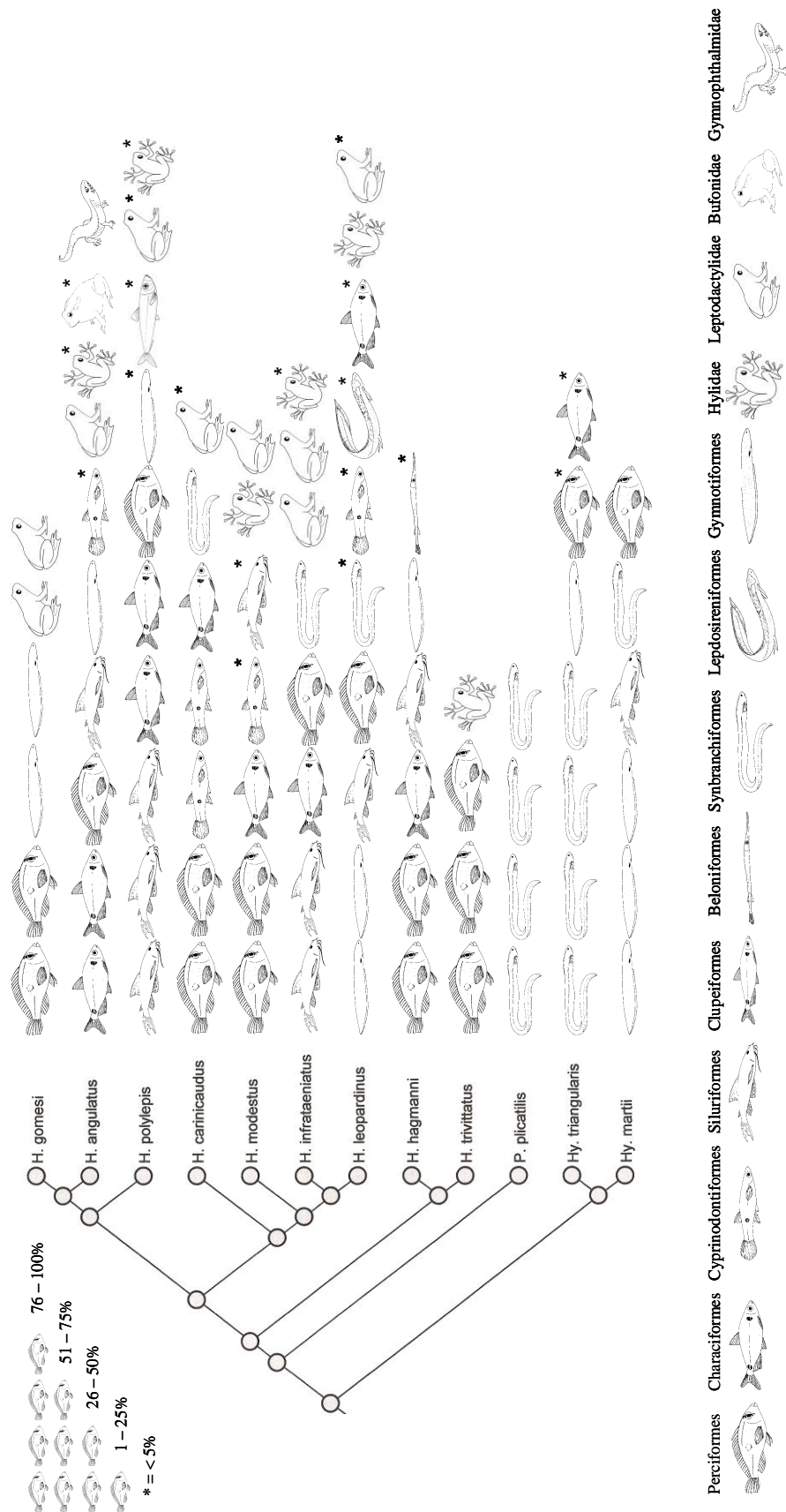


Figura 25 - Composição da dieta dos Hydropsini. Informações para *H. angulatus*, *H. infrataeniatus* e *H. leopardinus* inclui dados da literatura (Abe, 2006; Aguiar e Di-Bernardo, 2004; Ávila, Ferreira e Arruda, 2006).

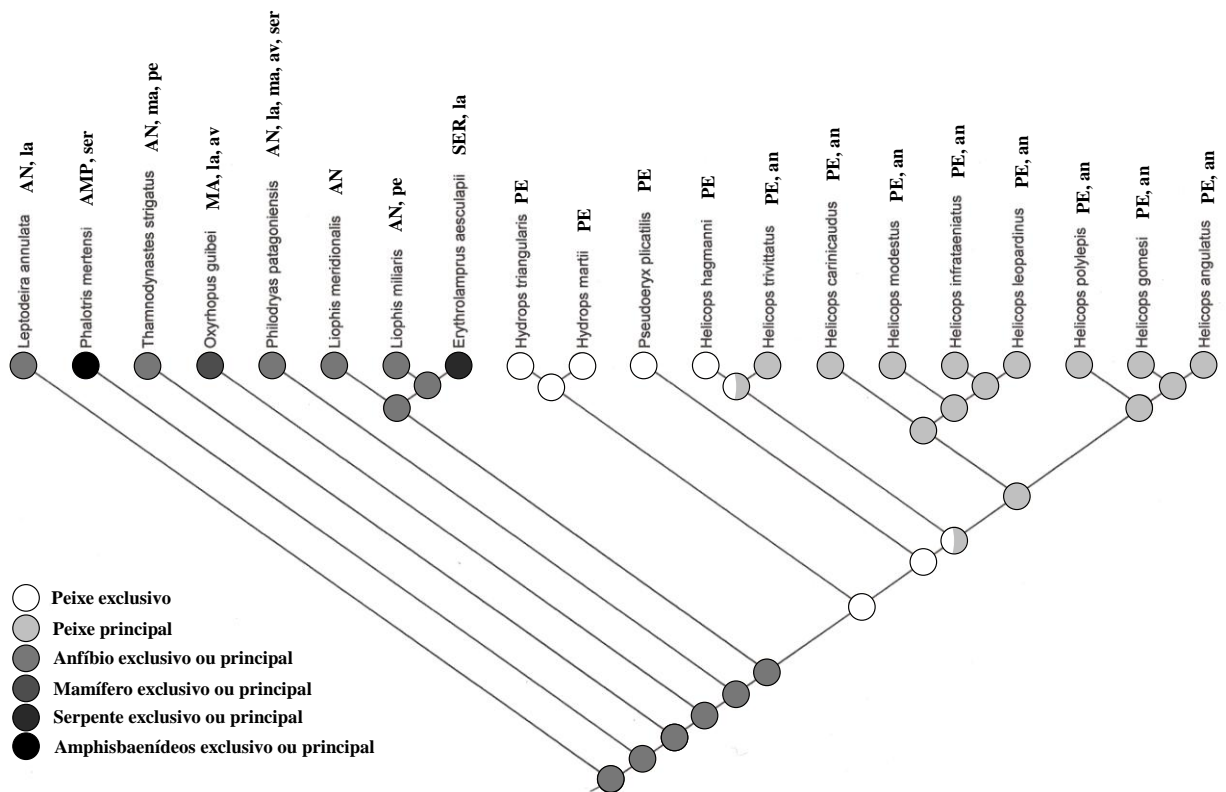


Figura 26 - Otimização dos hábitos alimentares na hipótese filogenética. As letras em maiúsculo representam os itens mais freqüentes nas dietas das espécies (AMP = amphisbaenídeos; AN = anfíbios; LA = lagartos; MA = mamíferos; AV = aves; SER = serpentes; PE = peixes).

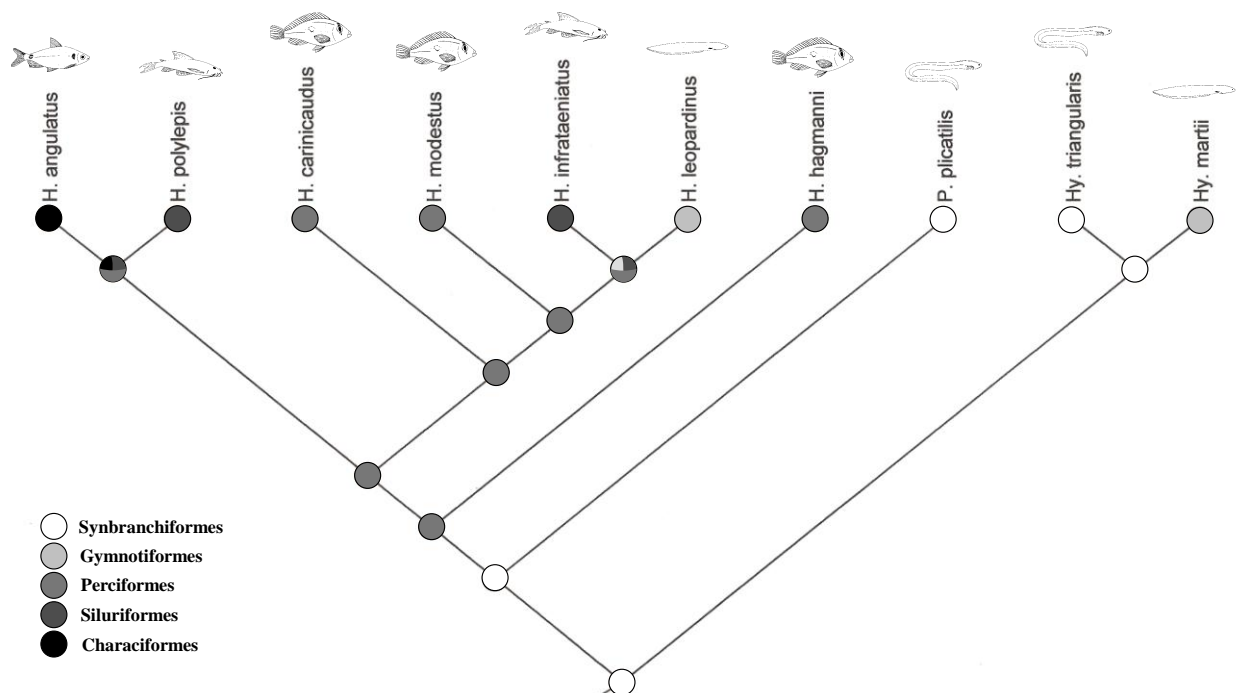


Figura 27 - Otimização dos itens exclusivos (e.g. peixes Synbranchiformes para *P. plicatilis*) e dos itens mais consumidos pelas demais espécies na hipótese filogenética dos Hydropsini. Ver legenda na Figura 25. Dados insuficientes para *H. trivittatus* e *H. gomesi*.

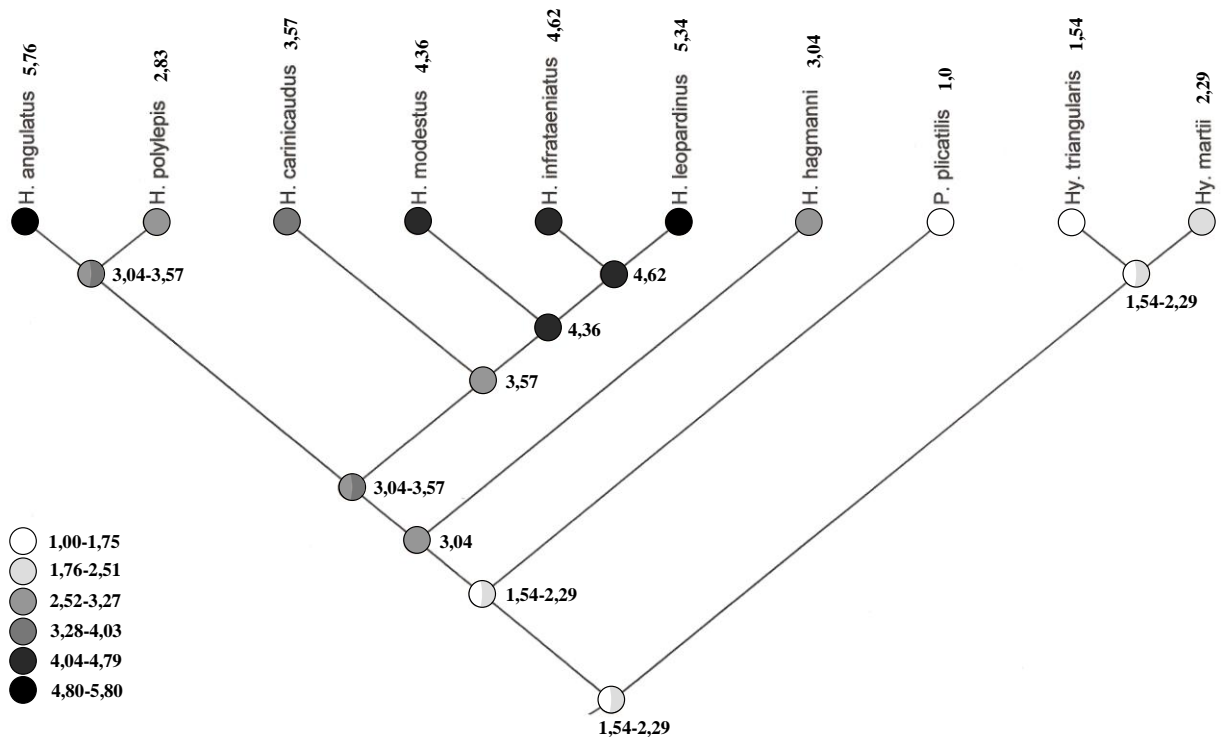


Figura 28 - Otimização dos índices de amplitude da dieta (B), calculados quanto às ordens dos itens consumidos, na hipótese filogenética dos Hydropsini. Ramos mais escuros representam dieta mais ampla ( $> B$ ). Dados insuficientes para *H. trivittatus* e *H. gomesi*.

#### 4.3.2 Relações entre o tamanho das serpentes e o das presas

Espécies com maiores CRC e M tendem a consumir presas com maiores CTp e Mp, mas essas relações foram marginalmente significativas ( $R^2 = 0,37$ ;  $P = 0,06$ ;  $R^2 = 0,43$ ;  $P = 0,08$ ; respectivamente) (Figuras 29 e 30). Não foram encontradas relações significativas entre a LCAB das serpentes e a ACp das presas ( $R^2 = 0,01$ ;  $P = 0,83$ ) (Figura 31). Ausência de relações significativas entre o tamanho absoluto das serpentes e o das presas também foram verificadas após eliminada a influência da filogenia ( $R^2 = 0,02$ ;  $P = 0,45$ ;  $R^2 = 0,22$ ;  $P = 0,12$ ;  $R^2 = 0,09$ ;  $P = 0,20$ ; respectivamente).

Foram encontradas diferenças significativas, entre as espécies, quanto ao comprimento relativo das presas consumidas ( $H_{9,195} = 95,8$ ;  $P < 0,01$ ). *Hydrops triangularis* e *P. plicatilis* consomem presas relativamente mais compridas (razões médias CTp/CRC = 0,373 e 0,405; respectivamente), exceto em comparação às presas ingeridas por *H. hagmanni*, *H. leopardinus* e *H. polylepis* (razões médias CTp/CRC entre 0,223 para *H. polylepis* e 0,307 para *H. leopardinus*; Tabela 21) ( $P > 0,05$  nas comparações “a posteriori”). A altura relativa do corpo

das presas consumidas diferiu entre as espécies ( $H_{9,173} = 67,0$ ;  $P < 0,01$ ). *Helicops hagmanni* ingere presas com corpos relativamente mais altos (razão média ACp/LCAB = 1,475), exceto em comparação ( $P > 0,05$ ) às presas consumidas por *H. angulatus*, *H. modestus*, *H. polylepis* e *H. leopardinus* (razões médias ACp/LCAB entre 0,960 para *H. leopardinus* e 1,268 para *H. polylepis*) (Tabela 21). A massa relativa média do corpo das presas também diferiu entre as espécies ( $H_{9,126} = 44,1$ ;  $P < 0,01$ ). *Helicops hagmanni* consome presas relativamente mais pesadas (razão média Mp/M = 0,276), exceto em comparação ( $P > 0,05$ ) às presas ingeridas por *H. angulatus*, *H. polylepis* e *H. leopardinus* (razões médias Mp/M entre 0,193 para *H. polylepis* e 0,218 para *H. leopardinus*) (Tabela 21).

Não foram encontradas relações entre o CRC das serpentes e o comprimento relativo das presas (CTp/CRC) ou entre a massa relativa das serpentes (M/CRC) e a massa relativa das presas consumidas (Mp/M) ( $R^2 = 0,003$ ;  $P = 0,61$ ;  $R^2 = 0,14$ ;  $P = 0,12$ ; respectivamente), mesmo após eliminada a influência da filogenia ( $R^2 = 0,20$ ;  $P = 0,10$ ;  $R^2 = 0,26$ ;  $P = 0,10$ ). Serpentes com cabeças relativamente mais largas (LCAB/TR) consomem presas com corpos relativamente mais altos (ACp/LCAB) ( $R^2 = 0,63$ ;  $P < 0,01$ ), mesmo eliminando a influência da filogenia ( $R^2 = 0,26$ ;  $P = 0,06$ ).

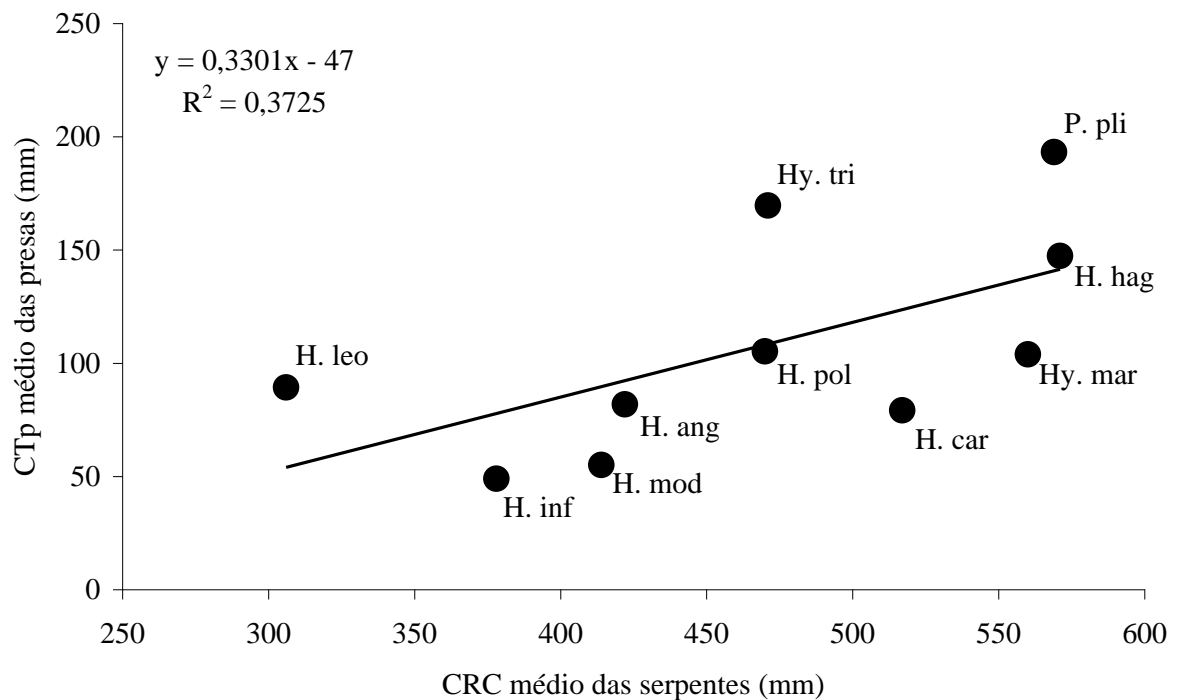


Figura 29. Relação entre o comprimento rostro-cloacal (CRC) médio das serpentes e o comprimento total (CTp) médio das presas consumidas pelos Hydropsini. Dados insuficientes para *H. trivittatus* e *H. gomesi*.

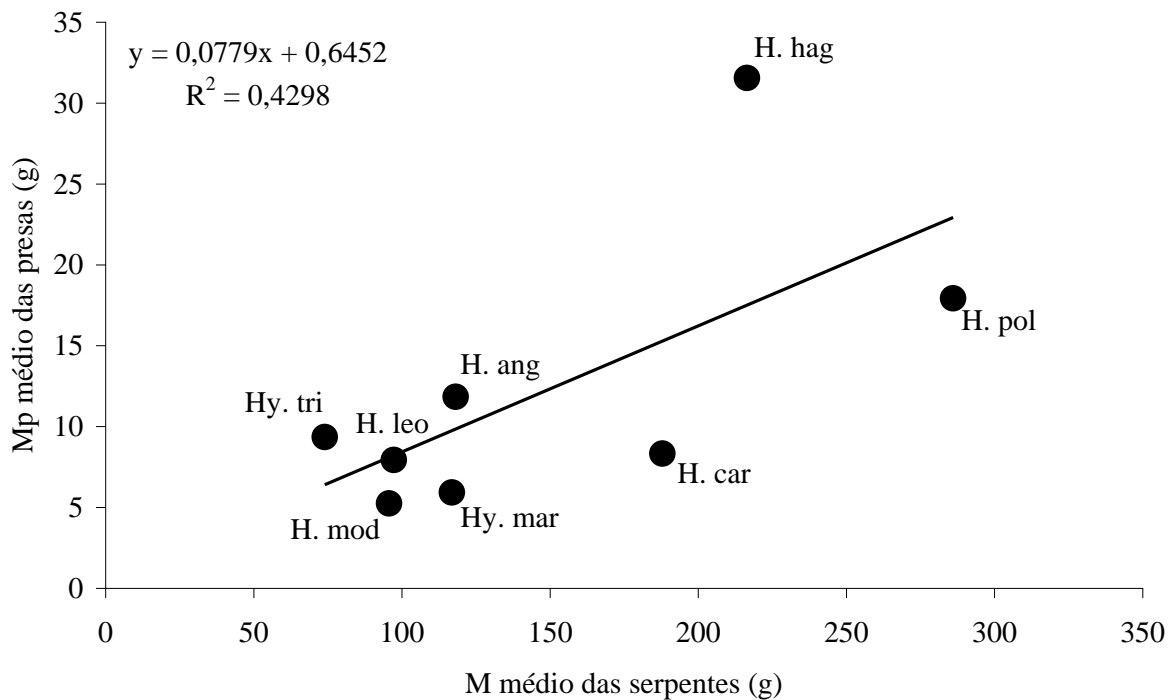


Figura 30. Relação entre a massa média (M) do corpo das serpentes e a massa média (Mp) do corpo das presas consumidas pelos Hydropsini. Dados insuficientes para *P. plicatilis*, *H. trivittatus*, *H. infrataeniatus* e *H. gomesi*.

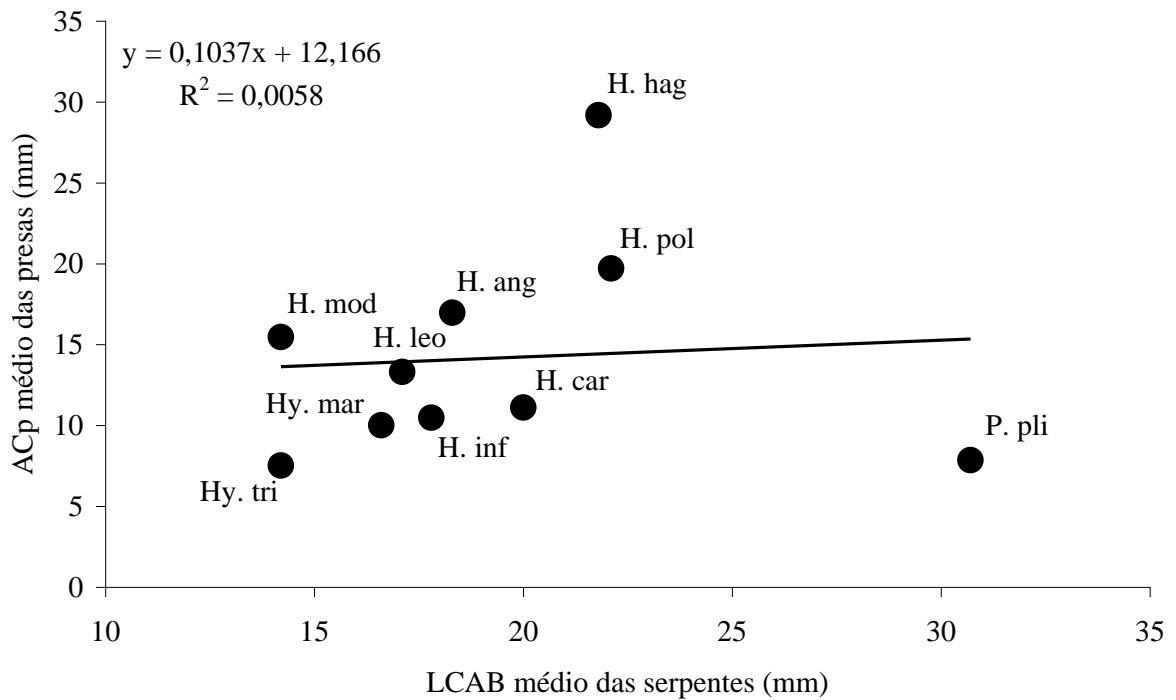


Figura 31. Relação entre a largura média da cabeça (LCAB) das serpentes e a altura média do corpo (ACp) das presas consumidas pelos Hydropsini. Dados insuficientes para *H. trivittatus* e *H. gomesi*.

Tabela 21 - Tamanho relativo médio das presas consumidas pelos Hydropsini (razões médias entre o CTp, ACp e Mp das presas e o CRC, LCAB e M das serpentes).

| Espécies              | CT presas/<br>CRC serpentes | AC presas/<br>LCAB serpentes | M presas/<br>M serpentes |
|-----------------------|-----------------------------|------------------------------|--------------------------|
| <i>Hy.</i>            | 0,373 ± 0,118               | 0,635 ± 0,209                | 0,106 ± 0,162            |
| <i>triangularis</i>   | (0,138 - 0,716, N = 29)     | (0,290 - 1,061, N = 24)      | (0,023 - 0,615, N = 17)  |
| <i>Hy.</i>            | 0,180 ± 0,110               | 0,688 ± 0,265                | 0,073 ± 0,130            |
| <i>martii</i>         | (0,065 - 0,600, N = 22)     | (0,331 - 1,282, N = 15)      | (0,007 - 0,519, N = 15)  |
| <i>P.</i>             | 0,405 ± 0,170               | 0,479 ± 0,179                | 0,200                    |
| <i>plicatilis</i>     | (0,250 - 0,579, N = 4)      | (0,322 - 0,658, N = 4)       | N = 1                    |
| <i>H.</i>             | 0,264 ± 0,118               | 1,475 ± 0,561                | 0,276 ± 0,163            |
| <i>hagmanni</i>       | (0,088 - 0,694, N = 21)     | (0,611 - 2,552, N = 21)      | (0,025 - 0,626, N = 18)  |
| <i>H.</i>             | 0,118 ± 0,150               | 0,643 ± 0,191                | 0,025 ± 0,058            |
| <i>carinicaudus</i>   | (0,054 - 0,568, N = 11)     | (0,400 - 1,017, N = 9)       | (0,003 - 0,155, N = 9)   |
| <i>H.</i>             | 0,131 ± 0,046               | 1,202 ± 0,372                | 0,159 ± 0,087            |
| <i>modestus</i>       | (0,052 - 0,250, N = 25)     | (0,595 - 1,716, N = 12)      | (0,005 - 0,244, N = 12)  |
| <i>H.</i>             | 0,125 ± 0,071               | 0,725 ± 0,309                | ---                      |
| <i>infrataeniatus</i> | (0,046 - 0,377, N = 29)     | (0,333 - 1,304, N = 27)      | ---                      |
| <i>H.</i>             | 0,307 ± 0,152               | 0,960 ± 0,250                | 0,218 ± 0,229            |
| <i>leopardinus</i>    | (0,143 - 0,593, N = 10)     | (0,537 - 1,240, N = 8)       | (0,08 - 0,670, N = 6)    |
| <i>H.</i>             | 0,201 ± 0,103               | 1,020 ± 0,403                | 0,193 ± 0,286            |
| <i>angulatus</i>      | (0,064 - 0,438, N = 30)     | (0,459 - 1,835, N = 30)      | (0,05 - 1,500, N = 29)   |
| <i>H.</i>             | 0,223 ± 0,088               | 1,268 ± 0,431                | 0,200 ± 0,198            |
| <i>polylepis</i>      | (0,079 - 0,405, N = 14)     | (0,665 - 2,101, N = 14)      | (0,009 - 0,667, N = 11)  |

Notas:

Média ± desvio padrão

Entre parênteses: amplitude

N: tamanho das amostras

### 4.3.3 Variações intraespecíficas

As frequências observadas de serpentes alimentadas (entre imaturos, machos adultos e fêmeas adultas) diferiram significativamente das frequências esperadas ( $X^2 > 4,0$ ;  $P < 0,05$ ) para *Hy. martii*, *H. hagmanni* e *H. modestus*, sendo que as fêmeas dessas espécies alimentam-se com maior frequência (ver Tabela 22). As frequências de serpentes alimentadas nas outras espécies foram semelhantes ( $P > 0,05$ ), apesar das fêmeas da maioria tenderem a alimentar-se com maior frequência. Fêmeas reprodutivas (com folículos em vitelogênese ou grávidas) com conteúdo alimentar foram encontradas com relativa frequência (Tabela 23).

Diferenças na composição da dieta também foram verificadas, sendo que as fêmeas da maioria das espécies possuem dieta mais ampla (Tabela 24). Por exemplo, Gymnotiformes e Synbranchiformes ocorrem com frequências semelhantes na dieta de imaturos, machos e fêmeas de *Hy. triangularis* ( $X^2 = 3,1$ ;  $P = 0,21$ ;  $X^2 = 2,0$ ;  $P = 0,37$ ; respectivamente), porém apenas as fêmeas ingerem Perciformes e Characiformes. As frequências de Gymnotiformes na dieta de imaturos, machos e fêmeas de *Hy. martii* não diferem ( $X^2 = 3,3$ ;  $P = 0,19$ ) e apenas as fêmeas consomem Perciformes. Machos de *H. carinicaudus* consomem Cyprinodontiformes com relativa frequência, item também ingerido pelos imaturos, porém ausente da dieta das fêmeas. Cyprinodontiformes também são registrados apenas na dieta dos machos de *H. modestus*, ao passo que as fêmeas possuem cerca de 50% da dieta composta por Perciformes, item ausente da dieta de imaturos e machos. Perciformes também são mais consumidos pelas fêmeas de *H. hagmanni*. Em *H. polylepis*, as frequências de Siluriformes na dieta de imaturos, machos e fêmeas não diferiram ( $X^2 = 5,4$ ;  $P = 0,07$ ), porém os imaturos parecem incluir esse item na dieta menos frequentemente e, por outro lado, incluir outros tipos de presas ausentes da dieta dos adultos. Dados para *H. infrataeniatus*, *H. trivittatus* e *H. gomesi* são restritos e devem ser interpretados com cautela.

Serpentes maiores tendem a consumir presas maiores (Figura 32). As relações entre o CRC das serpentes e o CTp das presas foram positivas e significativas para todas as espécies ( $R^2 > 0,22$ ;  $P < 0,05$ ), exceto para *H. angulatus* e *H. polylepis* ( $R^2 < 0,18$ ;  $P > 0,13$ ) (dados insuficientes para *P. plicatilis*, *H. trivittatus* e *H. gomesi*). Na maioria dos casos, não foram encontradas relações entre o tamanho das serpentes e o tamanho relativo das presas (razões entre o CTp, ACp e Mp das presas e o CRC das serpentes), o que indica ausência de variações ontogenéticas quanto a essas características (ver Tabela 25). O tamanho estimado das presas ingeridas por machos é insuficiente para realização de qualquer análise que permita avaliar variações sexuais no tamanho relativo das presas.



Tabela 22 - Número e frequência de serpentes alimentadas considerando o sexo e o estado reprodutivo dos exemplares (imaturos e adultos).

| Espécies                   | Sexo e estado reprodutivo |             |              |
|----------------------------|---------------------------|-------------|--------------|
|                            | Imaturos                  | ♂♂ adultos  | ♀♀ adultas   |
| <i>Hy. triangularis</i>    | 30/82 (37%)               | 19/68 (28%) | 34/91 (37%)  |
| <i>Hy. martii</i>          | 17/56 (30%)               | 21/45 (44%) | 36/59 (61%)  |
| <i>P. plicatilis</i>       | 9/54 (15%)                | 2/29 (7%)   | 6/21 (29%)   |
| <i>H. hagmanni</i>         | 14/47 (28%)               | 15/61 (23%) | 33/72 (46%)  |
| <i>H. trivittatus</i>      | 1/7 (14%)                 | 1/3 (33,3%) | 2/24 (8%)    |
| <i>H. carinicaudus</i>     | 3/52 (6%)                 | 8/71 (11%)  | 10/54 (19%)  |
| <i>H. modestus</i>         | 6/97 (6%)                 | 5/92 (5%)   | 46/188 (24%) |
| <i>H. infrataeniatus</i> * | 2/25 (8%)                 | 3/20 (15%)  | 3/43 (7%)    |
| <i>H. leopardinus</i> *    | 5/36 (14%)                | 5/32 (16%)  | 8/39 (21%)   |
| <i>H. gomesi</i>           | 1/13 (8%)                 | 1/4 (25%)   | 1/9 (11%)    |
| <i>H. angulatus</i> *      | 5/25 (20%)                | 6/35 (17%)  | 11/56 (20%)  |
| <i>H. polylepis</i>        | 17/66 (26%)               | 23/56 (41%) | 7/21 (33%)   |

Notas:

Número de serpentes alimentadas/número total de serpentes analisadas

Entre parênteses: frequência de serpentes alimentadas

Asterisco: dados obtidos no presente estudo.

Tabela 23 - Número e frequência de fêmeas vitelogênicas ou grávidas alimentadas.

| Espécies                   | ♀♀ vitelogênicas | ♀♀ grávidas |
|----------------------------|------------------|-------------|
| <i>Hy. triangularis</i>    | 7/34 (21%)       | 1/4 (25%)   |
| <i>Hy. martii</i>          | 19/29 (66%)      | 0/1 (0%)    |
| <i>P. plicatilis</i>       | 2/4 (50%)        | 0/3 (0%)    |
| <i>H. hagmanni</i>         | 6/25 (20%)       | 0/3 (0%)    |
| <i>H. trivittatus</i>      | 0/2 (0%)         | 0/6 (0%)    |
| <i>H. carinicaudus</i>     | 4/18 (22%)       | 2/6 (33%)   |
| <i>H. modestus</i>         | 7/30 (23%)       | 16/54 (30%) |
| <i>H. infrataeniatus</i> * | 2/13 (15%)       | 0/12 (0%)   |
| <i>H. leopardinus</i> *    | 2/6 (33%)        | 1/7 (14%)   |
| <i>H. gomesi</i>           | 1/5 (20%)        | 0/1 (0%)    |
| <i>H. angulatus</i> *      | 6/17 (35%)       | 2/17 (12%)  |
| <i>H. polylepis</i>        | 2/7 (29%)        | 2/6 (33%)   |

Notas:

Número de serpentes alimentadas/número total de serpentes analisadas

Entre parênteses: frequência de serpentes alimentadas

Asterisco: dados obtidos no presente estudo.

Tabela 24 - Número e frequência de serpentes alimentadas com as ordens dos peixes e famílias dos anfíbios e lagartos identificadas.

| Espécies | CHA | CYP       | GYM       | PER       | SIL        | SYN       | Outros peixes |           |         | Outros anfíbios |         | LA | N total |
|----------|-----|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|---------------|-----------|---------|-----------------|---------|----|---------|
|          |     |           |           |           |            |           | LEP           | HYL       |         |                 |         |    |         |
| Hy. tri  | I   | -         | -         | 2 (12,5%) | -          | -         | 14 (87,5%)    | -         | -       | -               | -       | -  | 16      |
|          | ♂♂  | -         | -         | 3 (16,7%) | -          | -         | 15 (83,3%)    | -         | -       | -               | -       | -  | 18      |
| Hy. mar  | ♀♀  | 1 (3%)    | -         | 8 (22,8%) | 1 (3%)     | -         | 25 (71,5%)    | -         | -       | -               | -       | -  | 35      |
|          | I   | -         | -         | 5 (62,5%) | -          | 1 (12,5%) | 2 (25%)       | -         | -       | -               | -       | -  | 8       |
| P. pli   | ♂♂  | -         | -         | 7 (50%)   | -          | 5 (35,7%) | 2 (14,3%)     | -         | -       | -               | -       | -  | 14      |
|          | ♀♀  | -         | -         | 14 (70%)  | 3 (15%)    | 1 (5%)    | 2 (10%)       | -         | -       | -               | -       | -  | 20      |
| H. tri   | I   | -         | -         | -         | -          | -         | -             | -         | -       | -               | -       | -  | 7       |
|          | ♂♂  | -         | -         | -         | -          | -         | 7 (100%)      | -         | -       | -               | -       | -  | 7       |
| H. tri   | ♂♂  | -         | -         | -         | -          | -         | 2 (100%)      | -         | -       | -               | -       | -  | 2       |
|          | ♀♀  | -         | -         | -         | -          | -         | 5 (100%)      | -         | -       | -               | -       | -  | 5       |
| H. tri   | I   | -         | -         | -         | -          | -         | -             | -         | -       | -               | -       | -  | 1       |
|          | ♂♂  | -         | -         | -         | -          | -         | -             | -         | -       | -               | -       | -  | 1       |
| H. tri   | ♂♂  | -         | -         | -         | -          | -         | -             | -         | -       | -               | -       | -  | -       |
|          | ♀♀  | -         | -         | -         | 1 (50%)    | -         | -             | -         | -       | -               | -       | -  | 1       |
| H. hag   | I   | 2 (33,3%) | -         | 1 (16,7%) | 2 (33,3%)  | -         | -             | 1 (16,7%) | -       | -               | -       | -  | 6       |
|          | ♂♂  | 1 (16,7%) | -         | 2 (33,3%) | 2 (33,3%)  | 1 (16,7%) | -             | -         | -       | -               | -       | -  | 6       |
| H. car   | ♀♀  | 3 (18,7%) | -         | -         | 10 (62,5%) | 3 (18,7%) | -             | -         | -       | -               | -       | -  | 16      |
|          | I   | 1 (33,3%) | 1 (33,3%) | -         | 1 (33,3%)  | -         | -             | -         | -       | -               | -       | -  | 3       |
| H. mod   | ♂♂  | 1 (14,3%) | 3 (42,7%) | -         | 3 (42,7%)  | -         | -             | -         | -       | -               | -       | -  | 7       |
|          | ♀♀  | 1 (20%)   | -         | -         | 2 (40%)    | -         | 1 (20%)       | -         | -       | 1 (20%)         | -       | -  | 5       |
| H. mod   | I   | 1 (25%)   | -         | -         | -          | -         | -             | -         | -       | 1 (25%)         | 2 (50%) | -  | 4       |
|          | ♂♂  | -         | 1 (50%)   | -         | -          | -         | -             | -         | -       | 1 (50%)         | -       | -  | 2       |
| H. mod   | ♀♀  | 6 (26%)   | 1 (4%)    | -         | 10 (43,5%) | 2 (8%)    | -             | -         | 3 (13%) | 2 (8%)          | 1 (4%)  | -  | 25      |

(Continua)

Tabela 24 - Número e frequência de serpentes alimentadas com as ordens dos peixes e famílias dos anfíbios e lagartos identificadas. (Continuação).

| Espécies | CHA | CYP       | GYM       | PER       | SIL       | SYN       | Outros peixes |         |         | Outros anfíbios |     |        | LA | N total |
|----------|-----|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------|---------|---------|-----------------|-----|--------|----|---------|
|          |     |           |           |           |           |           | LEP           | HYL     | Outros  | LEP             | HYL | Outros |    |         |
| H. inf * | I   | -         | -         | -         | -         | -         | -             | -       | -       | -               | -   | -      | -  | 2       |
|          | ♂♂  | -         | -         | -         | -         | -         | -             | -       | -       | -               | -   | -      | -  | -       |
| H. leo * | ♀♀  | -         | -         | -         | 1 (33,3%) | -         | -             | -       | -       | -               | -   | -      | -  | 1       |
|          | I   | -         | -         | -         | -         | 3 (75%)   | 1 (25%)       | -       | -       | -               | -   | -      | -  | 4       |
| H. ang * | ♂♂  | -         | 1 (33,3%) | 1 (33,3%) | 1 (33,3%) | -         | -             | -       | -       | -               | -   | -      | -  | 3       |
|          | ♀♀  | 1 (25%)   | -         | 1 (25%)   | 1 (25%)   | 1 (25%)   | -             | -       | -       | -               | -   | -      | -  | 4       |
| H. gom   | ♂♂  | 1 (33,3%) | 1 (33,3%) | -         | -         | 1 (33,3%) | -             | -       | -       | -               | -   | -      | -  | 3       |
|          | ♀♀  | 2 (50%)   | -         | -         | -         | 1 (25%)   | -             | -       | -       | -               | -   | -      | -  | 4       |
| H. pol   | I   | 3 (30%)   | -         | 1 (10%)   | 1 (10%)   | 4 (40%)   | -             | 1 (10%) | -       | 1 (10%)         | -   | -      | -  | 10      |
|          | ♂♂  | 4 (30,7%) | -         | -         | 1 (7,7%)  | 8 (61,5%) | -             | -       | -       | -               | -   | -      | -  | 13      |
|          | ♀♀  | 1 (20%)   | -         | -         | -         | 3 (60%)   | -             | -       | 1 (20%) | -               | -   | -      | -  | 5       |

*(Conclusão)*

Notas:

Entre parênteses: frequência de serpentes alimentadas

Asterisco: dados obtidos no presente estudo

I: imaturos (sem distinção de sexo)

♂♂: machos adultos

♀♀: fêmeas adultas

CHA: Characiformes; CYP: Cyprinodontiformes; GYM: Gymnotiformes; PER: Perciformes; SIL: Siluriformes; SYN: Synbranchiformes; LEP:

Leptoactylidae; HYL: Hyliidae; LA: Lagartos.

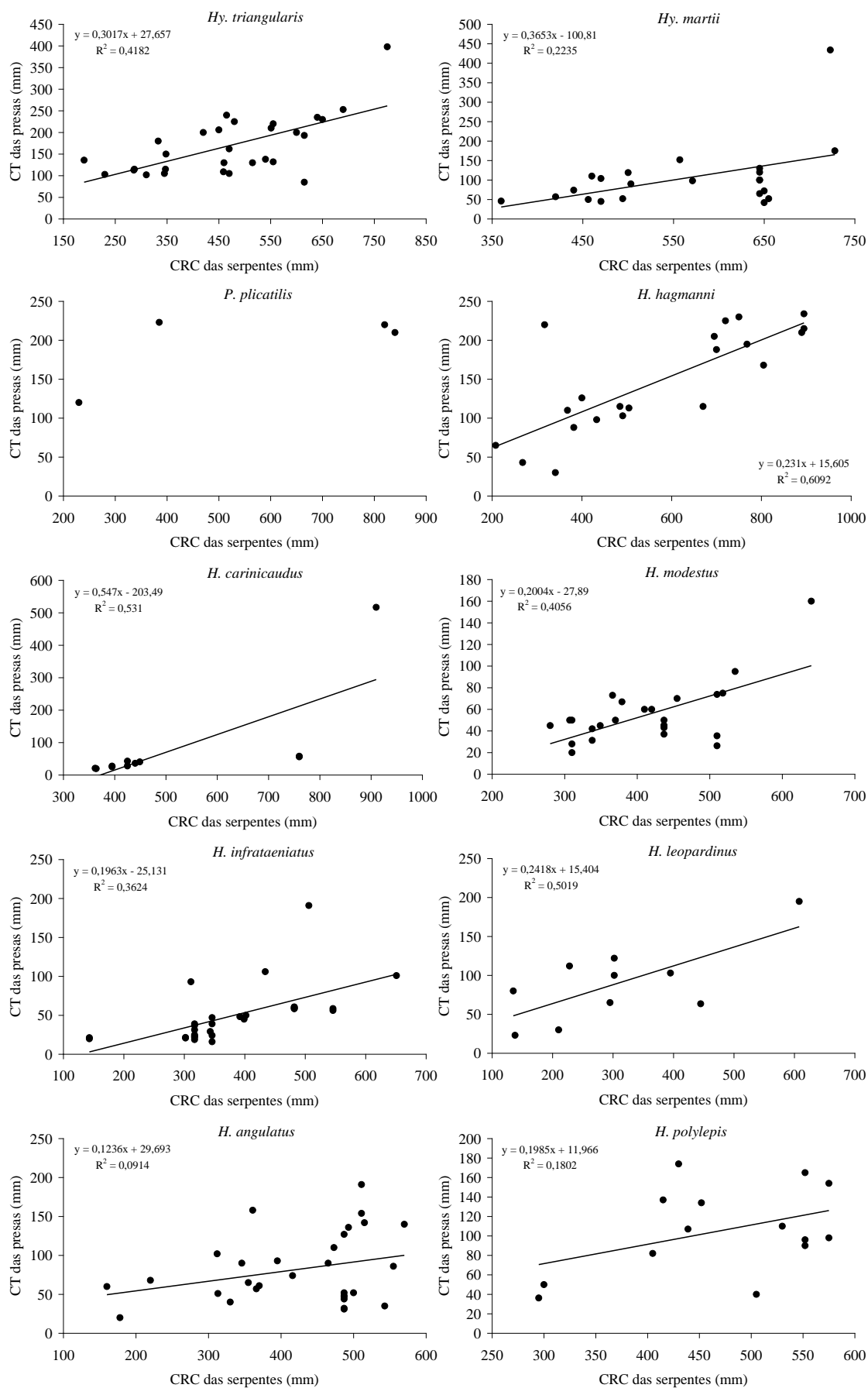


Figura 32 - Relações entre o comprimento rostral-cloacal (CRC) das serpentes e o comprimento total (CTp) das presas consumidas por dez espécies analisadas.

Tabela 25 - Relações entre o comprimento rostro-cloacal das serpentes (CRC) e o comprimento total (CTp) e forma relativa do corpo das presas consumidas (razões obtidas entre o CTp, ACp e Mp das presas e o CRC das serpentes).

| Espécies                 | Relações com o CRC das serpentes |                             |                             |                             |
|--------------------------|----------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
|                          | CTp                              | CTp/CRC                     | ACp/LCAB                    | Mp/M                        |
| <i>Hy. triangularis</i>  | <b>R<sup>2</sup> = 0,42</b>      | R <sup>2</sup> = 0,13       | R <sup>2</sup> = 0,03       | <b>R<sup>2</sup> = 0,57</b> |
| <i>Hy. martii</i>        | <b>P &lt; 0,01</b>               | P = 0,06                    | P = 0,42                    | <b>P &lt; 0,01</b>          |
| <i>H. hagmanni</i>       | <b>R<sup>2</sup> = 0,22</b>      | R <sup>2</sup> = 0,08       | <b>R<sup>2</sup> = 0,29</b> | R <sup>2</sup> = 0,14       |
| <i>H. modestus</i>       | <b>P &lt; 0,05</b>               | P = 0,21                    | <b>P &lt; 0,05</b>          | P = 0,17                    |
| <i>H. carinicaudus</i>   | <b>R<sup>2</sup> = 0,61</b>      | R <sup>2</sup> = 0,02       | <b>R<sup>2</sup> = 0,37</b> | R <sup>2</sup> = 0,03       |
| <i>H. hagdmani</i>       | <b>P &lt; 0,01</b>               | P = 0,54                    | <b>P &lt; 0,05</b>          | P = 0,52                    |
| <i>H. modestus</i>       | <b>R<sup>2</sup> = 0,53</b>      | <b>R<sup>2</sup> = 0,47</b> | <b>R<sup>2</sup> = 0,29</b> | <b>R<sup>2</sup> = 0,59</b> |
| <i>H. infrataeniatus</i> | <b>P &lt; 0,01</b>               | <b>P &lt; 0,05</b>          | <b>P &lt; 0,05</b>          | <b>P &lt; 0,01</b>          |
| <i>H. leopardinus</i>    | <b>R<sup>2</sup> = 0,41</b>      | R <sup>2</sup> = 0,04       | R <sup>2</sup> = 0,01       | R <sup>2</sup> = 0,20       |
| <i>H. angulatus</i>      | <b>P &lt; 0,01</b>               | P = 0,37                    | P = 0,87                    | P = 0,06                    |
| <i>H. polylepis</i>      | <b>R<sup>2</sup> = 0,36</b>      | R <sup>2</sup> = 0,05       | <b>R<sup>2</sup> = 0,61</b> | ---                         |
| <i>H. angulatus</i>      | <b>P &lt; 0,01</b>               | P = 0,25                    | <b>P &lt; 0,01</b>          | ---                         |
| <i>H. polylepis</i>      | <b>R<sup>2</sup> = 0,50</b>      | R <sup>2</sup> = 0,05       | R <sup>2</sup> = 0,11       | R <sup>2</sup> = 0,07       |
| <i>H. angulatus</i>      | <b>P &lt; 0,01</b>               | P = 0,52                    | P = 0,41                    | P = 0,60                    |
| <i>H. angulatus</i>      | R <sup>2</sup> = 0,11            | R <sup>2</sup> = 0,06       | R <sup>2</sup> = 0,01       | R <sup>2</sup> = 0,04       |
| <i>H. angulatus</i>      | P = 0,08                         | P = 0,21                    | P = 0,85                    | P < 0,29                    |
| <i>H. angulatus</i>      | R <sup>2</sup> = 0,18            | R <sup>2</sup> = 0,01       | R <sup>2</sup> = 0,02       | R <sup>2</sup> = 0,03       |
| <i>H. angulatus</i>      | P = 0,13                         | P = 0,90                    | P = 0,65                    | P = 0,60                    |

## 5 DISCUSSÃO

### 5.1 ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS

#### 5.1.1 Dimorfismo sexual no tamanho do corpo e da cauda

As fêmeas dos *Hydropsini* são significativamente maiores (maior CRC) e tendem a ser relativamente mais robustas (maior CIRC) que os machos. O aumento da fecundidade é um dos principais agentes seletivos para o maior tamanho corporal nas fêmeas das serpentes (Shine, 1994a). Por outro lado, o comportamento de combate entre os machos, durante o período de cópula, é considerado o principal agente seletivo para o maior tamanho do corpo nos machos de várias serpentes (Shine, 1978, 1994a). Os altos valores de SSD calculados para os *Hydropsini* (0,20 a 0,62) indicam que o comportamento de combate é ausente entre os machos nesse grupo de serpentes (a grande maioria das espécies que exibem ritual de combate possuem  $SSD < 0,05$  ou índices negativos; Shine, 1994a). Não existem registros de combate entre machos em outras espécies de *Xenodontinae*, o que indica que tal comportamento possa não ter evoluído nesse grupo (ou ter sido perdido; Pizzatto et al., 2008).

Shine (1994a) em sua revisão a respeito da ocorrência do dimorfismo no tamanho do corpo em serpentes, argumenta que a importância do ritual de combate (e conseqüentemente a vantagem do maior tamanho nos machos) pode ser reduzida em ambientes onde seguir trilhas de feromônio seja dificultada (e.g., no ambiente aquático). De fato, o combate entre machos ainda não foi descrito para representantes aquáticos de outras duas linhagens (*Natricidae* e *Homalopsidae*), onde as fêmeas geralmente são maiores que os machos (Gibbons e Dorcas, 2004; Shine, 1994a). Assim, mesmo que o combate venha a ser registrado em *Xenodontinae*, é improvável que seja entre os *Hydropsini*.

Machos com caudas relativamente mais longas que fêmeas, assim como registrado para os *Hydropsini*, é o tipo de dimorfismo sexual mais comum em serpentes (Shine, 1993). A tendência de machos possuírem caudas mais longas pode ser atribuída à presença do hemipênis e de seus músculos retratores, os quais ficam situados na cauda dos machos (King, 1989; Shine, 1993). Para algumas espécies, a maior cauda nos machos também pode ser explicada em função de sua importância durante a cópula (e.g., no afastamento de outros machos em agregações reprodutivas ou na retenção das fêmeas; King, 1989; Shine et al., 1999). Porém, nenhum comportamento de corte ou cópula já foi relatado para os *Hydropsini*, mesmo em condições de cativeiro.

### 5.1.2 Modos reprodutivos

A partir das observações dos exemplares preservados e das informações obtidas da literatura foi possível constatar que tanto a oviparidade quanto a viviparidade ocorrem entre os Hydropsini. No presente trabalho, o termo oviparidade refere-se às situações em que as fêmeas retêm os ovos nos úteros apenas por breve período após a ovulação e àquelas em que as fêmeas retêm os ovos até que parte do desenvolvimento embrionário se complete (Shine, 1983; 1985). O termo viviparidade refere-se à capacidade das fêmeas em reter os ovos nos úteros até o completo desenvolvimento dos embriões, ou seja, para os casos em que filhotes totalmente desenvolvidos e independentes são produzidos ao nascerem (Shine, 1983; 1985).

*Hydrops triangularis*, *Hy. martii*, *P. plicatilis*, *H. hagmanni*, *H. angulatus* e *H. gomesi* são espécies ovíparas. Existem registros de oviposturas para *P. plicatilis* e *H. angulatus* (Ford e Ford, 2002; Frota e Yuki, 2005; Martins e Oliveira, 1999; Rossman, 1973), mas não para as demais espécies. Entretanto, a oviparidade foi confirmada para essas serpentes a partir da observação de fêmeas contendo ovos com cascas espessas nos ovidutos. *Helicops trivittatus*, *H. carinicaudus*, *H. modestus*, *H. infrataeniatus*, *H. leopardinus* e *H. polylepis* são espécies vivíparas. Esse modo reprodutivo foi confirmado para essas espécies a partir da observação de fêmeas contendo embriões totalmente desenvolvidos (envoltos apenas por fina membrana) e registros de nascimentos (Aguiar e Di-Bernardo, 2004; Ávila, Ferreira e Arruda, 2006; Cunha e Nascimento, 1978; 1981; presente estudo).

Alguns Hydropsini ovíparos são capazes de reter os ovos após a ovulação até que parte do desenvolvimento embrionário se complete. Por exemplo, entre as três fêmeas grávidas analisadas de *H. hagmanni*, uma possuía ovos contendo pequenos embriões, visualizados após retirada a casca do ovo. Evidências da retenção de ovos também foram levantadas para *P. plicatilis* e *H. angulatus*. A retenção de ovos é um fenômeno comum em répteis ovíparos e a sua extensão, ou seja, o tempo que os ovos permanecem nos úteros após a ovulação, pode ser variável e depender das respostas dos embriões às condições de incubação intra e extra-uterina (e.g., condições ideais de temperatura e umidade; Shine, 1983; Shine e Thompson, 2006). Entretanto, as referências ao modo reprodutivo de *P. plicatilis* e *H. angulatus* são confusas, controversas e alguns comentários são necessários.

No presente estudo foi possível evidenciar a presença de pequenos embriões nos ovos de uma das três fêmeas grávidas analisadas de *P. plicatilis*. Cunha e Nascimento (1981), na análise de um exemplar (MPEG 297), afirmam que *P. plicatilis* pode ser simultaneamente ovípara e vivípara, pois a fêmea “possuía ovos não embrionados e também ovos contendo



pequenos embriões em desenvolvimento que, espiralados e envoltos pelo âmnion, mediam cerca de 5 mm”. Não foi possível o exame dos ovos desse exemplar, pois os mesmos foram danificados quando retirados, na época, dos ovidutos da fêmea. Entretanto, a denominação “vivípara” para *P. plicatilis* certamente constitui um erro de interpretação de Cunha e Nascimento (1981), uma vez que não é possível afirmar que uma espécie é vivípara pelo simples fato de ser possível a observação de ovos contendo embriões. Assim, *P. plicatilis* é espécie ovípara capaz de reter os ovos por determinado período após a ovulação. A retenção dos ovos por essa espécie parece se estender até boa parte do desenvolvimento embrionário, como evidenciado por Frota e Yuki (2005). Esses autores relatam o encontro de uma postura de ovos de *P. plicatilis* em 7 de janeiro de 2002. Apesar de não ser possível afirmar a data da ovipostura, já que a fêmea não foi avistada, Frota e Yuki (2005) sugerem que os ovos tenham sido depositados próximo à data de coleta, pois os mesmos estavam cobertos por “substância viscosa”. Os ovos dessa fêmea continham embriões bastante desenvolvidos que eclodiram de um a três dias após serem incubados.

No presente estudo também foi possível evidenciar a presença de pequenos embriões nos ovos de duas das 19 fêmeas grávidas analisadas de *H. angulatus*. Registros de oviposturas confirmam o modo ovíparo de reprodução de *H. angulatus* e evidenciam a capacidade da espécie em reter os ovos por determinado período. Rossman (1973) registra a postura de dois ovos por uma fêmea e relata que os filhotes eclodiram após 16 e 17 dias de incubação. Martins e Oliveira (1999) registram de 4 a 6 ovos em três fêmeas e relatam uma ovipostura em cativeiro (sem sucesso de eclosão). Ford e Ford (2002) registram posturas de ovos de duas fêmeas e as eclosões dos filhotes entre 39 e 45 dias de incubação. Cunha e Nascimento (1981) encontraram de 7 a 22 ovos em 12 fêmeas preservadas de *H. angulatus* e relatam a ocorrência de pequenos embriões nos ovos de uma dessas fêmeas (espiralados e envoltos pelo âmnion mediam 4 mm). A partir dessa observação, Cunha e Nascimento (1981), equivocadamente, afirmam que alguns indivíduos de *H. angulatus* podem ser vivíparos. Como já discutido, a observação de ovos contendo embriões não evidencia a ocorrência da viviparidade. Posteriormente, Rossman (1984) faz o primeiro registro inequívoco de viviparidade para a espécie, a partir da observação de embriões totalmente formados e envoltos por fina membrana nos ovidutos de uma fêmea recém morta. No presente estudo, é apresentada nova evidências da ocorrência da viviparidade em *H. angulatus*, a partir da observação de um embrião totalmente desenvolvido no oviduto de uma das 19 fêmeas analisadas. Portanto, a informação obtida neste estudo e aquela da literatura confirmam que *H. angulatus* é espécie ovípara, mas alguns indivíduos podem ser vivíparos.

A viviparidade surgiu diversas vezes nos répteis (cerca de 100 origens independentes), presumivelmente a partir do aumento progressivo da retenção dos ovos de espécies ovíparas (Blackburn, 1992; Shine, 1985; Shine e Bull, 1979). Existem diversas hipóteses que explicam o favorecimento da retenção prolongada dos ovos e o surgimento da viviparidade em répteis, como aquelas baseadas em fatores ambientais (e.g., a hipótese da evolução da viviparidade em regiões de clima frio ou onde as condições ambientais são imprevisíveis; Blackburn, 1992; Shine, 1985; Shine e Bull, 1979; Shine e Thompson, 2006). Segundo Tinkle e Gibbons (1977) a evolução da viviparidade pode estar relacionada com a invasão do ambiente aquático em determinadas linhagens (e.g., Homalopsidae e Hydrophiidae), porém a ocorrência de ambos os modos reprodutivos em outros grupos com representantes aquáticos (e.g., Natricinae e Hydropsini) impedem generalizações e tornam essa hipótese questionável.

Parece menos provável que a oviparidade tenha sofrido reversões durante a evolução dos répteis, ou seja, que tenha surgido a partir de um ancestral vivíparo, pois tal evento envolveria a reaquisição de estruturas complexas (e.g., glândulas uterinas especializadas na secreção de cálcio para a formação da casca do ovo), perdidas por muitas espécies vivíparas (Blackburn, 1992; Lee e Shine, 1998). Portanto, a hipótese da viviparidade ser plesiomórfica para o gênero *Helicops* e a oviparidade ter sofrido reversão em *H. hagmanni* e no clado (*H. gomesi*, *H. angulatus*) parece ser menos plausível. A maioria dos integrantes de Xenodontinae são ovíparos (com exceção dos Tachymenini, grupo distante dos Hydropsini; Zaher et al., 2009), incluindo os gêneros *Hydrops* e *Pseudoeryx*, o que torna a hipótese da oviparidade ser plesiomórfica para *Helicops* mais consistente. Portanto, a viviparidade pode ter surgido pelo menos três vezes independentes dentro do gênero, em *H. trivittatus*, *H. polylepis* e no clado (*H. carinicaudus* (*H. modestus* (*H. infrataeniatus*, *H. leopardinus*))).

A ocorrência da oviparidade e da viviparidade dentro de uma mesma espécie, assim como observado para *H. angulatus*, é rara entre os répteis. Outros casos de polimorfismos são conhecidos apenas para três espécies de lagartos (Arrayago et al., 1996; Qualls et al., 1995; Smith e Shine, 1997). Dessa forma, *H. angulatus* pode ser modelo para o estudo de processos fisiológicos, ecológicos e evolutivos envolvidos na transição entre oviparidade e viviparidade em serpentes.

### 5.1.3 Freqüências reprodutivas

As freqüências reprodutivas das fêmeas dos Hydropsini variaram entre 0,30 para *H. hagmanni* e 0,78 para *H. gomesi*. A freqüência reprodutiva de *H. gomesi* deve ser interpretada

com cautela, pois foi calculada com base em poucos exemplares preservados. Excluindo essa espécie, as frequências reprodutivas das fêmeas ficaram abaixo de 0,50, com exceção para *H. angulatus* (0,51). Essas informações indicam que os ciclos reprodutivos dessas serpentes são bienais (Aldridge, 1979; Seigel e Ford, 1987).

#### 5.1.4 Ciclos reprodutivos das fêmeas

Os ciclos reprodutivos das fêmeas dos Hydropsini são sazonais, com exceção de *H. angulatus* (e possivelmente *H. gomesi*) que possui ciclo contínuo. Serpentes de regiões com clima temperado, independente da linhagem filogenética a que pertençam, possuem ciclos reprodutivos estritamente sazonais, restritos ao período mais quente do ano (na primavera e verão) (Seigel e Ford, 1987). Fitch (1970, 1982) sugere que muitas serpentes de regiões com clima tropical devem possuir ciclos contínuos, pois a sazonalidade no clima é menos evidente em muitas áreas. Entretanto, informações recentes para as serpentes da região neotropical (ou de outras regiões tropicais; Shine e Brown, 2008) indicam que a maioria das espécies se reproduzem sazonalmente.

Assim como observado para os Hydropsini, ciclos sazonais tem sido descritos para espécies de diversas tribos de Xenodontinae, como Philodryadini (Fowler, Salomão e Jordão, 1998; Marques et al., 2006), Tachymenini (Bizerra, Marques e Sazima, 2005; Oliveira et al., 2001; Scartozzoni e Marques, 2004) e Elapomorphini (Ribas, 2006). Ciclos reprodutivos sazonais também ocorrem entre os Elapidae do gênero *Micrurus* (Almeida-Santos, Pizzatto e Marques, 2006; Marques, 1996b), Viperidae dos gêneros *Bothrops* e *Crotalus* (Almeida-Santos, 2005; Almeida-Santos e Salomão, 2002) e Boidae da região neotropical (Pizzatto e Marques, 2007). Por outro lado, ciclos contínuos são predominantes entre as serpentes de alguns grupos, como entre os Colubridae da subfamília Colubrinae (Censky e McCoy, 1988; Marques e Muriel, 2007; Scartozzoni, Salomão e Almeida-Santos, 2009) e os Xenodontinae das tribos Pseudoboini (Pizzatto, 2005; Pizzatto e Marques, 2002) e Xenodontini (Marques, 1996a; Pizzatto, Jordão e Marques, 2008).

Os estudos desenvolvidos na América do Sul sugerem que os ciclos reprodutivos são conservativos em muitas linhagens filogenéticas, porém variações sazonais nas condições climáticas (e.g., temperatura, precipitação) também podem restringir a extensão e o período reprodutivo das serpentes de regiões tropicais (Aldridge, Flanagan e Swarthout, 1995; Ji e Wang, 2005; Pizzatto, Jordão e Marques, 2008). Por exemplo, embora muitas serpentes da tribo Xenodontini possuam ciclos contínuos, os ciclos de algumas espécies (ou populações)

com ocorrência em áreas de latitude mais altas (e.g., no sul e sudeste do Brasil) são sazonais (ou mais restritos) em comparação aos ciclos daquelas que ocorrem em regiões onde a temperatura é relativamente constante ao longo do ano (e.g., no nordeste do Brasil) (Pizzatto e Marques, 2006; Pizzatto, Jordão e Marques, 2008).

Os ciclos reprodutivos dos Hydropsini são sazonais, porém não são sincronizados, o que deve refletir as variações no clima, principalmente na temperatura, ao longo de suas áreas de ocorrência. O período reprodutivo das espécies amazônicas (*Hy. triangularis*, *Hy. martii*, *P. plicatilis*, *H. hagmanni*, *H. trivittatus* e *H. polylepis*), independente do modo reprodutivo, compreende toda a estação seca e parte da estação chuvosa (entre abril-junho e dezembro-fevereiro). *Helicops angulatus* dessa região, apesar de possuir ciclo contínuo, também se reproduz predominantemente durante a seca e início das chuvas (Abe, 2006; presente estudo). Ciclos a partir do final da seca e ao longo das chuvas foram registrados para os Hydropsini com ocorrência em regiões tropicais e subtropicais no sudeste (*H. modestus*, *H. infrataeniatus* e *H. carinicaudus*) e sudoeste do Brasil (*H. leopardinus*). Nessas espécies, a vitelogênese tem início em julho-agosto e estende-se até dezembro, a ovulação ocorre a partir de setembro e a gestação prolonga-se até maio. Apesar da sazonalidade no período de chuvas em muitas áreas amazônicas (seca entre maio-junho e setembro-outubro) a temperatura média é relativamente constante ao longo de todo ano nessa região (cerca de 26 °C; INMET, 2009). Por outro lado, a estação seca nas regiões sudeste e sudoeste do Brasil (de abril a setembro) é o período mais frio do ano (temperaturas mínimas < 10 °C em muitas áreas do sudeste, de junho a agosto; INMET, 2009), fator que pode limitar a reprodução dessas serpentes ao longo da estação seca, especialmente o desenvolvimento embrionário (Vinegar, 1974).

A temperatura influencia a reprodução dos Hydropsini com ocorrência em regiões de latitudes mais altas, possivelmente dificultando o desenvolvimento embrionário inicial no período frio e seco. Porém, *H. gomesi* na região sudeste aparentemente possui reprodução contínua, assim como *H. angulatus* na região amazônica. *Helicops gomesi* e *H. angulatus* são espécies irmãs (Nunes, 2006) e os ciclos extensos dessas serpentes devem refletir restrições filogenéticas.

Segundo Vitt (1983) espécies que alimentam-se de presas abundantes ao longo do ano são capazes de se reproduzir continuamente, ao passo que aquelas que alimentam-se de presas escassas em certos períodos apresentam ciclos mais restritos. Os Hydropsini alimentam-se exclusiva ou predominantemente de peixes. As fêmeas não reprodutivas de algumas espécies amazônicas (e.g., *Hydrops* sp., *H. angulatus* e *H. hagmanni*) e de *H. modestus* no sudeste do Brasil alimentam-se com maior frequência durante as chuvas (entre novembro-dezembro e

abril-maio) (Apêndice H), período reprodutivo e de maior abundância de muitos peixes dessas regiões (Barthem e Fabré, 2003; Casatti, 2005; Lowe-McConnell, 1999). Portanto, a maior frequência alimentar dessas serpentes durante as chuvas deve permitir o acúmulo de energia e determinar o início da reprodução na próxima estação do ano ou na estação reprodutiva do ano seguinte, uma vez que a maioria dos Hydropsini parece apresentar reprodução bienal. A sazonalidade nas chuvas (e conseqüentemente na abundância de peixes) podem influenciar diversos aspectos da reprodução de outras serpentes aquáticas de regiões tropicais (e.g., Acrochordidae e Homalopsidae), como a condição corpórea, o início da vitelogênese e a frequência anual de serpentes grávidas (Brooks et al., 2009; Madsen e Shine, 2000; Shine e Brown, 2008).

Muitas serpentes cessam a alimentação durante os estágios tardios de vitelogênese e na gravidez, devido à redução na mobilidade e conseqüente aumento das chances de predação (Shine, 1980). Porém, fêmeas reprodutivas (com folículos em vitelogênese ou grávidas) de muitos Hydropsini foram frequentemente encontradas com alimento no estômago (e.g., 30% das fêmeas grávidas de *H. modestus* estavam alimentadas). *Nerodia sipedon* (Natricidae), serpente de hábitos aquáticos, também forrageia durante toda a estação reprodutiva (64% das fêmeas grávidas de uma população continham alimento no estômago; Aldridge e Bufalino, 2003). A continuidade da alimentação durante a estação reprodutiva pode garantir reservas energéticas suficientes para a manutenção e crescimento (Aldridge e Bufalino, 2003).

### 5.1.5 Ciclos reprodutivos dos machos e possível período de cópula

O período de espermatogênese em serpentes pode ser inferido a partir da variação ao longo do ano no tamanho dos testículos (e.g., no comprimento ou volume) (Almeida-Santos, Pizzatto e Marques, 2006; Volsøe, 1944). Os testículos de seis espécies de Hydropsini estão relativamente maiores na estação seca (*Hy. triangularis*, *Hy. martii* e *P. plicatilis*), na chuvosa (*H. modestus* e *H. angulatus*) ou no final das chuvas e início da seca (*H. infrataeniatus*), o que sugere que a espermatogênese nessas espécies seja sazonal. A produção de espermatozoides em *H. hagmanni* e *H. carinicaudus* deve ser contínua, pois não foram encontradas variações significativas no volume relativo dos testículos, apesar destes serem maiores, em média, durante a estação chuvosa.

Não existem relatos de corte e cópula para os Hydropsini. Almeida-Santos, Pizzatto e Marques (2006) demonstram que a cópula em serpentes pode ser inferida a partir da variação, ao longo do ano, no diâmetro relativo dos ductos deferentes. Em *Micrurus corallinus* (família

Elapidae), a espermatogênese ocorre no outono (resultando no aumento do volume relativo dos testículos) e os espermatozóides produzidos nessa estação são armazenados nos ductos deferentes até a primavera (resultando no aumento de seu diâmetro), período em que ocorre a cópula nessa espécie. Os ductos deferentes dos Hydropsini estão relativamente maiores na estação seca (*Hy. triangularis*, *P. plicatilis* e *H. modestus*), no final da seca e início da estação chuvosa (maior média no final da seca) para *H. carinicaudus* ou no final das chuvas e início da seca (maior média no início da seca) para *H. infrataeniatus*. Apesar das variações não serem significativas, os ductos deferentes de algumas espécies também estão relativamente maiores durante a seca (*Hy. martii* e *H. angulatus*) ou no final das chuvas (*H. hagmanni*). Portanto, é possível inferir que a cópula ocorra durante a estação seca para a maioria dos Hydropsini.

Se a espermatogênese e a cópula ocorrem durante a seca em *Hy. triangularis*, *Hy. martii* e *P. plicatilis* (período em que as fêmeas estão com folículos em vitelogênese e ovulando), os ciclos dos machos e fêmeas dessas espécies poderiam ser classificados como pré-nupciais (Saint Girons, 1982), uma vez que a produção de gametas e a cópula ocorreriam associadas. Fêmeas dessas espécies também poderiam estocar espermatozóides, pois fêmeas reprodutivas (com folículos vitelogênicos), pelo menos para *Hy. triangularis*, são encontradas até meados de janeiro. Se a cópula ocorre durante a seca para *H. modestus* e *H. infrataeniatus* (período em que as fêmeas dessas espécies estão iniciando o processo de vitelogênese), as fêmeas necessitam estocar espermatozóides até o período de ovulação (início das chuvas - setembro) para então ocorrer a fecundação. Os ciclos reprodutivos dessas espécies seriam pós-nupciais (Saint Girons, 1982), uma vez que a cópula ocorreria posteriormente à produção de espermatozóides e anteriormente à ovulação. Por outro lado, para *H. carinicaudus*, se a espermatogênese for contínua e os ductos deferentes estão relativamente maiores no final da seca, a cópula ocorreria no período em que as fêmeas estão ovulando. Portanto, os ciclos reprodutivos de ambos os sexos dessa espécie poderiam ser classificados como pré-nupciais (Saint Girons, 1982) e as fêmeas não precisariam estocar espermatozóides ou o fariam por curto período de tempo.

A estocagem de espermatozóides por curto período de tempo pelas fêmeas (até seis meses) é fundamental em diversas espécies de serpentes (Almeida-Santos e Salomão, 2002; Schuett, 1992) e permite a sincronização dos ciclos folicular e testicular quando estes são dissociados (Schuett, 1992).

Análises morfológicas, envolvendo a histologia dos testículos, ductos deferentes e do aparelho reprodutor feminino de serpentes capturadas nas diferentes estações do ano, poderão

determinar com maior precisão o período de espermatogênese e a ocorrência de estocagem de espermatozoides em machos ou em fêmeas. De forma geral, resultados de estudos micro e macro morfológicos dos testículos e ductos deferentes de serpentes tem sido congruentes (Almeida-Santos, Pizzatto e Marques, 2006).

### **5.1.6 Tamanho de maturação e fecundidade**

A reprodução é um momento crítico na vida dos organismos e implica em custos (e.g., energéticos e de sobrevivência) e benefícios (produção de descendentes viáveis). Em répteis, a redução da mobilidade durante a gravidez, devido a alterações morfológicas e ao peso extra que as fêmeas carregam, pode aumentar as chances de predação (Seigel et al., 1987; Shine, 1980). Algumas espécies alteram o comportamento durante a gravidez (e.g., tornando-se mais secretivas ou sedentárias) para minimizar esses custos, porém a redução da mobilidade pode sempre conferir desvantagens (Brodie, 1989).

Os custos associados à reprodução podem ser independentes do tamanho em serpentes e em outros répteis, mas a fecundidade é dependente do tamanho do corpo. Assim, serpentes maiores tendem a produzir maiores ninhadas, como constatado entre os *Hydropsini* (Seigel e Ford, 1987; Shine, 1994b). Fêmeas de muitas espécies tendem a maturar mais tardiamente (com maior tamanho) que os machos, como forma de maximizar a produção de descendentes (aumentando assim o “fitness”) (Parker e Plummer, 1987). O presente estudo demonstrou que as fêmeas dos *Hydropsini*, assim como a maioria das serpentes (Parker e Plummer, 1987), maturam com maior tamanho corporal (maior CRC) que os machos. Entretanto, o tamanho de maturação sexual, relativo ao CRC médio dos adultos, não diferiu entre os sexos. Não foram observadas variações no tamanho do corpo, entre machos e fêmeas, nos filhotes. Assim, o bimaturismo sexual observado deve ser resultado de crescimento diferencial entre os sexos (Shine, 1993).

A fecundidade também é componente importante da história de vida dos organismos. Em répteis, o tamanho corporal não é único responsável por variações intra e interespecíficas quanto a fecundidade (Seigel e Ford, 1987; Shine, 1994b). Custos reprodutivos (energéticos e de sobrevivência) também determinam variações na fecundidade, porém a importância desses custos pode depender do modo reprodutivo e de outros fatores intrínsecos a cada espécie (e.g., táticas de caça ou de defesa). Em lagartos, por exemplo, a massa relativa da ninhada (MRN) tende a ser menor nas espécies que caçam ativamente e/ou que fogem de seus predadores em comparação às espécies crípticas ou que caçam por espreita (Vitt, 1981; Vitt e Price, 1982).

Por outro lado, variações na MRN entre as serpentes estão associadas ao modo reprodutivo. Serpentes vivíparas tendem a possuir menor MRN, o que está associado aos maiores custos da viviparidade (e.g., maiores gastos energéticos devido à gestação mais prolongada; Seigel e Fitch, 1984).

Informações da MRN para os Hydropsini são escassas e dados para espécies ovíparas estão disponíveis apenas para *H. angulatus*. A média da MRN dessa espécie (0,33) é maior que as médias encontradas para duas espécies vivíparas (0,25 para *H. modestus* e 0,28 para *H. leopardinus*) o que confirma a tendência de serpentes vivíparas possuírem menor MRN. Segundo Seigel e Fitch (1984), talvez como forma de compensar a menor massa da ninhada, algumas serpentes vivíparas tendem a produzir filhotes menores, porém em maior número. Entretanto, nos Hydropsini, não foram encontradas diferenças significativas na fecundidade relativa (número de filhotes/ovos relativo ao tamanho das serpentes) entre espécies ovíparas e vivíparas.

Variações na fecundidade entre as serpentes também podem estar associadas ao uso de determinados ambientes. Serpentes arborícolas, devido ao corpo mais delgado e aos métodos de locomoção empregados, possuem menor fecundidade que espécies terrícolas relacionadas (Pizzatto, Almeida-Santos e Shine, 2007). A evolução do hábito aquático em Acrochordidae, Homalopsidae, Elapidae e Natricidae, também está associada com a redução na fecundidade e a alteração da posição da ninhada na cavidade abdominal (Shine, 1988). Devido a limitações impostas pela biomecânica da locomoção nesse ambiente, principalmente pela importância da região posterior do corpo em gerar propulsão (Jayne, 1985), as serpentes dessas linhagens possuem ninhadas menores, menos pesadas e em posição mais anterior no abdômen, em comparação a espécies terrícolas relacionadas (Shine, 1988). Entretanto, segundo Scartozzoni (2005) serpentes aquáticas e terrícolas dentro da subfamília Xenodontinae não apresentam essas modificações no posicionamento da ninhada. Nas linhagens estudadas por Shine (1988), o volume da cavidade abdominal não difere entre as espécies aquáticas e terrícolas (Shine, 1992). Portanto, o espaço disponível no abdômen não seria restrição para o investimento reprodutivo nessas serpentes (Shine, 1992).

O presente estudo demonstrou que a fecundidade e a robustez relativa ao tamanho do corpo aumentam no ancestral do clado (*Pseudoeryx*, *Helicops*). Os integrantes desses gêneros possuem maior fecundidade e são mais robustos em comparação ao gênero *Hydrops* ou em comparação a muitos Xenodontinae (Scartozzoni, 2005; presente estudo). A fecundidade e a robustez relativa também aumentam em *Thamnodynastes strigatus* (terrestre e vivípara) e *Liophis miliaris* (aquática e ovípara) em comparação a espécies relacionadas (Scartozzoni,



2005; presente estudo). Portanto, variações na fecundidade entre os Hydropsini e entre muitos Xenodontinae devem ser reflexo de variações na morfologia das espécies (especialmente na robustez relativa).

Variações na fecundidade em serpentes também podem refletir compensações (trade-off) entre o tamanho da ninhada e o tamanho dos filhotes (Shine, 1994b). Entre as espécies analisadas, o tamanho relativo dos recém-nascidos tende a diminuir nas serpentes com maior fecundidade.

## 5.2 ECOLOGIA ALIMENTAR

### 5.2.1 Composição da dieta

Informações da dieta estão disponíveis para poucos Hydropsini, como *Hy. martii* e *Hy. triangularis* (Albuquerque e Camargo, 2004), *H. infrataeniatus* (Aguiar e Di-Bernardo, 2004; Feltrim e Cechin, 2000), *H. leopardinus* (Ávila, Ferreira e Arruda, 2006) e *H. angulatus* (Abe, 2006). Para a maioria das espécies, os dados são escassos e muitas vezes são provenientes de encontros ocasionais (Sazima e Martins, 1990; Sazima e Strüssmann, 1990) ou de estudos de composição faunística ou ecologia de comunidades (Beebe, 1946; Cunha e Nascimento, 1978; Dixon e Soini, 1977; Marques e Sazima, 2004; Martins e Oliveira, 1999; Strüssmann e Sazima, 1993).

O presente estudo revelou que quatro espécies de Hydropsini (*Hy. triangularis*, *Hy. martii*, *P. plicatilis* e *H. hagmanni*) consomem exclusivamente peixes. Os outros integrantes do gênero *Helicops* são especializados em peixes, mas também consomem anfíbios anuros e ao menos *H. angulatus* pode ocasionalmente incluir lagartos na dieta. *Helicops infrataeniatus* parece consumir anfíbios com maior frequência em comparação às demais *Helicops* (cerca de 40% da dieta; Aguiar e Di-Bernardo, 2004), porém Feltrim e Cechin (2000) também relatam a predominância de peixes na dieta da espécie (80% da dieta). Dieta composta exclusivamente por peixes é característica plesiomórfica para os Hydropsini e a inclusão de anfíbios na dieta pode ter ocorrido duas vezes independentes entre as *Helicops*.

Alguns Hydropsini possuem dieta especializada em determinados tipos de presas. Por exemplo, *P. plicatilis* consome exclusivamente peixes alongados da família Synbranchidae (Synbranchiformes). Peixes dessa família também compreenderam mais de 70% da dieta de *Hy. triangularis*. A semelhança na dieta dessas espécies deve refletir restrições filogenéticas, pois alimentação baseada em Synbranchiformes é característica plesiomórfica para a tribo. A

dieta torna-se mais diversificada nas demais espécies. Nenhum tipo de presa teve frequência superior a 70% na dieta das demais serpentes, porém a preferência por determinadas presas é evidente para algumas espécies. Gymnotiformes, Perciformes e Siluriformes compreenderam de 50% a 60% da dieta de *Hy. martii*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, respectivamente. A dieta especializada de *Hy. triangularis* em Synbranchiformes e a preferência por Gymnotiformes observada para *Hy. martii* já haviam sido relatadas por Albuquerque e Camargo (2004). Os resultados obtidos no presente estudo para essas espécies também são concordantes com as observações de Beebe (1946) e Cunha e Nascimento (1978). Informações para *P. plicatilis* são escassas, mas Cunha e Nascimento (1978) já relatavam a ocorrência de Synbranchiformes em sua dieta. *Helicops hagmanni* é o único integrante do gênero que consome exclusivamente peixes. Cunha e Nascimento (1978) e Martins e Oliveira (1999) também registram apenas a ocorrência de peixes na dieta dessa espécie.

A dieta dos demais integrantes do gênero *Helicops* é generalizada e pode ser composta por cinco a sete ordens de peixes e por duas a três famílias de anfíbios (e.g., *H. leopardinus*, *H. angulatus* e *H. infrataeniatus*; Abe, 2006; Aguiar e Di-Bernardo, 2004; Ávila, Ferreira e Arruda, 2006; presente estudo). Apesar disso, é possível que o ancestral de *Helicops* incluísse Perciformes na dieta com maior frequência, item preferido por *H. hagmanni* (50% da dieta) e frequentemente consumido por *H. modestus* e *H. carinicaudus* (de 35% a 40% das dietas). Perciformes também parecem ser frequentes nas dietas de *H. trivittatus* e *H. gomesi*, porém os dados obtidos são restritos devido ao pequeno número disponível de exemplares preservados em coleções.

### 5.2.2 Táticas e locais de forrageio

Em regiões tropicais, o encontro com serpentes na natureza é evento fortuito (Marques e Sazima, 2004; Martins e Oliveira, 1999; Sawaya, Marques e Martins, 2008; Strüssmann e Sazima, 1993). Apesar de alguns Hydropsini serem comuns em determinados locais (e.g., *H. leopardinus* no Pantanal; Strüssmann e Sazima, 1993; Ávila, Ferreira e Arruda, 2006; e *H. angulatus* na região de Manaus; Martins e Oliveira, 1999), as descrições dos micro ambientes utilizados por essas serpentes (e.g., durante a atividade de forrageio) são raras ou mesmo inexistentes para a maioria das espécies.

A partir das informações da dieta é possível inferir que *Hy. triangularis* e *P. plicatilis* devem forragear em corpos de água com fundo de lama, especialmente nas margens, ambiente preferido por Synbranchiformes (Oyakawa et al., 2006). Esses peixes possuem adaptações

morfológicas e fisiológicas, como corpo alongado e respiração aérea. Em condições de seca prolongada, podem se enterrar em meio ao solo lamacento e são capazes de cavar túneis, onde permanecem até o início das chuvas (Oyakawa et al., 2006). A morfologia das serpentes está intimamente associada ao uso de determinados ambientes (Cadle e Greene, 1993; Scartozzoni, 2005). Diversos aspectos da morfologia de *P. plicatilis* e *Hy. triangularis* assemelham-se à morfologia de serpentes de hábitos fossóreos (e.g., cabeças pequenas e pouco destacadas do corpo, caudas relativamente curtas, menor robustez e olhos de tamanho reduzido; Scartozzoni, 2005; presente estudo) - características estas também presentes nos ancestrais dos clados mais basais de Hydropsini - o que sugere que essas espécies exploram o solo lamacento durante a atividade de forrageio.

*Hydrops martii* deve forragear em áreas marginais com abundante vegetação aquática, ambiente preferido por Gymnotiformes (Casatti, 2003, 2005; Oyakawa et al., 2006). Apesar das diferenças na composição da dieta (e conseqüentemente nos substratos de forrageio), *Hy. martii* e *Hy. triangularis* assemelham-se quanto a morfologia, apesar de *Hy. martii* ter cauda mais longa, maior robustez e olho relativamente maior em comparação a *Hy. triangularis* (Scartozzoni, 2005; presente estudo).

As dietas mais amplas das *Helicops* indicam que essas serpentes devem forragear em diversos substratos do ambiente aquático, como já sugerido para *H. carinicaudus* (Marques e Sazima, 2004), *H. leopardinus* (Ávila, Ferreira e Arruda, 2006) e *H. infrataeniatus* (Aguar e Di-Bernardo, 2004). Entre os itens consumidos e que são comuns à maioria dessas serpentes, estão peixes de hábitos bentônicos (e.g., Siluriformes), aqueles que ocorrem à meia água e em áreas marginais com vegetação aquática (e.g., Characiformes e Perciformes) e aqueles que ocorrem próximos à superfície e/ou associados à vegetação marginal (e.g., Gymnotiformes e Cyprinodontiformes) (Abelha e Goulart, 2004; Abelha, Agostinho e Goulart, 2001; Abilhoa, Duboc e Filho, 2008; Casatti, 2003, 2005; Fogaça, Aranha e Esper, 2003; Gomiero e Braga, 2008; Oyakawa et al., 2006; Sabino e Silva, 2004). É possível que os substratos de forrageio utilizados por *H. hagmanni* e *H. polylepis* sejam mais restritos em comparação às outras *Helicops* em função da dieta mais restrita dessas espécies (Perciformes para *H. hagmanni* e Siluriformes para *H. polylepis*). Os Hydropsini que incluem anfíbios na dieta também devem ser capazes de forragear em áreas úmidas ou totalmente secas, uma vez que alguns anfíbios consumidos (e.g., Hylidae) são ativos na vegetação baixa próxima a corpos de água (Pombal e Gordo, 2004).

A presença de peixes de água salgada (Gobiidae) na dieta de *H. carinicaudus* indica que a espécie pode forragear em ambientes estuarinos. O forrageamento em poças de maré,

assim como registrado em casos de predação de *Bathygobius soporator* por *Liophis miliaris* (Marques e Souza, 1993), também pode ser uma das táticas utilizadas por *H. carinicaudus*. *Helicops polylepis* também deve ser capaz de forragear em ambientes com água salobra, já que Clupeiformes habitam preferencialmente as baías e regiões costeiras (Araújo et al., 2008), porém esse item foi considerado raro na dieta da espécie.

Informações indicam que muitos Hydropsini podem ser ativos durante o dia e a noite, mas principalmente no período noturno (Aguiar e Di-Bernardo, 2004; Marques e Sazima, 2004; Martins e Oliveira, 1999; Sazima e Strüssmann, 1990; Strüssmann e Sazima, 1993). A recorrência de peixes diurnos (Characiformes, Perciformes e Cyprinodontiformes; Casatti, 2003; 2005; Oyakawa et al., 2006; Sabino e Silva, 2004) nas dietas da maioria dos Hydropsini sugere que essas serpentes são forrageadoras ativas que caçam peixes nos períodos em que estes estão menos ativos (Aguiar e Di-Bernardo, 2004).

### 5.2.3 Dieta e disponibilidade de presas

Apesar das decisões das serpentes em ignorar ou capturar determinados tipos de presas poderem depender de restrições morfológicas, sensoriais e comportamentais, a dieta de muitas espécies pode simplesmente refletir a disponibilidade e abundância de suas presas nos habitats onde vivem (Mushinsky, 1987). Por exemplo, *Bothrops itapetiningae* e *B. pauloensis* (família Viperidae) predam mais lagartos que anfíbios em comparação com *B. moojeni*. Diferenças na dieta provavelmente estão associadas à disponibilidade dessas presas nos ambientes utilizados por essas espécies (Martins, Marques e Sazima, 2002).

*Hydrops triangularis*, *Hy. martii*, *P. plicatilis* e alguns integrantes de *Helicops* (e.g., *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*) podem ser encontrados em diferentes corpos de água (permanentes ou temporários) como em pequenos, médios e grandes rios, em florestas ou habitats abertos (Beebe, 1946; Cunha e Nascimento, 1978; Dixon e Soini, 1977; Martins e Oliveira, 1999). *Helicops modestus* e *H. infrataeniatus*, no sudeste e sul do Brasil, bem como *H. leopardinus* no Pantanal, também ocorrem em diversos ambientes aquáticos, em áreas florestadas ou abertas (Aguiar e Di-Bernardo, 2004; Ávila; Ferreira e Arruda, 2006; Sazima e Haddad, 1991; Sazima e Martins, 1990; Sawaya, Marques e Martins, 2008; Strüssmann e Sazima, 1993).

Peixes Characiformes e Siluriformes representam entre 80% e 90% da diversidade de peixes que ocorrem ao longo das bacias hidrográficas na América do Sul (Baginski et al., 2007; Langeani et al., 2007; Lowe-McConnell, 1999; Montag et al., 2008). Essas duas ordens

também compreendem os peixes mais abundantes na maioria dos sistemas aquáticos, apesar de Perciformes (e.g., alguns Cichlidae) e Cyprinodontiformes (e.g., alguns Rivulidae) serem dominantes em situações particulares (e.g., em represas artificiais ou em poças temporárias, respectivamente) (Lowe-McConnell, 1999). Gymnotiformes e Synbranchiformes contribuem com menos de 5% da diversidade de peixes em muitas regiões e são pouco abundantes em comparação a outras ordens (Lowe-McConnell, 1999). Portanto, apesar da disponibilidade de presas explicar a composição da dieta de algumas *Helicops* (e.g., *H. angulatus*, *H. polylepis* e *H. infrataeniatus*), devido a maior importância de Characiformes ou Siluriformes, o mesmo não parece ser verdadeiro para os demais Hydropsini. Perciformes constituem o item principal da dieta de muitas *Helicops*. De forma geral, esses peixes são maiores e mais robustos, apesar de serem menos diversos e abundantes que Siluriformes e Characiformes. Assim, a frequente ingestão de Perciformes por muitas *Helicops* pode estar relacionada à seleção de presas com maior valor energético.

#### 5.2.4 Dieta e morfologia da cabeça

A dieta é um fator importante na evolução e radiação das serpentes. Os Macrostromata (Henophidia derivados) constituem o clado mais diverso de serpentes e são denominados assim por possuírem maior abertura de boca e capacidade de ingerir presas relativamente mais robustas em comparação àquelas consumidas por lagartos e clados basais de serpentes, como Scolecophidia e Henophidia basais (e.g., Aniilidae) (Greene, 1983; 1997). O maior tamanho da cabeça, o alongamento e outras alterações no tamanho e forma de muitos ossos do crânio (e.g., no osso quadrado), também permitiram a exploração de maior diversidade de presas pelos Macrostromata em comparação aos Henophidia basais (Greene, 1983; 1997).

Três índices usados para estimar o tamanho e a forma relativa das presas são expressos pelas divisões entre a ACp das presas e a LCAB das serpentes (= “ingestion ratio” IR; Greene, 1983), o CTp das presas e o CRC das serpentes e entre a Mp das presas e a M das serpentes (Greene, 1983; Pough e Groves, 1983). Os diferentes tipos de presas podem ter tamanho e massa semelhantes, porém a forma do corpo pode ser bastante variável, resultando em diferentes índices entre a ACp das presas e a LCAB das serpentes. Muitas das alterações no crânio dos Macrostromata podem ser atribuídas à inclusão de presas relativamente robustas (com maior ACp/LCAB) na dieta (e.g., mamíferos) em comparação àquelas consumidas pelos Henophidia basais (vertebrados de corpo alongado) (Greene, 1983). As variações no tamanho

e forma das presas consumidas também podem ser responsáveis por alterações no crânio e no tamanho da cabeça de muitos *Hydropsini*.

*Hydrops triangularis* e *P. plicatilis* possuem cabeças relativamente pequenas (menores LCAB e CCAB) e consomem exclusiva ou principalmente Synbranchiformes, que são presas relativamente mais compridas (maiores índices C<sub>Tp</sub>/CRC), porém menos robustas (menores índices AC<sub>p</sub>/LCAB) quando comparadas às presas consumidas pela maioria das *Helicops*. O tamanho relativo da cabeça também tende a aumentar entre os integrantes do gênero *Helicops*. *Hydrops martii* alimenta-se de presas menos compridas, mais robustas e também possui maior cabeça em comparação a *Hy. triangularis*. Assim, o aumento na robustez relativa das presas (resultando em maiores índices AC<sub>p</sub>/LCAB) pode estar relacionado ao aumento no tamanho relativo da cabeça de muitos *Hydropsini*, especialmente entre as *Helicops*.

As adaptações à ingestão de presas relativamente mais robustas parecem ir além do tamanho relativo da cabeça em determinados *Hydropsini*. *Helicops hagmanni*, *H. trivittatus*, *H. modestus*, *H. infrataeniatus* e *H. leopardinus* são os únicos integrantes de *Hydropsini* que compartilham, homoplasticamente, alterações no crânio possivelmente associadas à ingestão de presas robustas. A extremidade posterior do osso supratemporal da maioria dos *Hydropsini* atinge o limite posterior do côndilo occipital, raramente ultrapassando-o (Nunes, 2006). Em *H. hagmanni*, *H. trivittatus*, *H. modestus*, *H. infrataeniatus* e *H. leopardinus* esse osso é mais longo e chega a ultrapassar a segunda vértebra cervical (Nunes, 2006). O osso quadrado, que articula com o supratemporal e com a mandíbula, é o principal responsável pela grande capacidade de abertura de boca das serpentes (Greene, 1997) e pode ser sensivelmente maior em algumas serpentes que ingerem peixes (e.g., em Acrochordidae e Homalopsidae; Savitzky, 1983). Em determinadas espécies, como parece ser o caso de *H. hagmanni*, *H. trivittatus*, *H. modestus*, *H. infrataeniatus* e *H. leopardinus*, o supratemporal alongado pode movimentar-se juntamente com o quadrado, permitindo ainda maior abertura de boca (Greene, 1997). Assim, apesar de não ter sido possível medir as presas de *H. trivittatus*, essas modificações poderiam explicar a capacidade de ingestão de presas mais robustas nessas serpentes em comparação a espécies relacionadas.

*Helicops angulatus* e *H. polylepis* também possuem cabeças relativamente grandes e são capazes de consumir presas relativamente robustas, porém não possuem o supratemporal alongado como nas *Helicops* citadas anteriormente. Nunes (2006) descreve as alterações na forma do osso quadrado em *H. hagmanni* e *H. angulatus*, porém não estima o seu tamanho. Entretanto, é possível que o osso quadrado também seja relativamente mais longo em alguns representantes de *Helicops* (e.g., *H. hagmanni*, *H. trivittatus*, *H. modestus*, *H. infrataeniatus* e

*H. leopardinus*), incluindo em *H. angulatus* e *H. polylepis*, característica que permitiria maior abertura de boca e ingestão de presas mais robustas por essas espécies.

*Helicops hagmanni* é o único integrante do gênero que alimenta-se exclusivamente de peixes e as adaptações à piscivoria nessa espécie parecem ir ao extremo. *Helicops hagmanni* possui dentes estriados, relativamente maiores e fortemente recurvados em comparação às outras espécies do gênero (Nunes, 2006). Essas características também estão presentes em *H. trivittatus*, espécie irmã de *H. hagmanni*, porém são menos evidentes (Nunes, 2006), o que pode ser devido a dieta menos especializada dessa espécie. Porém, a amostra de *H. trivittatus* é pequena e não é possível dizer qual a real predominância de peixes na dieta da espécie. As características mencionadas acima já foram previamente relacionadas à piscivoria (Savitzky, 1983) e possivelmente estão associadas ao comportamento de apreensão de peixes.

## 5.2.5 Variações intraespecíficas na dieta

### 5.2.5.1 Variações geográficas

As dietas das serpentes podem variar ao longo de suas áreas de ocorrência em resposta a variações na disponibilidade de suas presas (Reinert, 1993) e esse também parece ser o caso de alguns Hydropsini (e.g., *H. infrataeniatus* e *H. angulatus*).

Aguiar e Di-Bernardo (2004), na análise de 278 exemplares de *H. infrataeniatus* do leste do Rio Grande do Sul, encontraram peixes em 60% e anfíbios em 40% dos indivíduos alimentados (N = 34), sendo peixes Siluriformes e Characiformes e anfíbios Leptodactylidae os itens dominantes na dieta da espécie. Feltrim e Cechin (2000), na análise de 67 exemplares da mesma espécie no centro do Estado (região de Santa Maria), encontraram peixes em 80% e anfíbios em 20% dos indivíduos alimentados (N = 15), sendo Characiformes e Perciformes e anfíbios Hylidae os itens mais consumidos. Não foi possível a obtenção de dados suficientes para populações da região sudeste do Brasil que permitissem comparações.

Abe (2006), na análise de 170 exemplares de *H. angulatus* provenientes do leste do Pará, encontrou peixes em 91% e anfíbios em 9% dos indivíduos alimentados (N = 33). Estudos com populações da região oeste da Amazônia (em Manaus e na região de Iquitos, no Peru), também registram peixes como item principal e, além de anfíbios, acrescentam a ocorrência de lagartos semi-aquáticos do gênero *Neusticurus* (Gymnophthalmidae) na dieta da espécie (Martins e Oliveira, 1999; Dixon e Soini, 1977), a única entre os Hydropsini com registros de lagartos na dieta. O presente estudo também relata a presença de *Neusticurus*

*bicarinatus* e acrescenta a ocorrência de *Alopoglossus angulatus* (Gymnophthalmidae), outro lagarto associado a ambientes aquáticos, e ovos de Squamata entre os conteúdos de três exemplares provenientes da região de Manaus. Os Gymnophthalmidae são mais diversos e abundantes na região oeste da Amazônia (Vitt et al., 2008). Assim, a ausência desses lagartos na dieta de *H. angulatus* no leste do Pará (região oriental da Amazônia) deve ser devida à baixa disponibilidade ou mesmo à ausência de alguns representantes dessa família nessa região.

#### 5.2.5.2 Variações ontogenéticas e sexuais

Dentro das espécies estudadas, serpentes maiores (maior CRC) tendem a ingerir presas também maiores em termos absolutos. Essa tendência é comum entre as serpentes (Arnold, 1993), incluindo entre espécies aquáticas de outros grupos (e.g., Natricidae e Homalopsidae; Gibbons e Dorcas, 2004; Hailey e Davies, 1986a,b; Jayne, Ward e Voris, 1995; Luiselli et al., 2007). Para alguns Hydropsini, foi observado que serpentes de maior ou menor tamanho podem ingerir itens maiores que o esperado e/ou não excluir itens pequenos da dieta, o que pode estar relacionado às variações na disponibilidade das diferentes classes de tamanho das presas nos ambientes em que ocorrem (Arnold, 1993). Muitas serpentes apresentam variação ontogenética no tamanho relativo das presas ingeridas, sendo que, devido à relação alométrica entre o tamanho da cabeça e o do corpo, os indivíduos de menor tamanho tendem a consumir presas proporcionalmente maiores (Hailey e Davies, 1986a,b; Sazima e Martins, 1990). Essa tendência não foi observada para a maioria dos Hydropsini, o que indica ausência de variação ontogenética no tamanho e forma relativa das presas consumidas.

Porém, variações ontogenéticas e sexuais na composição da dieta foram observadas para determinadas espécies. As fêmeas de *Hy. triangularis* e *Hy. martii*, por exemplo, podem ocasionalmente consumir Perciformes e Characiformes, presas ausentes das dietas de machos e imaturos. Perciformes também são dominantes na dieta das fêmeas de algumas *Helicops* (e.g., *H. modestus* e *H. hagmanni*), mas são ausentes ou pouco representados na dieta de machos e imaturos. Por outro lado, os machos de algumas espécies (e.g., *H. carinicaudus* e *H. modestus*) parecem incluir Cyprinodontiformes na dieta com relativa frequência, item também consumido pelos imaturos, mas ausente da dieta das fêmeas. Anfíbios também parecem ser mais frequentes entre os imaturos e machos de alguns Hydropsini.

As fêmeas dos Hydropsini são maiores que aos machos. Divergências no tamanho do corpo (e conseqüentemente nas necessidades energéticas) podem resultar em divergências



sexuais no nicho utilizado, incluindo no tamanho e tipo das presas consumidas (Camilleri; Shine, 1990; Shine, 1991b). Portanto, as variações sexuais observadas na composição da dieta de alguns Hydropsini podem ser devidas a diferentes taxas de encontro com diferentes tipos de presas. Assim como observado para a serpente *Acrochordus arafurae* (Shine, 1986b; Vincent, Shine e Brown, 2005), é possível que as fêmeas de algumas espécies forrageiem em profundidades maiores à procura de peixes maiores. Perciformes e Characiformes são maiores e freqüentemente encontrados em regiões profundas, ao contrário de Cyprinodontiformes, que normalmente são pequenos e ocorrem próximos à margem (Fogaça, Aranha e Esper, 2003). Portanto, os machos ou indivíduos menores de algumas espécies devem forragear com maior freqüência em locais pouco profundos, próximos às margens.

#### 5.2.5.3 *Dimorfismo sexual no tamanho da cabeça*

As variações sexuais encontradas na dieta dos Hydropsini também podem ajudar a entender a ocorrência do dimorfismo sexual no tamanho da cabeça de algumas espécies. As fêmeas de muitos Hydropsini possuem cabeças relativamente maiores que as dos machos, assim como em muitas linhagens de serpentes (Shine, 1993). O dimorfismo no tamanho da cabeça pode estar relacionado a divergências na dieta, sendo que o sexo com maior cabeça pode ingerir presas relativamente maiores (Camilleri e Shine, 1990; Shetty e Shine, 2002; Shine, 1991b; Vincent, Herrel e Irschick, 2004). Não existem dados suficientes do tamanho das presas consumidas por machos e fêmeas que permitam testar essa hipótese, mas as fêmeas de alguns Hydropsini ingerem com maior freqüência Perciformes e Characiformes, os quais são maiores e mais robustos que Cyprinodontiformes, consumidos preferencialmente pelos machos.

## 6 CONCLUSÕES

- 1) As fêmeas dos Hydropsini são maiores, mais robustas e possuem caudas relativamente menores que a dos machos.
- 2) Os índices de dimorfismo sexual (SSD) indicam que o comportamento de combate entre machos não deve ocorrer entre os Hydropsini.
- 3) As fêmeas atingem a maturidade sexual com maior tamanho corporal, porém o tamanho de maturação, relativo ao tamanho médio dos adultos, não diferiu entre os sexos.
- 4) Os Hydropsini podem ser ovíparos ou vivíparos e a oviparidade é plesiomórfica para a tribo.
- 5) A viviparidade deve ter surgido pelo menos três vezes independentes entre as *Helicops*, porém a hipótese da viviparidade ser plesiomórfica para o gênero e a oviparidade sofrer reversão em *H. hagmanni* e no clado (*H. gomesi*, *H. angulatus*) não pode ser descartada.
- 6) A polimorfia quanto ao modo reprodutivo é característica autapomórfica de *H. angulatus*.
- 7) A reprodução dos Hydropsini parece ser bienal, já que menos de 50% das fêmeas das amostras estavam reprodutivas, talvez com exceção de *H. angulatus* e *H. gomesi*.
- 8) As fêmeas dos Hydropsini possuem ciclos reprodutivos sazonais, com exceção de *H. angulatus* (e possivelmente *H. gomesi*) que possui ciclo contínuo. Ciclos sazonais abrangendo a estação seca e parte da chuvosa foram observados para as espécies com ocorrência na Amazônia. Fêmeas das espécies das regiões sudeste e sudoeste do Brasil possuem ciclos sazonais abrangendo principalmente a estação chuvosa.
- 9) Diferenças observadas no período e na extensão dos ciclos de alguns Hydropsini podem estar relacionadas às variações no clima (principalmente temperatura) ao longo das áreas de ocorrência das espécies.

- 10) A sazonalidade no período de chuvas e conseqüentemente na disponibilidade de recursos alimentares também devem influenciar os ciclos reprodutivos de alguns Hydropsini
- 11) Fêmeas da maioria dos Hydropsini não cessam a alimentação quando vitelogênicas ou grávidas o que deve refletir a maior necessidade energética durante esse período e/ou garantir reservas energéticas para manutenção e crescimento nos períodos posteriores.
- 12) A espermatogênese pode ser sazonal ou contínua.
- 13) A cópula deve ocorrer durante a estação seca, uma vez que os ductos deferentes estão relativamente maiores durante essa estação para a maioria das espécies.
- 14) Grande parte da variação na fecundidade (tamanho da ninhada) e no tamanho dos filhotes dos Hydropsini pode ser explicada pela variação no tamanho do corpo das espécies.
- 15) A fecundidade e o tamanho dos filhotes, relativos ao tamanho do corpo das fêmeas, não diferem entre serpentes ovíparas e vivíparas.
- 16) A fecundidade relativa aumenta no ancestral do clado (*Pseudoeryx*, *Helicops*), o qual é composto por serpentes relativamente mais robustas em comparação a *Hydrops* e à maioria das serpentes Xenodontinae, o que pode explicar o aumento da fecundidade. Por outro lado, o tamanho relativo dos filhotes tende a diminuir nessas serpentes.
- 17) Quatro espécies de Hydropsini (*Hy. triangularis*, *Hy. martii*, *P. plicatilis* e *H. hagmanni*) possuem dieta composta exclusivamente por peixes. Outros integrantes do gênero *Helicops* também consomem anfíbios.
- 18) *Pseudoeryx plicatilis* e *Hy. triangularis* possuem dieta especializada em peixes alongados da ordem Synbranchiformes. Nenhum tipo de presa teve freqüência superior a 70% na dieta das demais espécies, porém Gymnotiformes, Perciformes e Siluriformes foram dominantes nas dietas de *Hy. martii*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, respectivamente (entre 50 e 60%).

19) As informações da dieta indicam que os Hydropsini diferem quanto ao substrato utilizado durante a atividade de forrageio, o que deve estar associado à disponibilidade e distribuição de suas presas.

20) A composição da dieta de algumas *Helicops* parece refletir a disponibilidade das presas em seus ambientes, devido a maior frequência de Characiformes e Siluriformes (ordens mais diversas e que compreendem as espécies mais abundantes na maioria dos sistemas aquáticos). Porém, a maioria das espécies consomem presas em frequência desproporcional àquela com que ocorrem em seus ambientes.

21) Dieta exclusiva ou predominantemente composta por Synbranchiformes é plesimórfica para os Hydropsini e compartilhada por *P. plicatilis* e *Hy. triangularis*. Essas duas espécies, incluindo os ancestrais dos clados mais basais da tribo, também compartilham características morfológicas (cabeça pequena e pouco destacada do corpo, menor circunferência) associadas ao hábito fossóreo em serpentes, o que sugere que essas espécies exploram o solo lamacento durante o forrageio. A circunferência do corpo e o tamanho da cabeça aumentam no ancestral de *Helicops* ao mesmo tempo em que a dieta se torna mais ampla, composta por itens maiores e mais robustos (possivelmente com Perciformes como item principal).

22) Modificações no crânio (e.g., no tamanho do osso supratemporal) e no tamanho e forma dos dentes de alguns Hydropsini, como *H. hagmanni*, devem estar associadas à piscivoria e à freqüente ingestão de presas robustas (e.g., Perciformes).

23) Serpentes maiores tendem a ingerir presas também maiores. Para algumas espécies, foi observado que serpentes de maior tamanho também podem ingerir itens maiores que o esperado e/ou não excluir itens pequenos da dieta, o que deve refletir a disponibilidade das diferentes classes de tamanho das presas nos ambientes em que ocorrem. Outras variações intraespecíficas (sexuais e geográficas) também foram observadas para algumas espécies.

24) Divergências sexuais na composição da dieta podem estar associadas a divergências sexuais no ambiente utilizado e também explicam alguns dimorfismos sexuais observados (e.g., no tamanho da cabeça).

## 7 PERSPECTIVAS DE ESTUDO

O presente trabalho reúne informações detalhadas a respeito de diversos atributos da biologia reprodutiva e alimentar de serpentes aquáticas da tribo Hydropsini. A partir deste estudo, um enorme campo de trabalho pode ser vislumbrado nesse grupo.

Quanto ao modo reprodutivo, por exemplo, a tribo Hydropsini constitui grupo bastante adequado para estudos que abordem a questão da retenção intra-uterina de ovos de espécies ovíparas. Informações de estudos em diferentes níveis (anatômicos, fisiológicos e ecológicos) serão importantes para o melhor entendimento dos fatores que influenciam ou determinam a ocorrência desse fenômeno, incluindo suas implicações para a evolução da viviparidade em répteis.

Estudos morfológicos (envolvendo histologia) do aparelho reprodutor feminino, dos testículos, ductos deferentes e segmento sexual renal, de exemplares capturados nas diferentes estações do ano, serão importantes para determinar com precisão a ocorrência de estocagem de espermatozoides em machos ou em fêmeas, o período de espermatogênese e de cópula. Trabalhos deste tipo contribuirão para o melhor entendimento das relações entre os ciclos dos machos e fêmeas dos Hydropsini.

Os Hydropsini exibem grande diversidade de hábitos alimentares. O presente estudo também demonstrou que determinadas espécies possuem dieta especializada quanto ao tipo e tamanho das presas consumidas, o que pode ter resultado em especializações morfológicas (na morfologia do crânio). As especializações na dieta das serpentes também podem implicar em especializações comportamentais e no aparato de veneno. *Helicops hagmanni*, por exemplo, pode restringir suas presas<sup>1</sup>. Será o comportamento de constrição característica generalizada na tribo, especialmente nas espécies que consomem presas robustas? As informações obtidas também podem ser úteis em estudos que contemplem aspectos morfológicos e histoquímicos das glândulas de Duvernoy e características dos venenos dessas serpentes, fundamentais para o entendimento da evolução do aparato de veneno.

---

<sup>1</sup> Ver Sturaro MJ e Gomes JO. Feeding behavior of the Amazonian Water Snake *Helicops hagmanni* Roux, 1910 (Reptilia: Squamata: Colubridae: Hydropsini). Bol Mus Par Emílio Goeldi. 2008;3:225-228.

## REFERÊNCIAS

- Abe PS. Biologia reprodutiva e alimentar de *Helicops angulatus* (Linnaeus, 1758) (Serpentes, Colubridae), Pará, Amazônia oriental [trabalho de conclusão de curso (Graduação em Ciências Biológicas)]. Pará: Universidade Federal do Pará; 2006.
- Abelha MCF, Goulart E. Oportunismo trófico de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) (Osteichthyes, Cichlidae) no reservatório de Capivari, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Sci.* 2004;26:37-45.
- Abelha MCF, Agostinho AA, Goulart E. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Sci.* 2001;23:425-434.
- Abilhoa V, Duboc LF, Filho DPA. A comunidade de peixes de um riacho de floresta com Araucária, alto rio Iguaçu, sul do Brasil. *Rev Bras Zool.* 2008;25:238-246.
- Aguiar LFS, Di-Bernardo M. Diet and feeding behavior of *Helicops infrataeniatus* (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae) in southern Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environ.* 2004;39:7-14.
- Aguiar LFS, Di-Bernardo M. Reproduction of the water snake *Helicops infrataeniatus* (Colubridae) in southern Brazil. *Amphib-Reptil.* 2005;26:527-533.
- Albuquerque NR. The status of *Hydrops martii* (Wagler, 1824) (Serpentes: Colubridae). *Bol Mus Par Emílio Goeldi.* 2000;16:153-162.
- Albuquerque NR, Camargo M. Hábitos alimentares e comentários sobre a predação e reprodução das espécies do gênero *Hydrops* Wagler, 1830 (Serpentes: Colubridae). *Comun Mus Ciênc Tecnol PUCRS.* 2004;17:21-32.
- Albuquerque NR, Lema T. Taxonomic revision of the Neotropical water snake *Hydrops triangularis* (Serpentes, Colubridae). *Zootaxa.* 2008;1685:55-56.
- Aldridge RD. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. *Herpetologica.* 1979;35:256-261.

---

De acordo com:

International Committee of Medical Journal Editors. Uniform requirements for manuscripts submitted to Biomedical Journal: Sample References. Available from: <http://www.icmje.org> [2007 May 22].

Aldridge RD, Bufalino AP. Reproductive female common watersnakes (*Nerodia sipedon sipedon*) are not anorexic in the wild. *J. Herpetol.* 2003;37:416-419.

Aldridge RD, Flanagan WP, Swarthout JT. Reproductive biology of the water snake *Nerodia rhombifera* from Veracruz, Mexico, with comparisons of tropical and temperate snakes. *Herpetologica.* 1995;51:182-192.

Almeida-Santos SM. Modelos reprodutivos em serpentes: estocagem de esperma e placentação em *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae) [tese (Doutorado em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres)]. São Paulo: Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo; 2005.

Almeida-Santos SM, Salomão MG. Reproduction in neotropical pitvipers, with emphasis on species of the genus *Bothrops*. In: Schuett G, Höggren M, Douglas ME, Greene HW, editors. *Biology of the vipers*. Carmel: Eagle Mountain; 2002. p. 445-462.

Almeida-Santos SM, Pizzatto L, Marques OAV. Intra-sex synchrony and inter-sex coordination in the reproductive timing of the Atlantic coral snake *Micrurus corallinus* (Elapidae) in Brazil. *Herpetol J.* 2006;16:371-376.

Amaral A. Contribuição para o conhecimento dos ofídios do Brasil. Parte I. Quatro novas espécies de serpentes brasileiras. *Anex Mem Ins Butantan.* 1921;1:1-88.

Andrade RO, Silvano RAM. Comportamento alimentar e dieta da “falsa-coral” *Oxyhropus guibei* Hoge & Romano (Serpentes, Colubridae). *Rev Bras Zool.* 1996;13:143-150.

Araújo FG, Silva MA, Santos JNS, Vasconcellos RM. Habitat selection by anchovies (Clupeiformes: Engraulidae) in a tropical bay at Southeastern Brazil. *Neotrop Ichthyol.* 2008;6:583-590.

Arnold S. Foraging theory and prey size - predator size relations in snakes. In: Seigel RA, Collins JT, editors. *Snakes: Ecology and Behavior*. New York: McGraw-Hill; 1993. p. 87-115.

Arrayago MJ, Bea A, Heulin B. Hybridization experiment between oviparous and viviparous strains of *Lacerta vivipara*: a new insight into the evolution of viviparity in reptiles. *Herpetologica.* 1996;52:333-342.

Ávila RW, Ferreira VL, Arruda JAO. Natural history of the South American water snake *Helicops leopardinus* (Colubridae: Hydropsini) in the Pantanal, Central Brasil. *J. Herpetol.* 2006;40:274-279.

Baginski LJ, Florentino AC, Fernandes IM, Penha JMF, Mateus LAFA. dimensão espacial e temporal da diversidade de peixes da zona litoral vegetada de lagoas marginais na planície de inundação do rio Cuiabá, Pantanal, Brasil. *Biota Neotrop.* 2007:233-238.

Barthem RB, Fabr e NN. Biologia e diversidade dos recursos pesqueiros da Amaz nia. In: Ruffino ML, editor. A pesca e os recursos pesqueiros na Amaz nia brasileira. Manaus: Pr Varzea; 2003. p. 11-55.

Bartholomew G. The role of natural history in contemporary biology. *BioScience.* 1986;36:324-329

Bernarde OS, Moura-Leite JC, Machado RA, Kokubum NMC. Diet of the colubrid snake *Thamnodynastes strigatus* (G nter, 1858) from Parana State, Brazil: with field notes on anuran predation. *Rev Bras Biol.* 2000;60:695-699.

Beebe W. Field notes on the snakes of Kartabo, British Guiana, and Caripito, Venezuela. *Zoologica.* 1946;31:11-52.

Bizerra A. Hist ria natural de *Tomodon dorsatus* (Serpentes: Colubridae) [Disserta o (Mestrado em Ci ncias)]. S o Paulo: Instituto de Bioci ncias da Universidade de S o Paulo; 1998.

Bizerra AF, Marques OAV, Sazima I. Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from south-eastern Brazil. *Amphib-Reptil.* 2005;26:33-38.

Blackburn DG. Convergent evolution of viviparity, matrotrophy, and specializations for fetal nutrition in reptiles and other vertebrates. *Am Zool.* 1992;32:313-321.

Bonnet X, Bradshaw D, Shine R. Capital versus income breeding: an ectothermic perspective. *Oikos.* 1998;83:333-342.

Brodie ED. Behavioral modification as a means of reducing the cost of reproduction. *Am Nat.* 1989;134:225-238.



Brooks DR, McLennan DA. Phylogeny, ecology and behavior: a research programme in comparative biology. Chicago and London: University of Chicago Press; 1991. 434 p.

Brooks DR, McLennan DA. The nature of diversity: an evolutionary voyage of discovery. Chicago: University of Chicago Press; 2002. 668 p.

Brooks SE, Allison EH, Gill JA, Reynolds JD. Reproductive and trophic ecology of an assemblage of aquatic and semi-aquatic snakes in Tonle Sap, Cambodia. *Copeia*. 2009;2009:7-29.

Brown GP, Shine R. Why do most tropical animals reproduce seasonally? Testing hypotheses on an Australian snake. *Ecology*. 2006;87:133-143.

Cadle JE. Phylogenetic relationships among advanced snakes: a molecular perspective. *Univ California Publ Zool*. 1988;119:1-77.

Cadle JE, Greene HW. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. In: Ricklefs RE, Schluter D, editors. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Chicago: University of Chicago Press; 1993. p. 281-293.

Camilleri C, Shine R. Sexual dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between male and female snakes. *Copeia*. 1990;1990:649-658.

Casatti L. Alimentação dos peixes em um riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do Alto Rio Paraná, sudeste do Brasil. *Biota Neotrop*. 2002;2:1-14.

Casatti L. Fish assemblage structure in a first order stream, southeastern Brazil, longitudinal distribution, seasonality, and microhabitat diversity. *Biota Neotrop*. 2005;5:1-9.

Cei JM. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina: herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. Torino: Museo Regionale Di Scienze Naturali; 1993. 949 p. (Monografie XIV)

Censky EJ, McCoy CJ. Female reproductive cycles of five species of snakes (Reptilia: Colubridae) from the Yucatan Península, Mexico. *Biotropica*. 1988;20:326-333.

Cunha OR, Nascimento FP. Ofídios da Amazônia X: as cobras da região Leste do Pará. *Publ Avul Mus Par Emílio Goeldi*. 1978;31:1-218.

Cunha OR, Nascimento FP. Ofídios da Amazônia XIII: observações sobre a viviparidade em ofídios do Pará e Maranhão (Ophidia: Aniliidae, Boidae, Colubridae e Viperidae). Bol Mus Par Emílio Goeldi. 1981;109:1-23.

Dixon JR, Soini P. The reptiles of the upper Amazon basin, Iquitos region, Peru: II. Crocodilians, turtles and snakes. Milwaukee Publ Mus Biol Geol. 1977;12:1-91.

Farris JS. Methods for computing Wagner trees. Syst Zool. 1970;19:83-92.

Felsenstein J. Phylogenies and the comparative method. Am Nat. 1985;125:1-15.

Feltrim A, Cechin S. *Helicops infrataeniatus* (NCN). Diet. Herpetol Rev. 2000;31:46.

Ferrarezzi H. Sistemática filogenética de *Elapomorphus*, *Phalotris* e *Apostolepis* (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae) [Dissertação (Mestrado em Ciências)]. São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo; 1993.

Fitch HS. Reproductive cycles of lizards and snakes. Misc Publ Univ Kansas Mus Nat Hist. 1970;52:1-247.

Fitch HS. Reproductive cycles in tropical reptiles. Occ Pap Univ Kansas Mus Nat Hist. 1982;96:1-53.

Fogaça FNO, Aranha JMR, Esper MLP. Ictiofauna do rio do Quebra (Antonina, PR, Brasil): ocupação espacial e hábito alimentar. Interciencia. 2003;28:168-173.

Ford NB, Ford DF. Notes on the ecology of the South American water snake *Helicops angulatus* (Squamata: Colubridae) in Nariva Swamp, Trinidad. Carib J Sci. 2002;38:129-132.

Fowler IR, Salomão MG, Jordão RS. A description of the female reproductive cycle in four species from the Neotropical colubrid snake *Philodryas* (Colubridae, Xenodontinae). Snake. 1998;28:71-78.

Franco FL. Relações filogenéticas entre os gêneros da tribo Tachymenini Bailey, 1967 (Serpentes: Colubridae) [Tese (Doutorado em Ciências)]. São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo; 1999.

Frota JG. Nova espécie de *Helicops* WAGLER, 1830 (Serpentes, Colubridae) do rio Tapajós, Amazônia, Brasil. *Phyllomedusa*. 2005;4:61-68.

Frota JG, Yuki RN. *Pseudoeryx plicatilis plicatilis* (Eel snake). Reproduction. *Herpetol Rev*. 2005;36:326.

Gans CA. Redescription of, and geographical variation in, *Liophis miliaris* Linné, the common water snake of Southeastern South America. *Am Mus Novit*. 1964;2178:1-58.

Garland T, Harvey PH, Ives AR. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Syst Biol*. 1992;41:18-32.

Gasc JP, Rodrigues MT. Liste préliminaire des Serpents de la Guyane Française. *Bull Mus Nat Hist Nat*. 1980;2:559-598.

Gibbons JW, Dorcas ME. North American watersnakes: a natural history. Norman: University of Oklahoma Press; 2004. 438 p.

Gibbons JW, Lovich JE. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). *Herpetol Monogr*. 1991;4:1-29.

Gomiero LM, Braga FMS. Feeding habits and the ichthyofauna in a protected area in the state of São Paulo, southeastern Brazil. *Biota Neotrop*. 2008;8:41-47.

Greene HW. Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. *Am Zool*. 1983;23:431-441.

Greene HW. Natural history and evolutionary biology. In: Feder ME, Lauder GV, editors. Predator-prey relationships. Perspectives and approaches from the study of lower vertebrates. Chicago: University of Chicago Press; 1986. p. 99-108.

Greene HW. Ecological, evolutionary and conservational implications of feeding biology of Old World cat snakes, genus *Boiga* (Colubridae). *Proc California Acad Sci*. 1989;46:193-207.

Greene HW. Systematics and natural history, foundations for understanding and conserving biodiversity. *Am Zool*. 1994;34:48-56.

Greene HW. Snakes: the evolution of mystery in nature. Berkeley: University of California Press; 1997. 351 p.

Greene HW. Organisms in nature as a central focus for biology. Trends Ecol Evol. 2005;20:23-27.

Greene HW, Losos JB. Systematics, natural history, and conservation. BioScience. 1988;38:458-462.

Hailey A, Davies PMC. Diet and foraging behaviour of *Natrix maura*. Herpetol J. 1986a;1:53-61.

Hailey A, Davies PMC. Selection of prey from groups: water snakes and fish. Herpetol J. 1986b;1:71-77.

Hartmann PA, Marques OAV. Diet and habitat use of two sympatric species of *Philodryas* (Colubridae), in South Brazil. Amphib-Reptil. 2005;26:25-31.

Hoge AR. Notes on *Ligophis* Fitzinger, revalidation of two subspecies. Mem Inst Butantan. 1952;24:245-268.

Hoge AR, Nina ACM. Serpentes coletadas pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Mem Inst Butantan. 1964;30:71-96.

Hoge AR, Alma S, Romano RWL. Description of a new subsp. of *Oxyhropus* Wagler (Serpentes: Colubridae). Mem Inst Butantan. 1976-1977; 40/41:55-62.

INMET 2009. Normas climatológicas. [homepage on the Internet]. Brasília: INMET. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/html/clima.php?Ink=/html/clima/mapas> [2009 Aug 17].

Jayne BC. Swimming in constricting (*Elaphe g. guttata*) and nonconstricting (*Nerodia fasciata pictiventris*) colubrids snakes. Copeia. 1985;1985:195-208.

Jayne BC, Ward TJ, Voris HK. Morphology, reproduction and diet of the marine homalopsine snake *Bitia hydroides* in peninsular Malaysia. Copeia. 1995;1985:800-808.

Ji X, Wang ZW. Geographic variation in reproductive traits and trade-offs between size and number of eggs of the Chinese cobra (*Naja atra*). *Biol J Linn Soc.* 2005;85:27-40.

King RB. Sexual dimorphism in snake tail length: sexual selection, natural selection, or morphological constraint? *Biol J Linn Soc.* 1989;38:133-154.

Langeani F, Castro RMC, Oyakawa OT, Shibatta AO, Pavanelli CS, Casatti L. Diversidade da Ictiofauna do alto rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotrop.* 2007;7:181-197.

Lee MSY, Shine R. Reptilian viviparity and Dollo's law. *Evolution.* 1998;52:1441-1450.

Lira-da-Silva RM, Casais-e-Silva LL, Queiroz IB, Nunes TB. Contribuição à biologia de serpentes da Bahia, Brasil. I. Vivíparas. *Rev Bras Zool.* 1994;11:187-193.

Lowe-McConnell RH. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. São Paulo: Edusp; 1999. 366 p.

Luiselli L, Capizzi D, Filippi E, Anibaldi C, Rugiero L, Capula M. Comparative diets of three populations of an aquatic snake (*Natrix tessellata*, Colubridae) from Mediterranean streams with different hydric regimes. *Copeia.* 2007;2007:426-435.

Maddison WP, Maddison DR. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis Version 2.0. [Software]. Boston; 2007.

Madsen T, Shine R. Rain, fish and snakes: climatically-driven population dynamics of arafura filesnakes in tropical Australia. *Oecologia.* 2000;124:208-215.

Marques OAV. Dieta e comportamento alimentar de *Erythrolamprus aesculapii*, uma serpente ofiófaga. *Rev Bras Biol.* 1994;54:253-259.

Marques OAV. Biologia reprodutiva de *Erythrolamprus aesculapii* Linnaeus (Colubridae), no Sudeste do Brasil. *Rev Bras Zool.* 1996a;13:747-753.

Marques OAV. Reproduction, seasonal activity and growth of the coral snake, *Micrurus corallinus* (Elapidae), in the southeastern Atlantic forest in Brazil. *Amphib-Reptil.* 1996b;17:277-285.

Marques OAV, Muriel AP. Reproductive biology and food habits of the Swamp Racer Snake *Mastigodryas bifossatus* (Amaral, 1934) (Colubridae), from eastern South America. *Herpetol J.* 2007;17:104-109.

Marques OAV, Puerto G. Dieta e comportamento alimentar de *Erythrolamprus aesculapii*, uma serpente ofiófaga. *Rev Bras Biol.* 1994;54:253-259.

Marques OAV, Sazima I. História natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins. In: Marques OAV, Duleba W, editors. Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna. Ribeirão Preto: Holos; 2004. p. 257-277.

Marques OAV, Souza VC. Nota sobre a atividade alimentar de *Liophis miliaris* no ambiente marinho (Serpentes, Colubridae). *Rev Bras Biol.* 1993;53:645-648.

Marques OAV, Eterovic A, Sazima I. Serpentes da Mata Atlântica. Guia ilustrado para a Serra do Mar. Ribeirão Preto: Holos; 2001. 184 p.

Marques OAV, Eterovic A, Strüssmann C, Sazima I. Serpentes do Pantanal. Guia ilustrado. Ribeirão Preto: Holos; 2005. 179 p.

Marques OAV, Sawaya RJ, Stender-Oliveira F, Franca FGR. Ecology of the Colubridae snake *Pseudablabes agassizii* in south-eastern South America. *Herpetol J.* 2006;16:17-35.

Martins EP, Garland T. Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: a simulation study. *Evolution.* 1991;45:534-557.

Martins M. Defensive tactics in lizards and snakes: the potential contribution of the neotropical fauna. In: Anais do XIV Encontro Anual de Etologia. Uberlândia, Sociedade Brasileira de Etologia; 1996. p. 185-199.

Martins M, Oliveira ME. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. *Herpetol Nat Hist.* 1999;6:78-150.

Martins M, Marques OAV, Sazima I. Ecological and phylogenetics correlates of feeding habits in neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*. In: Schuett GW, Hoggren M, Douglas ME, editors. *Biology of the Vipers*. Utah: Eagle Mountain Publishing; 2002. p. 307-328.

Martins M, Araújo MS, Sawaya RJ, Nunes R. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). *J Zool Lond*. 2001;254:529-538.

Midford PE, Garland T, Maddison WP. PDAP: PDTREE Package for Mesquite Version 1.0. [Software] Boston; 2002.

Mole RR. The Trinidad snakes. *Proc Zool Soc London*. 1924;235-278.

Montag LFA, Freitas TMS, Wosiacki WB, Barthem RB. Os peixes da floresta Nacional de Caxiuanã (municípios de Melgaço e Portel, Pará - Brasil). *Bol Mus Para Emílio Goeldi*. 2008;3:11-34.

Moura-Leite JC. Sistemática e filogenia da tribo Xenodontini Bonaparte, 1845 (Serpentes, Colubridae) [Tese (Doutorado em Ciências)]. Curitiba: Universidade Federal do Paraná; 2001.

Mushinsky HR. Foraging ecology. In: Seigel RA, Collins JT, Novak SS, editors. *Snakes: ecology and evolutionary biology*. New York: MacMillan Publ Co.; 1987. p. 302-334.

Nunes PMS. Filogenia da tribo Hydropsini baseada em caracteres morfológicos (Serpentes: Xenodontinae) [Dissertação (Mestrado em Ciências)]. São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo; 2006.

Oliveira JL, Borges M, Marques OAV. *Gomesophis brasiliensis* (NCN). Reproduction and diet. *Herpetol Rev*. 2003;34:251-252.

Oyakawa OT, Akama A, Mautari KC, Nolasco JC. Peixes de riachos da Mata Atlântica. São Paulo: Biotrópica; 2006. 201 p.

Parker WS, Plummer MV. Population ecology. In: Seigel RA, Collins JT, Novak SS, editors. *Snakes: ecology and evolutionary biology*. New York: MacMillan Publ Co.; 1987. p. 253-301.

Peters JA, Orejas-Miranda B. Catalogue of the Neotropical Squamata: part I. Snakes. *Bull US Nat Mus*. 1970;297:1-347.

Pianka ER. The structure of lizard communities. *Annu Rev Ecol Syst*. 1973;4:53-74.

Pinou T, Vicario S, Marschner M, Caccone A. Relict snakes of North America and their relationships within Caenophidia, using likelihood-based Bayesian methods on mitochondrial sequences. *Mol Phyl Evol.* 2004;32:563-574.

Pizzatto L. Reprodução de *Liophis miliaris* (Serpentes: Colubridae) no Brasil: influência histórica e variações geográficas [Dissertação (Mestrado em Ciências)]. São Paulo: Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas; 2003.

Pizzatto L. Body size, reproductive biology and abundance of the rare Pseudoboini snakes, genus *Clelia* and *Boiruna* (Serpentes, Colubridae) in Brazil. *Phyllomedusa.* 2005;4:111-122.

Pizzatto L, Marques OAV. Reproductive biology of the false coral snake *Oxyrhopus guibei* (Colubridae) from southeastern Brazil. *Amphib-Reptil.* 2002;23:495-504.

Pizzatto L, Marques OAV. Interpopulational variation in reproductive cycles and activity of the water snake *Liophis miliaris* (Colubridae) in Brazil. *Herpetol J.* 2006;16:353-362.

Pizzatto L, Marques OAV. Reproductive ecology of Boinae snakes with emphasis on brazilian species and comparison to Pythons. *South Am J Herpetol.* 2007;2:107-122.

Pizzatto L, Almeida-Santos SM, Marques OAV. Biologia reprodutiva de serpentes brasileiras. In: Nascimento LB, Oliveira ME, editors. *Herpetologia no Brasil II*. Belo Horizonte: Sociedade Brasileira de Herpetologia; 2007. p. 201-221.

Pizzatto L, Almeida-Santos SM, Shine R. Life-history adaptations to arboreality in snakes. *Ecology.* 2007;88:359-366.

Pizzatto L, Jordão R, Marques OAV. Overview of reproductive strategies in Xenodontini (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae) with new data for *Xenodon neuwiedii* and *Waglerophis merremii*. *J Herpetol.* 2008;42:153-162.

Pizzatto L, Cantor M, Oliveira JL, Marques OAV, Capovilla V, Martins M. Reproductive ecology of dipsadine snakes, with emphasis on South American species. *Herpetologica.* 2008;64:168-179.

Polly PD, Head JJ, Cohn JJ. Testing modularity and dissociation: the evolution of regional proportions in snakes. In: Zelditch ML, editor. *Beyond Heterochrony: The Evolution of Development*. New York: Wiley-Liss Inc; 2001. p. 305-335.



Pombal JP, Gordo M. Anfíbios anuros da Juréia. In: Marques OAV, Duleba W, editors. Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna. Ribeirão Preto: Holos; 2004. p. 243-256.

Pough FH, Groves JD. Specialization of the body form and food habits of snakes. *Am Zool*. 1983;23:443-454.

Qualls CP, Shine R, Donnellan S, Hutchinson M. The evolution of viviparity within the Australian scincid lizard *Lerista bougainvilli*. *J Zool Lond*. 1995;237:13-26.

Reinert HK. Habitat selection in snakes. In: Seigel RA, Collins JT, editors. *Snakes: Ecology and Behavior*. New York: McGraw-Hill; 1993. p. 201-240.

Ribas CMH. Ecologia reprodutiva e dimorfismo sexual de *Phalotris mertensi* (Serpentes: Colubridae) [trabalho de conclusão de curso (Graduação em Ciências Biológicas)]. São Paulo: Universidade Metodista de São Paulo; 2006.

Rodrigues-Robles JA, Greene HW. Food habits of the long-nosed snake (*Rhinocheilus lecontei*), a “specialist” predator? *J Zool Lond*. 1999;248:489-499.

Rossman DA. Miscellaneous notes on the South American water snake genus *Helicops*. *Hiss News-Journal*. 1973;1:189-191.

Rossman DA. Revision of the South American colubrid snakes of the *Helicops pastazae* complex. *Occas Pap Mus Zool Louisiana State Univ*. 1976;50:1-15.

Rossman DA. *Helicops angulatus* (South American water snake). Reproduction. *Herpetol Rev*. 1984;15:50.

Rossman DA, Abe AS. Comments on the taxonomic status of *Helicops yacu* (Serpentes: Colubridae). *Proc Louisiana Acad Scienc*. 1979;42:7-9.

Rossman DA, Dixon JR. A new colubrid snake of the genus *Helicops* from Peru. *Herpetologica*. 1975;31:412-414.

Sabino J, Silva CPD. História natural de peixes da Estação Ecológica Juréia-Itatins. In: Marques OAV, Duleba W, editors. Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna. Ribeirão Preto: Holos; 2004. p. 230-242.

Saint Girons H. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica*. 1982;38:5-16.

Santos-Jr, AP, Ribeiro FRV. Dimorfismo sexual em uma prole da cobra-d'água *Helicops polylepis* Gunter, 1861 (Serpentes: Colubridae) do oeste do Estado do Pará, Brasil, com comentários sobre o período reprodutivo. *Comun Mus Ciênc Tecnol PUCRS*. 2005;18:67-71.

Savitzky AH. Coadapted character complexes among snakes: fossoriality, piscivory, and durophagy. *Am Zool*. 1983;23:397-409.

Sawaya RJ, Marques OAV, Martins M. Composição e história natural das serpentes de Cerrado de Itirapina, São Paulo, Sudeste do Brasil. *Biota Neotrop*. 2008;8:127-149.

Sazima I. Natural history of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil. In: Campbell JA, Broodie Jr ED, editors. *Biology of the Pitvipers*. Tyler: Selva; 1992. p. 199-216.

Sazima I, Abe AS. Habits of five Brazilian snakes with coral-snake pattern, including a summary of defensive tactics. *Stud Neotrop Fauna Environ*. 1991;26:159-164.

Sazima I, Haddad CFB. Répteis da Serra do Japi: notas sobre a história natural. In: Morellato LP, editor. *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. Campinas: Fapesp; 1991. p. 212-237.

Sazima I, Martins M. Presas grandes e serpentes jovens: quando os olhos são maiores que a boca. *Mem Inst Butantan*. 1990;52:73-79.

Sazima I, Strüssmann C. Necrofagia em serpentes brasileiras: exemplos e previsões. *Rev Bras Biol*. 1990;50:463-468.

Scartozzoni RR. Morfologia de serpentes aquáticas neotropicais: um estudo comparativo [Dissertação (Mestrado em Ecologia)]. São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo; 2005.

Scartozzoni RR, Almeida-Santos SM. *Helicops leopardinus* (Water snake): reproduction. *Herpetol Bull*. 2006;97:39-40.

Scartozzoni RR, Marques OAV. Sexual dimorphism, reproductive cycle, and fecundity of the

water snake *Ptychophis flavovirgatus* (Serpentes, Colubridae). *Phyllomedusa*. 2004;3:69-71.

Scartozzoni RR, Molina FB. Comportamento alimentar de *Boa constrictor*, *Epicrates cenchria* e *Corallus hotulanus* (Serpentes: Boidae) em cativeiro. *Rev Etol*. 2004;6:25-31.

Scartozzoni RR, Salomão MG, Almeida-Santos SM. Natural history of the vine snake *Oxybelis fulgidus* (Serpentes, Colubridae) from Brazil. *South Am J Herpetol*. 2009;4:81-89.

Schargel WE, Fuenmayor GR, Barros TR, Péfaur JE, Navarrete LF. A new aquatic snake (Colubridae, *Pseudoeryx*) from the Lake Maracaibo Basin, northwestern Venezuela: a relict of the past course of the Orinoco River. *Herpetologica*. 2007;63:236-244.

Schuett GW. Is long-term sperm storage an important component of the reproductive biology of temperate pit vipers? In: Campbell JA, Brodie ED, editors. *Biology of the pit vipers*. Tyler: Selva; 1992. p. 169-184.

Scrocchi GJ, Ferreira VL, Giraudo AR, Ávila RW, Motte M. A new species of *Hydrops* (Serpentes: Colubridae, Hydropsini) from Argentina, Brazil and Paraguay. *Herpetologica*. 2005;61:468-477.

Seigel RA, Fitch HS. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia*. 1984;61:293-301.

Seigel RA, Ford NB. Reproductive ecology. In: Seigel RA, Collins JT, Novak SS, editors. *Snakes: ecology and evolutionary biology*. New York: MacMillan Publ Co.; 1987. p. 210-252.

Seigel RA, Huggins MM, Ford NB. Reduction in locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes. *Oecologia*. 1987;73:481-485.

Shetty S, Shine R. Sexual divergence in diets and morphology in Fijian sea snakes, *Laticauda colubrina* (Laticaudidae). *Austral Ecol*. 2002;27:77-84.

Shine R. Reproduction in Australian elapid snakes II – Female reproductive cycles. *Aust J Zool*. 1977a;25:655-666.

Shine R. Reproduction in Australian elapid snakes I – Testicular cycles and matting seasons. *Aust J Zool*. 1977b;25:647-653.

Shine R. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia*. 1978;33:269-278.

Shine R. "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia*. 1980;46:92-100.

Shine R. Reptilian reproductive modes: the oviparity-viviparity continuum. *Herpetologica*. 1983;39:1-8.

Shine R. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. In: Gans C, Billett F, editors. *Biology of the Reptilia*. Development B. New York: John Wiley & Sons; 1985. Vol 15. p. 605-94.

Shine R. Ecology of a low-energy specialist: food habits and reproductive biology of the arafura filesnake (*Acrochordidae*). *Copeia*. 1986a;1986:424-437.

Shine R. Sexual differences in morphology and niche utilization in an aquatic snake, *Acrochordus arafurae*. *Oecologia*. 1986b;69:260-267.

Shine R. Constraints on reproductive investment: a comparison between aquatic and terrestrial snakes. *Evolution*. 1988;42:17-27.

Shine R. *Australian snakes: a natural history*. Ithaca: Cornell University Press; 1991a. 224 p.

Shine R. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *Am Nat*. 1991b;138:103-122.

Shine R. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution*. 1992;46:828-833.

Shine R. Sexual dimorphism in snakes. In: Seigel RA, Collins JT, editors. *Snakes. Ecology and behaviour*. New York: McGraw-Hill and Company; 1993. p. 49-86.

Shine R. Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*. 1994a;1994:326-346.

Shine R. Allometric patterns in the ecology of Australian snakes. *Copeia*. 1994b;1994:851-864.

Shine R. Reproductive strategies in snakes. *Proc R Soc Lond B*. 2003;270:995-1004.

Shine R, Brown GP. Adapting to the unpredictable: reproductive biology of vertebrates in the Australian wet-dry tropics. *Phil Trans R Soc B*. 2008;363:363-373.

Shine R, Bull JJ. The evolution of live-bearing in lizards and snakes. *Am Nat*. 1979;113:905-923.

Shine R, Thompson MB. Did embryonic responses to incubation conditions drive the evolution of reproductive modes in Squamata reptiles. *Herpetol Monogr*. 2006;20:159-171.

Shine R, Olsson MM, Moore IT, LeMaster MP, Mason, RT. Why do male snakes have longer tails than females? *Proc R Soc Lond B*. 1999;266:2147-2151.

Smith SA, Shine R. Intraspecific variation in reproductive mode within the scincid lizard *Saiphos equalis*. *Aust J Zool*. 1997;45:435-445.

Simpson EH. Measurement of diversity. *Nature*. 1949;163:688.

Starace F. Guide des serpents et amphibènes de Guyane. Matoury: Ibis Rouge Editions; 1998. 449 p.

StatSoft. Statistica for Windows Version 7. [Software]. Tulsa; 2004.

Strüssmann C, Sazima I. The snake assemblage of the Pantanal at Poconé, western Brazil: faunal composition and ecological summary. *Stud Neotrop Fauna Environ*. 1993;28:157-168.

Tinkle DW, Gibbons JW. The distribution and evolution of viviparity in Reptiles. *Misc Publ Mus Zool Univ Michigan*. 1977;154:1-55.

Vidal N, Kindl SG, Wong A, Hedges SB. Phylogenetic relationships of Xenodontinae snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. *Mol Phyl Evol*. 2002;14: 389-402.

Vincent SE, Herrel A, Irschick DJ. Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *J Zool Lond*. 2004;264:53-59.

Vincent SE, Shine R, Brown GP. Does foraging mode influence sensory modalities for prey detection in male and female filesnakes, *Acrochordus arafurae*? *Anim Behav.* 2005;70:715-721.

Vinegar A. Evolutionary implications of temperature induced anomalies of development in snake embryos. *Herpetologica.* 1974;30:72-74.

Vitt L. Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *Am Nat.* 1981;117:506-514.

Vitt L. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. *Herpetologica.* 1983;39:52-66.

Vitt L. Ecological observations on the tropical colubrid snake *Leptodeira annulata*. *Herp Nat Hist.* 1996;4:69-76.

Vitt L, Price HJ. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica.* 1982;38:237-255.

Vitt LJ, Vangilder LD. Ecology of snake community in the northeastern Brazil. *Amphib-Reptil.* 1983;4:273-296.

Vitt L, Magnusson WE, Pires TCA, Lima AP. Guia de lagartos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central. Manaus: INPA, CNPq, PPBIO/MCT; 2008. 176 p.

Volsøe H. Seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spolia Zool Mus Hauniensis.* 1944;5:1-157.

Voris HK, Moffett MW. Size and proportion relationship between the beaked sea snake and its prey. *Biotropica.* 1981;13:15-19.

Yuki RN, Lema T. Análise comparativa entre as cobras d'água meridionais (*Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) e *Helicops infrataeniatus* Jan 1865), com a descrição do crânio e hemipênis (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). *Comun Mus Ciênc Tecnol PUCRS.* 2005;18:85-128.

Zaher H. Hemipenial Morphology of the South American Xenodontinae snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of Colubroid hemipenis. *Bull Am Mus Nat Hist.* 1999;240:1-168.

Zaher H, Grazziotin FG, Cadle JE, Murphy RW, Moura-Leite JC, Bonatto SL. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and description of new taxa. *Pap Avul Zool.* 2009;49:115-153.

Zar JH. *Biostatistical Analysis*. 4<sup>th</sup> ed. New Jersey: Prentice-Hall International; 1999. 718 p.

**APÊNDICE A** - Exemplares dos Hydropsini analisados. \* = espécimes que tiveram dados cedidos por outros pesquisadores.

*Hydrops martii*. **AMAZONAS**: Manaus, IB 32832, MPEG 16417-16420, MZUSP 3714; Marãã, MPEG 16775; Novo Airão, IMTM 3894; Santa Isabel do Rio Negro, INPA, 12624; Sem localidade, INPA 12031, 12977, MZUSP 5368, 7970. **PARÁ**: Belém, MPEG 18893; Benevides, MPEG 8618; Capitão Poço, MPEG 774, 775, 777, 1009, 1241, 1247, 1607, 1609, 2120, 2122, 2123, 2125, 2127, 2129, 2152, 2153, 2891, 4170, 4173, 4183, 4902, 4903, 4908-4910, 4912, 4914-4916, 4919-4924, 4970, 4974, 4977, 4979, 4982, 6042, 6052, 6056, 6063, 6064, 6078, 7189, 7199, 7212, 7217, 7251, 7255-7257, 7259, 7263, 7278, 8125, 8129, 8130, 8232, 8135, 8137, 8142, 8144, 8150, 8733, 8747, 8758, 9612, 9617, 10428, 10432, 10434, 10439, 10444, 10446, 10469, 10471, 10474, 10475, 10477, 10480-10482, 10523, 10603, 10605, 10606, 10608, 10611, 10613, 10617, 10618, 10621-10624, 10626, 11028, 11053, 12172-12174, 12962-12978, 13047-13059, 13315, 14068-14070; Castanhal, MPEG 970, 971, 2698-2702, 2707, 4018, 4751, 5742, 6929, 10524, 10526, 10527, 11800; São Domingos do Capim, MPEG 15500; Tomé-Açu, IB 14828; Viseu, MPEG 12327, 13240; Sem localidade, MPEG 2766, 12610, 13353, 16696, 16697, MZUSP 5136, 3827. **RORAIMA**: Boa Vista, MZUSP 10121, 10717; Sem localidade, MZUSP 6979, 7454.

*Hydrops triangularis*. **AMAZONAS**: Manaus, IB 32831, MZUSP 7679, 7834; Tefé, MZUSP 8375; Sem localidade, IB 15034, MZUSP 5478, 8432. **MARANHÃO**: Arari, MPEG 13848, 13845, 13847, 14619, 14842; Itinga do Maranhão, MPEG 1121; Santa Luzia do Paruá, MPEG 11187, 12021, 13660, 13662, 14246, 14358; Urbano Santos; MPEG 20558. **PARÁ**: Ananindeua, MPEG 16704; Augusto Corrêa, MPEG 6650, 8994, 9920, 9999, 11632, 12455, 12456, 13070; Belém, MPEG 203, 1096, 2593, 15150, 15440, 18678, 18736, 19674, 19675; Bragança, MPEG 1949, 1950, 2228, 2230, 2453, 2454, 2456, 2458, 2461, 2463, 2465, 2466, 3621, 4386, 6239, 6252, 8334, 9959, 9971, 11355, 11356, 11358, 11407, 13003, 13005, 13017, 13032, 13033, 17779; Capitão Poço, MPEG 773, 776, 8825, 9625, 9627, 10472, 12985; Castanhal, 1173, 1178, 2706, 2708, 4023, 9448; Colares, MPEG 18937; Curianópolis, MPEG 20746; Dom Eliseu, MPEG 12135; Gurupá, MPEG 15158; Igarapé-Açu, MPEG 906, 908; Maracanã, MPEG 1887, 2108, 2415; Melgaço, MPEG 19431; Ourém, MPEG 4241, 4245, 4999, 7047; Palestina do Pará, MPEG 12752; Peixe-Boi, MPEG 683, 1082, 1394-1397, 1401-1405, 1821-1827; Salinópolis, MPEG 19711; Santo Antônio do Tauá, MPEG 19710; São Domingos do Capim, MPEG 15507; Tomé-Açu, IB 14829; Vigia, MPEG 4613, 7532; Viseu, MPEG 1294, 1297, 1316, 1354, 2280, 2352, 2528, 2535, 2949-2955, 2957, 2959, 2962, 2963, 2965, 2989, 3139, 3140, 3579, 3580, 4264, 4273, 4278, 4331, 4423, 5170, 5222, 5240, 5263, 5265, 5284, 6376, 6417, 6612, 6616, 7314, 7410, 7412, 7442, 7633, 7726, 8191, 8923, 8926, 9750, 9753, 9824, 9842, 9852, 9902, 10296, 10342, 10840, 11266, 11269, 11505-11507, 11509-11514, 11516-11519, 11521, 11522, 11524, 11526, 11527, 11529, 11532-11534, 11536, 11537, 11542, 11544, 12869, 12874, 12875, 12877, 13143, 13146, 13196, 13201, 13212, 13213, 13216, 13221, 13799, 13800, 13808, 13815, 13834, 13840, 13847, 13853, 14024, 14028, 14121, 14372-14374, 14448, 14452, 14903, 14905, 15141, 15274, 15394, 15924-15926, 15977, 16259, 16292, 16298; Sem localidade, IB 3027, 14939, MPEG 1097, 1382, 4241, 9417, 10293, 10294, 10299, 10300, 10338, 10340, 10341, 10716, 11164, 12254, 12270, 12651, 12654, 12657, 13295, 13325, 13326, 13332-13335, 13703, 14996, 15308, 15310, MZUSP 3791, 4220, 4281, 9054. **RONDÔNIA**: Sem localidade, MZUSP 8780.



*Pseudoeryx plicatilis*. **ACRE**: Porto Walter, MZUSP 7369; Sem localidade, IB 28062. **AMAPÁ**: Macapá, IB 24784, 24785, 26276; Mazagão, MPEG 91; Sem localidade, MZUSP 8095. **AMAZONAS**: Benjamin Constant, MZUSP 7200; Juruá, INPA 17233; Tabatinga, IB 42619; Sem localidade, IB 20310. **MARANHÃO**: Arari, MPEG 13549, 14330, 15616; Santa Luzia do Paruá, MPEG 10267, 12812, 14354, 14639, 15271. **MATO GROSSO**: Alta Floresta, IB 41329; Poconé, UFMT 38, 1769, 1772, 2009; Sem localidade, IB 4783. **MATO GROSSO DO SUL**: Corumbá, CEUCH 160, 2095, UFMT 1398, 1402; Ladário, CEUCH 24, 25, 130, 457. **PARÁ**: Augusto Corrêa, MPEG 1796, 6689, 9944, 11642; Belém, IB 5090, MPEG 297, 10172, 16626, 16699, 17677, 17687, 18530, 18559, 18605; Bragança, MPEG 1947, 2250, 2481, 2993, 2995, 3622, 5070, 7836, 8287, 8300, 11412; Capanema, MPEG 17296, 17672; Capitão Poço, MPEG 6083, 7262, 9614, 9620, 9686, 10459, 10460, 10493, 10501, 10631, 10640, 12164; Castanhal, MPEG 451, 1170, 2023, 4750, 8585, 10190; Igarapé-Açu, MPEG 865, 866; Maracanã, MPEG 2858; Melgaço, MPEG 19731, 20062; Monte Alegre, IB 40502; Peixe-Boi, MPEG 1383, 1828, 19351; Santarém, LPHA 1128-1174\*, 1178\*, 1204\*; Santarém Novo, MPEG 4798; Vigia, MPEG 6903, 9285, 9304, 9306, 10558; Viseu, MPEG 1730, 2264, 4440, 7308, 10035, 10889, 11279, 12565, 15942, 15984, 16285, 16309; Sem localidade, IB 14871, 17638-17640, 17998-18005, MZUSP 4245, 4812. **RORAIMA**: Boa Vista, MZUSP 9769. Sem localidade, IB 68261, 68262.

*Helicops hagmanni*. **AMAZONAS**: Borba, MNRJ 1560; Barcelos, MNRJ 10127; Juruá, INPA 15951; Manaus, IMTM 1716; Novo Airão, IMTM 2653; Tefé, IMTM 2111. **PARÁ**: Acará, MPEG 9411, 10928, 10929; Augusto Corrêa, MPEG 5337, 6501, 9098, 9916, 10763, 11635, 12471; Barcarena, MPEG 20655; Belém, MPEG 605, 19679; Bragança, MPEG 2214, 2436, 2438, 2443, 2445, 2468, 5072, 5771, 6232, 6264, 6268, 8296, 8345, 8383, 8388, 11210, 12371; Capitão Poço, MPEG 1244, 2144, 2145, 2147, 2154, 4161, 4196, 4935, 4938, 7183, 7190, 7209, 7210, 7221, 7258, 7264, 7272, 8097, 8102, 8104, 8105, 8109, 8110, 8746, 8749, 8751, 8753, 8755, 8803, 8820, 9626, 9632, 9654-9657, 9660, 9662, 9664, 9665, 10453, 10488, 10491, 10629, 10637, 10642, 13044, 13045; Castanhal, MPEG 463, 520, 541, 979, 988, 1177, 1179, 1181, 1466, 1998, 1999, 2007, 2146, 2682, 2683, 2714, 2717, 4734, 4737, 4738, 4740, 4741, 4747, 5114, 5726, 5732, 5739, 6853, 6923, 6936, 8581, 8791, 10507-10509, 10511, 10516, 10517; Curuçá, MPEG 4889, 4893, 7605; Dom Eliseu, MPEG 12141, 13379, 13415; Maracanã, MPEG 2089, 2093, 2397, 2837, 3385, 4111, 4849, 4857, 5790, 5793, 5808; Melgaço, MPEG 19312, 20301; Moju, MPEG 13298, 13338, 13341, 13342; Ourém, MPEG 1640, 4221, 4997, 6143, 7008, 7020, 7024; Peixe Boi, MPEG 672, 675, 1820, 18438; Santarém, MPEG 18791; Santarém Novo, MPEG 3462, 3464, 4784, 7053, 7059, 7060; Santo Antônio do Tauá, MPEG 1138, 6972; São Domingos do Capim, 14480, 14481, 16331; Vigia, MPEG 4665, 5647, 6779; Viseu, MPEG 5259, 8874, 11466; Sem localidade, MPEG 1273, 12613, 12614, 13344-13346, 13348, 13350-13352, 14290, 15109, 15513, 15515, 17300, 19511.

*Helicops trivittatus*. **GOIÁS**: Sem localidade, IB 12012. **MATO GROSSO**: Vale de São Domingos, IB 12830; Sem localidade, IB 24528, MZUSP 3815, 5506. **PARÁ**: Belém, MPEG 318, 323, 1223-1228, 1230, 1232, 1234-1236, 18514-18516, MZUSP 3606; Cachoeira do Arari, MPEG 645; Capanema, MPEG 17640, 17643, 17645, 17646, 17648-17653, 17655; Moju, MPEG 13295, 13296, 13327, 13329, 13335; Palestina do Pará, MPEG 12948, 15545, 15546; Sem localidade, IB 2192, 17650-17653, MPEG 8665, MZUSP 3794. **TOCANTINS**: Lageado, IB 66205; Palmas, IB 66465, MZUSP 14299, 14303; Porto Nacional, IB 66243, 66380.

*Helicops carinicaudus*. **ESPÍRITO SANTO**: Anchieta, MBML 871; Conceição da Barra, MBML 1837; Guarapari, MBML 549, 2008, 2161, 2163, 2166; Linhares, MBML 728; São Domingos do Norte, IB 25314, 25582, 25583, 25588; Serra, MBML 651-663. **PARANÁ**: Paranaguá, IB 22023. **RIO DE JANEIRO**: Barra do Pirai, MNRJ 7069; Duque de Caxias, MBML 1836, MNRJ 6335; Macaé, IB 22791; Marica, MNRJ 8781; Nova Iguaçu, MNRJ 7263, 7662; Paracambi, IB 48661; Rio de Janeiro, IB 19757, 46227, 53144, MNRJ 6457, 7837, 10800, 10973, 14006, 14082; São Francisco de Itabapoana, MBML 2091; Silva Jardim, MNRJ 13123; Tanguá, MNRJ 7788, 8151. **SANTA CATARINA**: Criciúma, IB 26219, 26221; Itajaí, IB 32881; Joinville, IB 31827. **SÃO PAULO**: Bananal, IB 3062; Bertiooga, IB 71455; Cananéia, IB 71154, 72329, 73799, MNRJ 13132, 13301; Guarujá, IB 43013, 45160, 64471, 67814, 68183, 68295, 73137, CVB 20192, 02 exemplares não tombados (CVB); Iguape, IB 1383, 1471, 7052, 7053, 42563, 42972, 57751, 57825, 58074, 62202, 62965, 64852, 70860, 71152, 71364, 71365, 71409, 71500, 71571, 71581, 71718, 71724, 72032, 72049, 72070, 72246, 72247, 72365-72369, 72670, 72671, 73118, 73335, 73692-73695, 73911, 73912; 04 exemplares recém-nascidos não tombados (IB); Itanhaém, IB 19653, 19938, 27821, 28035, 28110, 28422, 31135, 31704, 44509, 45845, 49630, 53948, 56125, 56405, 57583; Miracatu, ZUEC 2157; Mongaguá, CVB 89685, IB 18325, 29514, 29843, 32173, 46631-46633, 49226, 58821, 58826, 64915, 70877, 73464, 74034; Parquera-Açu, IB 34496, 40945, 56935, 57392; Peruíbe, IB 4437, 30657, 53818, 57950, 59517, 62663; Praia Grande, IB 28107, 30965, 32229, 32242, 34309, 34433, 40605, 44223, 68307; Registro, IB 17180, 17368, 31738, 31882; Santos, IB 32484, 34095, 66996, 69621, 70993; São Bernardo do Campo, IB 58875; São Paulo, CVB 89806, IB 57659, 66997; São Vicente, IB 800, 68118; Sem localidade, 07 exemplares não tombados (IB e CVB).

*Helicops modestus*. **MINAS GERAIS**: Arcos, IB 23681; Contagem, IB 71422, 71423; Extrema, IB 5622; Juiz de Fora, IB 21822; Machado, IB 22315. **SÃO PAULO**: Amparo, IB 7724, 66931, 68173, 70889; Araçoiaba da Serra, IB 6668; Arujá, CVB 26014, IB 56819, 59527; Atibaia, CVB 74579, IB 15548-15558, 15560, 21841, 23255, 23256, 70472, 72005, 72006, 72723, 23 exemplares recém-nascidos não tombados (IB); Barueri, CVB 69713, 75042, 78893, IB 6988, 12 exemplares recém-nascidos não tombados (IB); Bom Jesus dos Perdões, IB 68834; Cajamar, CVB 69675, 76882; Campinas, IB 15592-15596, 72803, 72804, 72809-72812, ZUEC 464, 1194, 1986, 1987, 1990-1992, 1994-1998, 2000, 2024, 2025, 2027-2029, 2168; Carapicuíba, CVB 74707, IB 26639; Conchas, IB 5502; Cotia, CVB 64541, 91908, 91909, 92238, IB 3279, 7528, 7685, 28764-28767, 29200, 72789, 72790; Diadema, CVB 26768, 58114, 69673; Elias Fausto, IB 379, 745-749, 751, 753-756; Embu, IB 68107; Embu-Guaçu, CVB 81381, 84169, 89264, 90468, IB 49050, 58133, 76508, 07 exemplares recém-nascidos não tombados (IB); Ferraz de Vasconcelos, CVB 73764; Francisco Morato, IB 58751, Guararema, IB 20847, 20849; Guarulhos, CVB 26021, 90469, 93635, IB 70314, ZUEC 73; Guatapará, IB 11583; Ibiúna, CVB 94979, IB 29093, 60707, 72036; Igaratá, IB 56363, 57287; Itapeçerica da Serra, IB 16797, 42191, 42192, 74016; Itapevi, CVB 51958, 93783, IB 68355, 70471; Itapira, IB 1498; Itaquaquecetuba, IB 18357-18359, 18360; Itatiba, IB 5695, 5700, 5702, 56130; Itu, IB 49396, 49397, 58752, 58753; Itupeva, 15 exemplares recém-nascidos não tombados (IB); Jaboticabal, IB 11319; Jacareí, 20 exemplares recém-nascidos não tombados (IB); Jaú, IB 7887; Jundiaí, IB 18392, 29445, 29474, 65084, 70470, 76355, ZUEC 116; Jujuitiba, IB 68128; Lagoinha, IB 74473; Limeira, IB 56931, 73359; Louveira, ZUEC 2669-2679; Mairinque, IB 58755, 58756, 71844, 71846-71854, 72038; Mauá, CVB 86652; Mogi das Cruzes, IB 67965; Mombuca, ZUEC 1846; Osasco, CVB 13905, 28763, 37174, 77585; Paraibuna, 14 exemplares recém-nascidos não tombados (IB); Pedreira, ZUEC 194; Pindamonhangaba, IB 16770-16772, 16774, 16775, 16778, 16779, 16781, 16895, 22122, 22123; Piratininga, IB 7502; Pitangueiras, IB 7547; Ribeirão Pires,

CVB 71825, 76847, 89187; Rio Grande da Serra, CVB 90282, 94258; Salto, IB 4519, 4522; Santa Isabel, IB 68335 + 12 recém-nascidos; Santana de Parnaíba, IB 66932, 67261, 73283; Santo André, CVB 72207, 72790; São Bernardo do Campo, CVB 22407, 77341, 93358; São Caetano do Sul, CVB 31297; São José do Barreiro, IB 73466; São Lourenço da Serra, IB 76377, 76521, 14 exemplares recém-nascidos não tombados (IB); São Paulo, CVB 6056, 6816, 7243, 7387, 7395, 7458, 8281, 8551, 8592, 8680, 8910, 10606, 10609, 10621, 10649, 10728, 10780, 10899, 11628, 11658, 12111, 12117, 13279, 13880, 13897, 14159, 14815, 15198, 15233, 15299, 15432, 15814, 20481, 20530, 23932, 25872, 26312, 26963, 27546, 27548, 28166, 29702, 30945, 31387, 31660, 33322, 37249, 51858, 52066, 52108, 52431, 52477, 52500, 53587, 69351, 74070, 76833, 77116, 77118, 77132, 78414, 79194, 80938, 81290, 87160, 87183, 87953, 90467, 91762, 92142, 92650, IB 1319, 1320, 7562, 11867, 18177, 18178, 22609, 28510, 30746-30755, 56255, 10 exemplares recém-nascidos não tombados (IB); São Roque, CVB 52216, 74471, UFMT 4315; São Simão, IB 8011; Serra Negra, IB 9465; Suzano, CVB 74814; Taubaté, IB 16521, 16525, 16528-16530, 16533-16537, 16550-16553, 16555, 16559, 16815, 16817, 16818, 16821-16823, 16826; Tremembé, CVB 30143; Vargem Grande Paulista, IB 430, 12557; Vinhedo, IB 73192; Sem localidade, CVB 1698, 2611, 2701, 3039, 3300, 3768, 7098, 31245, 31563, 43192, 49900, 59013, 87176, 93177, 97783, IB 265, 7130, 21490, 51975, 66089, 73828, 74217, 60 exemplares recém-nascidos não tombados (IB).

*Helicops infrataeniatus*. **MATO GROSSO DO SUL**: Anaurilândia, IB 59219, 59428, 59429, 59452-59461, 59682, 59683, 59712, 59721, 59738, 59758, 59803, 59813, 59814, 59818, 59820, 59823, 59825, 59840, 59841, 59853, 59855, 59859, 59860, 59863, 59864, 63023, 63024, 63032; Bataguassu, IB 26872; Bataiporã, IB 63943, 63945; Campo Grande, IB 9330-9332, 9342, 48983; Paranaíba, IB 46351; Porto Primavera, IB 59658, 59677, 63362; Sonora, UFMT 2299; Santa Rita do Pardo, IB 63789; Três Lagoas, IB 21645, 21646, 21905, 21980, 29299, 29324, 29345, 29346, 29367, 54986; Sem localidade, IB 22931, 68411, 68417-68419. **PARANÁ**: Araucária, IB 840; Balsa Nova, IB 5368, 6696, 13653, 13655, 23830; Campo Largo, IB 27405; Ponta Grossa, IB 57365-57368; Porecatu, IB 40527; São Jorge do Patrocínio, IB 58535; Sem localidade, IB 17125, 33625. **RIO GRANDE DO SUL**: Campo Bom, MCN 3441\*; Canoas, MCN 12334\*; Eldorado do Sul, MCN 8028\*; Gravataí, MCN 4103\*; Guaíba, MCN 2133\*, 2370\*, 2379\*; Porto Alegre, MCN 431\*, 433\*, 740\*, 2866\*, 2869\*, 2873\*, 3573\*, 6501\*, 6502\*, 6811\*, 8056\*, 8086\*; São Leopoldo, MCN 7402\*, 7404\*; Triunfo, MCP 12063\*; Viamão, MCN 111\*, 120\*, 1797\*, 9873\*, MCP 5468\*, 11116\*. **SÃO PAULO**: Araçatuba, IB 23647-23649, 25650, 31729, 31800, ZUEC 2760; Assis, IB 30767-30782; Avanhadava, IB 3071; Barretos, IB 30927, 34324; Birigui, IB 52187; Bocaina, IB 11119; Cândido Rodrigues, IB 8360; Catanduva, IB 29581, 29582, 55575, 58750, 75577; Chavantes, IB 56354; Coroados, IB 9966; Fernandópolis, IB 31904, 41537, 41545, 41625, 41765, 41915, 41932, 41988; Florínia, IB 26812; Ilha Solteira, IB 36249, 36974, 37131, 37660, 37856, 38185, 38282; Itai, IB 24297, 24298; Jaboticabal, IB 7244, 24670, 57286, 57295; Lins, IB 49071, 49073; Matão, IB 4722, 30248, 30262; Mirassol, IB 9752; Novo Horizonte, IB 22243; Ourinhos, IB 30875-30882; Parapuã, IB 27369; Pereira Barreto, IB 53934, 53935, 53950, 54010; Pindorama, IB 5061, RSNP 111; Pirangi, IB 75574; Presidente Epitácio, IB 63019, 63185, 63202, 63229-63233, 63306, 69631; Presidente Prudente, IB 31873, 32646; Promissão, IB 32882; Quintana, IB 23057; Santa Adélia, IB 7901; São José do Rio Preto, IB 40459, 46485-46488, 49524; União Paulista, RSNP 128; Valparaíso, IB 29002, 29037, 29046; Votuporanga, IB 28930, 29525-29537, 29608, 29609; Sem localidade, IB 6021, 26812, 26814-26838, 34310, RSNP 96, 05 exemplares não tombados (IB).

*Helicops leopardinus*. **ALAGOAS**: Mangabeiras, MZUSP 2885-2924; Quebrangulo, MZUSP 3247-3261. **BAHIA**: Castro Alves, IB 43483; Feira de Santana, UEFS 11, 184, 448, 684, 1203; Ibiraba, MZUSP 9589, 10038-10052; Itaeté, IB 66389; Jacobina, MZUSP 6453; Juazeiro, IB 74000, UEFS 1282, 1283, 1286, 1287; Salvador, MZUSP 2502, 2590, 2837, UEFS 1309; Sem localidade, IB 426, 2646, 3198, 3222, 3223, MZUSP 1319. **CEARÁ**: Fortaleza, IB 20024, 20242-20244, 20628, UFMT 154, 155, 167. **MATO GROSSO**: Barão de Melgaço, MNRJ 7643-7649; Cáceres, UFMT 998, 3962; Chapada dos Guimarães, IB 45976; Cuiabá, UFMT 1504, 2324; Poconé, MZUSP 8052, 8053, UFMT 14, 139, 303, 316, 317, 1672, 1773, 1774, 1794-1802, 4662, 4663-4667, 5726, ZUEC 1243; Santo Antonio do Lerverger, UFMT 1147; Sem localidade, IB 24530-24534, MNRJ 2945, MZUSP 5511, 5516, 7623, 7624. **MATO GROSSO DO SUL**: Aquidauana, IB 14521; Campo Grande, IB 44051, 45883; Corumbá, CEUCH 161, 584-589, 639-642, 928, IB 16948, 54847, 55514, UFMT 1190, 1256; Ladário, CEUCH 13-17, 28-33, 76, 78-84, 103\*, 104, 105\*, 106\*, 107, 108\*, 109-111\*, 113, 114\*, 115\*, 116-121, 122\*, 123, 124, 125\*, 126\*, 127-129, 152, 210, 211, 214, 222, 223, 227\*, 228, 229, 233, 238, 240, 241\*, 242, 243, 245, 247, 249, 251\*, 252\*, 253, 254\*, 255-258, 260, 262\*, 263, 264\*, 265\*, 266, 267\*, 268\*, 269-271, 272\*, 273, 274\*, 275\*, 280, 282, 283, 285, 292, 294, 295, 299\*, 300, 301\*, 302, 303, 304\*, 350\*, 356\*, 416\*, 417\*, 478\*, 479\*, 484\*, 489\*, 490\*, 500, 501\*, 502-510, 512-531, 545, 546\*, 547-552, 555, 557-580, 643-652, 653\*, 654, 655\*, 656\*, 657-665, 666\*, 667, 669-685, 687-698, 700-706, 708, 709, 711-721, 723-726. Miranda, IB 42791; Porto Esperança, IB 9529; Sem localidade, CEUCH 747, 786. **MINAS GERAIS**: Buritis, MZUSP 9491, 9492; João Pinheiro, MNRJ 11304, 15139-15148, 15358-15361; Manga, MNRJ 3999, 7265. **PARAÍBA**: São José das Piranhas, IB 9046, 9048, 9049. **PERNAMBUCO**: Floresta, ZUEC 623; Recife, IB 43546-43550. **RONDÔNIA**: Guajará-Mirim, INPA 999, 1008, 1009, 1027, 1032, 1033. **SERGIPE**: Aracaju, IB 51536; Santo Amaro das Brotas, MZUSP 2841, 6987, 6989.

*Helicops gomesi*. **MINAS GERAIS**: Prata, IB 56873, 62659. **SÃO PAULO**: Bocaina, IB 49726, 49729; Campinas, IB 15008, 15009; Cândido Mota, IB 6742, 27249; Cerquilha, IB 5730; Cosmópolis, IB 46846, ZUEC 499; Itapura, MZUSP 1391, 1398; Piracicaba, IB 7904, 8931, 8935, 9696, 9710, 9986, 17382; Pitangueiras, 11357, 11358, 11362, 31210; São Joaquim da Barra, MZUSP 14186, ZUEC 2886.

*Helicops angulatus*. **ACRE**: Marechal Thaumaturgo, ZUEC 1590. **AMAPÁ**: Serra do Navio, MNRJ 7261. **AMAZONAS**: Coari, IMTM 1305; Manaus, IMTM 1095, 1321, 1910, 2244, 2435, 2495, 2525, 2616, 2880, 3128, 3449, 3543, 3625, 3635, 3676, 3714, 3788; Presidente Figueiredo, IB 52307; Rio Preto da Eva, IMTM 2667; Sem localidade, IMTM 921. **BAHIA**: Itaeté, MZUSP 10795; Salvador, MZUSP 13374. **CEARÁ**: Juazeiro do Norte, IB 20158, 20161. **GOIÁS**: Aruanã, IB 45962; Jataí, IB 34387, 42605; Niquelândia, MNRJ 4944, 8417; Paraúna, IB 50288; Rio Verde, IB 13070, MZUSP 3839; Uruaçu, MNRJ 7501, 7502; Sem localidade, IB 9149, 12014, 43953, 46165, MNRJ 4868, 7324, MZUSP 11022, 11023. **MARANHÃO**: Açailândia, IB74191; Buritirana, IB21777; Santo Amaro do Maranhão, IB 75157; São Vicente Ferrer, IB 56915; Sem localidade, IB 20673. **MATO GROSSO**: Alta Floresta, MNRJ 9742; UFMT 5482, 5499; Apiacás, MZUSP 11163, 11164; Araputanga, UFMT 2808, 2810, 2811; Aripuanã, MZUSP 11135-11137, 11403-11408, UFMT 967, 981, 1738, 3041, 3042, 4213, 4232, 4248, 4885; Barra do Garças, IB 19951; Cáceres, MZUSP 1396, UFMT 929, 931; Campo Verde, IB 12015, UFMT 2181; Canarana, IB 62897; Chapada dos Guimarães, UFMT 516, 517, 1686, 1687; Claudia, MZUSP 11219-11225, 11245; Gaúcha do Norte, MZUSP 11264-11269; Guarantã do Norte, UFMT 4473, 5714; Jauru, UFMT 2806, 2809, 3000, 3023-3025, 3027; Juina, UFMT 4871; Juruena, 11304-11310; Lucas do Rio Verde, UFMT 1201, 1204; Nova Ubiratã, UFMT 5218; Rondonópolis, UFMT 2237; São José

do Rio Claro, MZUSP 11336, 11337, UFMT 5848; Vale de São Domingos, IB 12831, 12849-12851, 12854, 12874, 12875, UFMT 1793; Sem localidade, IB 24253, MZUSP 3819, 5388, 5389, 6376, 6377, 11384, 11831-11833; **PARÁ**: Ananindeua, MPEG 18942\*, 19830\*; Augusto Corrêa, MPEG 548\*, 651\*, 2355\*, 4592\*, 5333\*, 5334\*, 5347\*, 5352\*, 5353\*, 6455\*, 6489, 6675\*, 9088\*, 10003\*, 10731\*, 10741\*; Belém, IB 3118, 3150, 3151, 5081, 5084, 18501, 18502, MPEG 1517, 17313\*, 18557\*, 18758\*, 19594\*, 19718\*; Benevides, MPEG 8401, 20155\*; Bragança, MPEG 3007\*, 4400\*, 4410\*, 7861\*, 8329\*, 8331\*, 8332\*, 8361\*, 11335, 11386\*, 12998, 12999\*, 17311\*; Castanhal, MPEG 1536\*, 1537\*, 1551, 4038-4040\*, 4773\*, 7170\*, 8651\*, 10775\*, 10791\*, 12608\*; Conceição do Araguaia, IB 17573; Mãe do Rio, MPEG 18677\*; Marabá, MPEG 1781\*, 19367\*; Maracanã, MPEG 1582-1584\*, 1886\*, 2091\*, 2092\*, 2408, 2409, 2557\*, 2558\*, 2783\*, 2785\*, 2787\*, 2789\*, 2803\*, 3396\*, 3429, 4076\*, 4079\*, 4843, 4854\*, 5796; Ourém, MPEG 1262, 4220\*, 4993\*, 4996\*, 5007\*, 5010\*, 5011\*, 7000\*, 7025\*; Peixe-Boi, MPEG 673, 674, 1812, 1815; Santarém, MPEG 19052\*; Santarém Novo, MPEG 1842\*, 1843\*, 3244\*, 3463\*, 4139\*, 4140, 4148\*, 4150\*, 7054\*; São Miguel do Guamá, MPEG 20987\*, 20988\*, 21006\*, 21007\*; Soure, IB 14764; Tucuruí, IB 46912, 47031; Viseu, MPEG 1030, 1352, 2308\*, 3080\*, 3082, 3083, 3087\*, 3755, 4502\*, 6576\*, 8872\*, 8875\*, 8876\*, 10071\*, 10073\*, 10078\*, 13900\*, 13901\*, 13903\*, 13904\*, 14011\*, 14461\*, 15070\*, 15071\*, 15074\*, 15075\*, 15711\*, 15338\*, 15340\*, 15787\*, 15858\*, 16310\*; Sem localidade, IB 22725, MPEG 13347, 15340, ZUEC 664. **PARAÍBA**: Campina Grande, IB 51817; João Pessoa, MZUSP 8983, 8984; Mamanguape, MZUSP 3230-3232. **PIAUI**: Piripiri, MNRJ 11356. **RONDÔNIA**: Guajará-Mirim, INPA 1010. **TOCANTINS**: Araguacema, IB 12014; Guarai, MZUSP 12698; Parana, MZUSP 12067; Sem localidade, MZUSP 14187-14189, 14234, 14596, 15516.

*Helicops polylepis*. **ACRE**: Rio Branco, MPEG 20516; **AMAZONAS**: Barreirinha, MZUSP 5144; Boca do Acre, MZUSP 5753; Novo Airão, IB 70880, 23 exemplares não tombados (INPA); Parintins, MNRJ 13133; São Sebastião do Uatumã, MZUSP 5086-5088; Sem localidade, IB 15068, 15101, MZUSP 5402. **GOIÁS**: Aragarças, MZUSP 10593. **MATO GROSSO**: Chapada dos Guimarães, MZUSP 11961; UFMT 506, 507, 1218, 1219; Xavantina, MNRJ 7768, 9292; Sem localidade, MNRJ 9285, MZUSP 3757, 10984. **MATO GROSSO DO SUL**: Coxim, IB 44470, MZUSP 1695, 8637, 8638; Sem localidade, ZUEC 536. **PARÁ**: Anajás, MPEG 321; Ananindeua, MPEG 18472, 18535, 18572; Barcarena, MPEG 16337, 16440; Belém, IB 25489, 53892-53894, MPEG 1215, 1423, 1851, 2064-2066, 5465, 17680, 18160, 18529, 19988, MZUSP 10594; Belterra, LPHA 2442-2456\*; Benevides, MPEG 8412, 8594, 8603, 8604, 8606, 8609, 8616, 8616, 8870, 8871; Chaves, MPEG 17720; Faro, MPEG 18353, 18359; Jacundá, MPEG 16754; Juruti, MPEG 20430, 20435-20438, 21023; Melgaço, MPEG 20480, 21188-21190; Monte Alegre, MPEG 21511; Oriximiná, MZUSP 4781, 4799; Palestina do Pará, MPEG 15538; Viseu, MPEG 2943, 7167, 9823, 13902, 15077-15079, 15081-15093, 15095-15120, 15273, 16258. Sem localidade, MZUSP 1266, 4273, 4274, 4277-4280, 4284, 4285, 5119, 5120, 8491. **RONDÔNIA**: Cacaulândia, MZUSP 12340; Guajará Mirim, INPA 995, 997, 998, 1002-1007, 1011-1015, 1021, 1023-1025, 1028-1030, 1040, 1051-1053; Ouro Preto do Oeste, MNRJ 9034; Sem localidade, MZUSP 9037. **RORAIMA**: Boa Vista, MZUSP 9123, 9124. **TOCANTINS**: Porto Nacional, IB 66244.

APÊNDICE B - Gêneros e espécies analisadas.



*Hydrops martii*  
Manaus - AM



*Hydrops triangularis*  
Porto Nacional - TO



*Pseudoeryx plicatilis*  
Poconé - MT



*Helicops hagmanni*  
Manaus - AM



*Helicops trivittatus*  
Lageado - TO



*Helicops carinicaudus*  
Iguape - SP



*Helicops modestus*  
Jacareí - SP



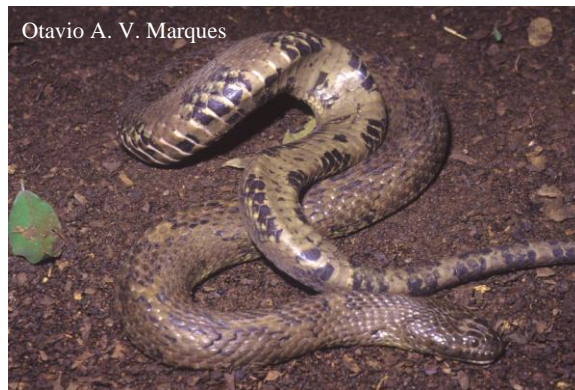
*Helicops infrataeniatus*  
Paulo Farias - SP



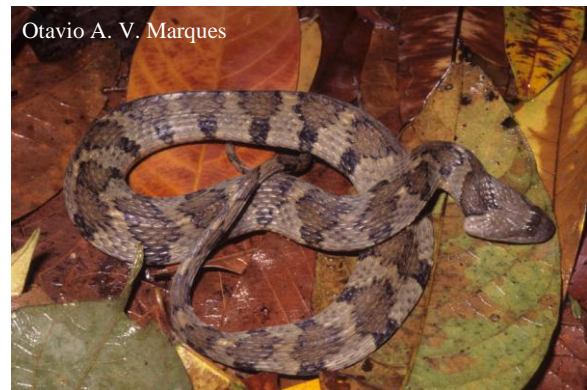
*Helicops leopardinus*  
Rio da Conceição - TO



*Helicops polylepis*  
Alcinópolis - MS



*Helicops gomesi*  
Estado de São Paulo



*Helicops angulatus*  
Porto Nacional - TO

**APÊNDICE C** - Amplitude e média (entre parênteses) do número de escamas ventrais e subcaudais para os *Hydrosini* analisados e espécies utilizadas como grupos externos nas análises comparativas.

| Espécies                         | Número de ventrais | Número de subcaudais | Referências  |
|----------------------------------|--------------------|----------------------|--|
| <i>Hydros triangularis</i>       | 150 – 170 (164)    | 45 – 63 (53)         | Albuquerque e Lema (2008); Cunha e Nascimento (1978) |
| <i>Hy. martii</i>                | 163 – 184 (175)    | 60 – 75 (64)         | Albuquerque (2000); Cunha e Nascimento (1978)        |
| <i>Pseudoeryx plicatilis</i>     | 129 – 165 (144)    | 30 – 51 (39)         | Cunha e Nascimento (1978); Hoge e Nina (1964)        |
| <i>Helicops hagmanni</i>         | 120 – 138 (128)    | 48 – 66 (58)         | Cunha e Nascimento (1978); Frota (2005)              |
| <i>H. trivittatus</i>            | 119 – 130 (120)    | 58 – 77 (70)         | Cunha e Nascimento (1978); Frota (2005)              |
| <i>H. carinicaudus</i>           | 129 – 142 (135)    | 44 – 69 (62)         | Yuki e Lema (2005)                                   |
| <i>H. modestus</i>               | 119 – 126 (122)    | 56 – 72 (63)         | Observação pessoal (N = 6)                           |
| <i>H. infrataeniatus</i>         | 115 – 131 (124)    | 50 – 83 (72)         | Yuki e Lema (2005)                                   |
| <i>H. leopardinus</i>            | 102 – 124 (118)    | 52 – 86 (70)         | Frota (2005)   |
| <i>H. polylepis</i>              | 122 – 130 (126)    | 67 – 97 (86)         | Cunha e Nascimento (1978); Frota (2005)              |
| <i>H. angulatus</i>              | 100 – 119 (110)    | 71 – 104 (83)        | Cunha e Nascimento (1978, 1993); Frota (2005)        |
| <i>H. gomesi</i>                 | 123 – 132 (127)    | 67 – 94 (80)         | Amaral (1921)  |
| <i>Phalotris mertensi</i>        | 223 – 252 (237)    | 21 – 36 (28)         | Ferrarezzi (1993)                                    |
| <i>Thamnodynastes strigatus</i>  | 132 – 149 (140)    | 47 – 68 (57)         | Franco (1999)  |
| <i>Oxyrhopus guibei</i>          | 190 – 210 (201)    | 68 – 81 (77)         | Hoge, Alma e Romano (1976-1977)                      |
| <i>Philodryas patagoniensis</i>  | 178 – 195 (182)    | 94 – 112 (103)       | Observação pessoal (N = 6)                           |
| <i>Liophis meridionalis</i>      | 162 – 184 (173)    | 71 – 88 (79)         | Hoge (1952)  |
| <i>L. miliaris</i>               | 151 – 168 (155)    | 49 – 64 (54)         | Gans (1964)  |
| <i>Erythrolamprus aesculapii</i> | 195 – 199 (196)    | 40 – 46 (44)         | Observação pessoal (N = 6)                           |
| <i>Leptodeira annulata</i>       | 194 – 201 (198)    | 88 – 106 (97)        | Observação pessoal (N = 6)                           |



**APÊNDICE D** - Médias  $\pm$  desvios padrão das variáveis morfológicas para as espécies usadas como grupos externos nas análises comparativas. Entre parênteses estão representadas as razões médias entre as variáveis de interesse (CC, CCAB, LCAB e CIRC) e as variáveis estimadoras do tamanho do corpo (CRC ou TR). N = tamanho das amostras. Informações baseadas em Scartozzoni (2005) e em observações pessoais para *P. patagoniensis* e *L. meridionalis*.

| Espécies                                   | CRC               | CC                          | CCAB                      | LCAB                      | CIRC                       |
|--|-------------------|-----------------------------|---------------------------|---------------------------|----------------------------|
| <i>Phalotris mertensi</i><br>N = 29        | 827,5 $\pm$ 186,3 | 61,4 $\pm$ 11,1<br>(0,066)  | 27,5 $\pm$ 5,9<br>(0,030) | 15,2 $\pm$ 4,0<br>(0,017) | 53,9 $\pm$ 12,6<br>(0,057) |
| <i>Thamnodynastes strigatus</i><br>N = 30  | 497,1 $\pm$ 74,6  | 121,7 $\pm$ 18,5<br>(0,247) | 28,2 $\pm$ 4,0<br>(0,061) | 16,7 $\pm$ 3,0<br>(0,036) | 59,5 $\pm$ 10,5<br>(0,124) |
| <i>Oxyrhopus guibei</i><br>N = 35          | 866,9 $\pm$ 144,2 | 185,3 $\pm$ 28,7<br>(0,216) | 26,2 $\pm$ 3,0<br>(0,031) | 14,4 $\pm$ 2,0<br>(0,017) | 61,8 $\pm$ 10,8<br>(0,076) |
| <i>Philodryas patagoniensis</i><br>N = 20  | 829,5 $\pm$ 134,1 | 301,0 $\pm$ 55,6<br>(0,305) | 39,6 $\pm$ 5,6<br>(0,050) | 29,8 $\pm$ 3,6<br>(0,030) | 70 $\pm$ 13,1<br>(0,084)   |
| <i>Liophis meridionalis</i><br>N = 47      | 509,3 $\pm$ 113,7 | 181,1 $\pm$ 25,7<br>(0,358) | 18,5 $\pm$ 1,9<br>(0,038) | 12,4 $\pm$ 2,1<br>(0,021) | 29,3 $\pm$ 3,4<br>(0,063)  |
| <i>L. miliaris</i><br>N = 33               | 676,0 $\pm$ 144,3 | 143,3 $\pm$ 26,7<br>(0,233) | 29,4 $\pm$ 5,3<br>(0,047) | 17,0 $\pm$ 3,8<br>(0,027) | 58,8 $\pm$ 13,1<br>(0,092) |
| <i>Erythrolamprus aesculapii</i><br>N = 24 | 745,5 $\pm$ 57,0  | 91,6 $\pm$ 17,0<br>(0,125)  | 24,0 $\pm$ 2,8<br>(0,034) | 14,2 $\pm$ 2,0<br>(0,020) | 52,3 $\pm$ 8,5<br>(0,071)  |
| <i>Leptodeira annulata</i><br>N = 29       | 540,4 $\pm$ 114,6 | 173,2 $\pm$ 34,4<br>(0,322) | 21,3 $\pm$ 3,8<br>(0,042) | 13,1 $\pm$ 2,8<br>(0,026) | 45,3 $\pm$ 31,8<br>(0,073) |

**APÊNDICE E** - Modos reprodutivos (MR; O = ovíparo, V = vivíparo), fecundidade média (entre parênteses: razões médias entre a FEC e o CRC médio das fêmeas), CRC médio dos filhotes ou CRC dos menores indivíduos (= \*) e uso do substrato das espécies utilizadas como grupos externos nas análises comparativas. As letras em maiúsculo representam os itens mais freqüentes nas dietas (AMP = Amphisbaenidae; AN = anfíbios; LA = lagartos; MA = roedores; AV = aves; SER = serpentes; PE = peixes).

| Espécies                             | MR | Fecundidade<br>média | CRC<br>médio<br>dos filhotes | Uso do<br>substrato | Dieta                             | Referências   |
|--------------------------------------|----|----------------------|------------------------------|---------------------|-----------------------------------|---|
| <i>Phalotris<br/>mertensi</i>        | O  | 5 (0,006)            | 304 *                        | Fossóreo            | <b>AMP</b> ,<br>ser               | Ribas (2006),<br>Sawaya, Marques e<br>Martins (2008)                                      |
| <i>Thamnodynastes<br/>strigatus</i>  | V  | 15,9 (0,032)         | 136 ± 6,2                    | Terrícola           | <b>AN</b> ,<br>ma, pe             | Bernarde et al.,<br>(2000), Bizerra<br>(1998)   |
| <i>Oxyrhopus<br/>guibei</i>          | O  | 10,9 (0,013)         | 194 ± 14,1                   | Terrícola           | <b>MA</b> ,<br>la, av             | Andrade e Silvano<br>(1996), Pizzatto e<br>Marques (2002),<br>Sazima e Abe (1991)         |
| <i>Philodryas<br/>patagoniensis</i>  | O  | 14,5 (0,017)         | 205 ± 10,8                   | Terrícola           | <b>AN</b> ,<br>la, ma,<br>av, ser | Fowler, Salomão e<br>Jordão (1998),<br>Hartmann e Marques<br>(2005)                       |
| <i>Liophis<br/>meridionalis</i>      | O  | 4,9 (0,009)          | 141 *                        | Terrícola           | <b>AN</b>                         | Sawaya, Marques e<br>Martins (2008)   |
| <i>L. miliaris</i>                   | O  | 14,5 (0,016)         | 175 ± 4,6                    | Aquática            | <b>AN</b> ,<br>pe                 | Pizzatto (2003),<br>Pizzatto e Marques<br>(2006), Pizzatto,<br>Jordão e Marques<br>(2008) |
| <i>Erythrolamprus<br/>aesculapii</i> | O  | 4,1 (0,006)          | 213 ± 9,6                    | Terrícola           | <b>SER</b> ,<br>la                | Marques (1994;<br>1996a)  |
| <i>Leptodeira<br/>annulata</i>       | O  | 7,3 (0,012)          | 157 *                        | Arborícola          | <b>AN</b> ,<br>la                 | Martins e Oliveira<br>(1999), Pizzatto et al.,<br>(2008), Vitt (1996)                     |

**APÊNDICE F.1** - Resultados da ANOVA para as comparações do comprimento rostro-cloacal (CRC) entre os *Hydropsini*. Valores em negrito significam ausência de diferenças significativas. Média  $\pm$  desvio padrão. N = número de exemplares analisados.

| Espécies                            | Hy. tri         | Hy. mar         | P. pli   | H. hag          | H. tri          | H. car          | H. mod          | H. inf          | H. leo          | H. gom          | H. ang          | H. pol          |
|-------------------------------------|-----------------|-----------------|----------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Hy. tri, N = 93<br>571,3 $\pm$ 99,4 | ---             | P < 0,01        | P < 0,01 | <b>P = 0,69</b> | <b>P = 0,09</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01        | <b>P = 0,22</b> |
| Hy. mar, N = 62<br>656,1 $\pm$ 80,9 | P < 0,01        | ---             | P < 0,01 | <b>P = 0,60</b> | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> |
| P. pli, N = 22<br>993,7 $\pm$ 154,6 | P < 0,01        | P < 0,01        | ---      | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        |
| H. hag, N = 72<br>611,1 $\pm$ 138,7 | <b>P = 0,69</b> | <b>P = 0,60</b> | P < 0,01 | ---             | P < 0,01        | <b>P = 0,10</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01        | <b>P = 0,96</b> |
| H. tri, N = 16<br>464,8 $\pm$ 73,6  | <b>P = 0,09</b> | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        | ---             | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> | <b>P = 1,00</b> | <b>P = 1,00</b> | <b>P = 0,17</b> | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01        |
| H. car, N = 60<br>657,3 $\pm$ 131,6 | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01 | <b>P = 0,10</b> | P < 0,01        | ---             | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 0,97</b> | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> |
| H. mod, N = 176<br>426,5 $\pm$ 70,5 | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01        | ---             | P < 0,01        | <b>P = 0,87</b> | P < 0,01        | <b>P = 0,10</b> | P < 0,01        |
| H. inf, N = 84<br>497,8 $\pm$ 97,9  | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | ---             | <b>P = 0,26</b> | <b>P = 0,54</b> | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01        |
| H. leo, N = 83<br>448,3 $\pm$ 77,9  | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01        | <b>P = 0,87</b> | <b>P = 0,26</b> | ---             | <b>P = 0,09</b> | <b>P = 0,96</b> | P < 0,01        |
| H. gom, N = 9<br>595,1 $\pm$ 112,1  | <b>P = 1,00</b> | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01 | <b>P = 1,00</b> | <b>P = 0,17</b> | <b>P = 0,97</b> | P < 0,01        | <b>P = 0,54</b> | <b>P = 0,09</b> | ---             | <b>P = 0,29</b> | <b>P = 1,00</b> |
| H. ang, N = 74<br>473,0 $\pm$ 76,4  | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01        | <b>P = 0,10</b> | <b>P = 1,00</b> | <b>P = 0,96</b> | <b>P = 0,29</b> | ---             | P < 0,01        |
| H. pol, N = 30<br>647,4 $\pm$ 101,4 | <b>P = 0,22</b> | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01 | <b>P = 0,96</b> | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 1,00</b> | P < 0,01        | ---             |

**APÊNDICE F.2** - Resultados da ANCOVA para as comparações do comprimento da cauda (CC) entre os Hydropsini. Valores em negrito significam ausência de diferenças significativas. Média  $\pm$  desvio padrão. N = número de exemplares analisados. Entre parênteses estão representadas as razões médias entre a variável dependente (CC) e a covariável (CRC).

| Espécies                                    | Hy. tri  | Hy. mar  | P. pli   | H. hag   | H. tri   | H. car   | H. mod   | H. inf   | H. leo   | H. gom          | H. ang   | H. pol          |
|---|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------------|----------|-----------------|
| Hy. tri, N = 59<br>93,6 $\pm$ 16,1 (0,165)  | ---      | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        |
| Hy. mar, N = 39<br>142,4 $\pm$ 20,7 (0,230) | P < 0,01 | ---      | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        |
| P. pli, N = 20<br>128,8 $\pm$ 15,8 (0,137)  | P < 0,01 | P < 0,01 | ---      | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        |
| H. hag, N = 35<br>146,5 $\pm$ 31,0 (0,258)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | ---      | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        |
| H. tri, N = 13<br>166,5 $\pm$ 27,3 (0,355)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | ---      | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,05 | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        |
| H. car, N = 46<br>154,5 $\pm$ 29,7 (0,239)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | ---      | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        |
| H. mod, N = 128<br>128,2 $\pm$ 20,7 (0,301) | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | ---      | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        |
| H. inf, N = 56<br>150,7 $\pm$ 27,5 (0,316)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | ---      | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        |
| H. leo, N = 44<br>153,7 $\pm$ 26,2 (0,338)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,05 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | ---      | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        |
| H. gom, N = 4<br>209,8 $\pm$ 16,4 (0,426)   | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | ---             | P < 0,05 | <b>P = 0,98</b> |
| H. ang, N = 47<br>214,6 $\pm$ 35,9 (0,464)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,05        | ---      | P < 0,01        |
| H. pol, N = 15<br>267,6 $\pm$ 54,9 (0,418)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | <b>P = 0,98</b> | P < 0,01 | ---             |

**APÊNDICE F.3** - Resultados da ANCOVA para as comparações do comprimento da cabeça (CCAB) entre os Hydropsini. Valores em negrito significam ausência de diferenças significativas. Média  $\pm$  desvio padrão. N = número de exemplares analisados. Entre parênteses estão representadas as razões médias entre a variável dependente (CCAB) e a covariável (TR).

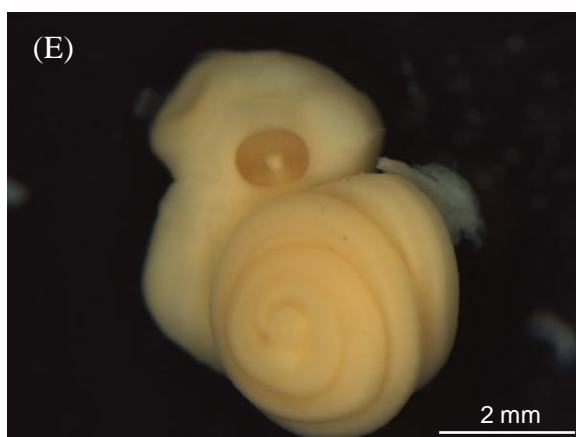
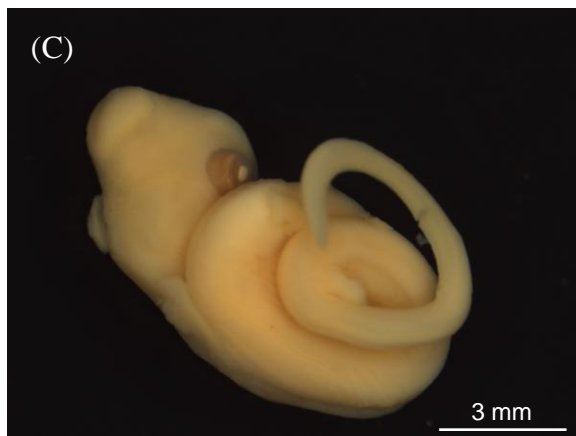
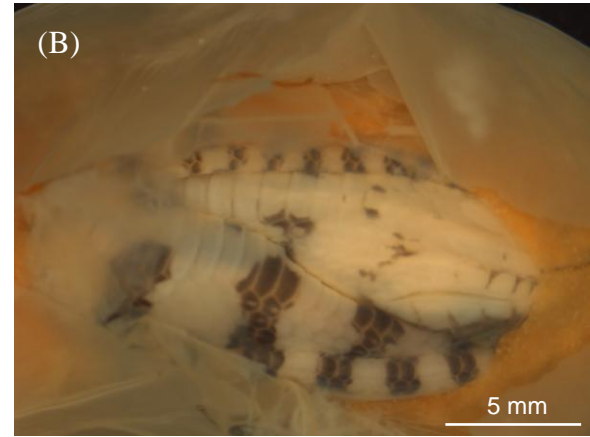
| Espécies                                  | Hy. tri  | Hy. mar  | P. pli   | H. hag   | H. tri          | H. car          | H. mod          | H. inf          | H. leo          | H. gom          | H. ang          | H. pol          |
|---|----------|----------|----------|----------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Hy. tri, N = 63<br>21,2 $\pm$ 3,6 (0,039) | ---      | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        |
| Hy. mar, N = 43<br>24,5 $\pm$ 4,1 (0,040) | P < 0,01 | ---      | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        |
| P. pli, N = 19<br>44,9 $\pm$ 7,2 (0,048)  | P < 0,01 | P < 0,01 | ---      | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        |
| H. hag, N = 37<br>30,0 $\pm$ 4,8 (0,051)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | ---      | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,05        | P < 0,01        | P < 0,01        |
| H. tri, N = 12<br>25,0 $\pm$ 3,1 (0,058)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | ---             | <b>P = 0,75</b> | <b>P = 0,21</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 0,37</b> | P < 0,01        | <b>P = 0,24</b> |
| H. car, N = 48<br>33,1 $\pm$ 5,9 (0,054)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | <b>P = 0,75</b> | ---             | <b>P = 0,11</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 0,11</b> | P < 0,01        | <b>P = 0,38</b> |
| H. mod, N = 100<br>23,9 $\pm$ 3,1 (0,061) | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | <b>P = 0,21</b> | <b>P = 0,11</b> | ---             | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 0,10</b> | P < 0,01        | <b>P = 0,52</b> |
| H. inf, N = 58<br>29,6 $\pm$ 5,1 (0,063)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | ---             | <b>P = 0,26</b> | P < 0,01        | <b>P = 0,28</b> | P < 0,01        |
| H. leo, N = 44<br>28,0 $\pm$ 3,7 (0,065)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 0,26</b> | ---             | P < 0,01        | <b>P = 0,99</b> | P < 0,01        |
| H. gom, N = 7<br>31,2 $\pm$ 4,2 (0,053)   | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,05 | <b>P = 0,37</b> | <b>P = 0,11</b> | <b>P = 0,10</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | ---             | P < 0,01        | <b>P = 0,26</b> |
| H. ang, N = 64<br>28,7 $\pm$ 4,1 (0,065)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 0,28</b> | <b>P = 0,99</b> | P < 0,01        | ---             | P < 0,01        |
| H. pol, N = 24<br>32,3 $\pm$ 4,1 (0,054)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01 | <b>P = 0,24</b> | <b>P = 0,38</b> | <b>P = 0,52</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 0,26</b> | P < 0,01        | ---             |

**APÊNDICE F 4** - Resultados da ANCOVA para as comparações da largura da cabeça (LCAB) entre os Hydropsini. Valores em negrito significam ausência de diferenças significativas. Média  $\pm$  desvio padrão (DP). N = número de exemplares analisados. Entre parênteses estão representadas as razões médias entre a variável dependente (LCAB) e a covariável (TR).

| Espécies                                  | Hy. tri  | Hy. mar  | P. pli          | H. hag          | H. tri          | H. car          | H. mod          | H. inf          | H. leo          | H. gom          | H. ang   | H. pol          |
|---|----------|----------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------|-----------------|
| Hy. tri, N = 57<br>14,2 $\pm$ 2,8 (0,026) | ---      | P < 0,05 | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        |
| Hy. mar, N = 35<br>16,6 $\pm$ 3,0 (0,027) | P < 0,05 | ---      | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01 | P < 0,01        |
| P. pli, N = 17<br>30,7 $\pm$ 5,3 (0,033)  | P < 0,01 | P < 0,01 | ---             | <b>P = 0,33</b> | <b>P = 0,92</b> | <b>P = 0,30</b> | <b>P = 0,43</b> | <b>P = 0,08</b> | P < 0,01        | <b>P = 0,69</b> | P < 0,01 | <b>P = 0,97</b> |
| H. hag, N = 26<br>21,8 $\pm$ 4,0 (0,036)  | P < 0,01 | P < 0,01 | <b>P = 0,33</b> | ---             | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,05        | <b>P = 0,85</b> | <b>P = 0,99</b> | P < 0,05        | P < 0,01 | <b>P = 0,60</b> |
| H. tri, N = 10<br>15,3 $\pm$ 2,8 (0,035)  | P < 0,01 | P < 0,01 | <b>P = 0,92</b> | P < 0,01        | ---             | P < 0,01        | <b>P = 0,90</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 0,51</b> | P < 0,01 | <b>P = 0,25</b> |
| H. car, N = 43<br>20,0 $\pm$ 4,0 (0,032)  | P < 0,01 | P < 0,01 | <b>P = 0,30</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | ---             | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 0,54</b> | P < 0,01 | P < 0,01        |
| H. mod, N = 98<br>14,2 $\pm$ 3,0 (0,036)  | P < 0,01 | P < 0,01 | <b>P = 0,43</b> | P < 0,05        | <b>P = 0,90</b> | P < 0,01        | ---             | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 0,30</b> | P < 0,01 | <b>P = 0,79</b> |
| H. inf, N = 52<br>17,8 $\pm$ 3,6 (0,038)  | P < 0,01 | P < 0,01 | <b>P = 0,08</b> | <b>P = 0,85</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | ---             | <b>P = 0,06</b> | P < 0,01        | P < 0,01 | <b>P = 0,14</b> |
| H. leo, N = 43<br>17,1 $\pm$ 2,9 (0,040)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | <b>P = 0,99</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | <b>P = 0,06</b> | ---             | P < 0,01        | P < 0,05 | <b>P = 0,13</b> |
| H. gom, N = 7<br>19,7 $\pm$ 4,0 (0,033)   | P < 0,01 | P < 0,01 | <b>P = 0,69</b> | P < 0,05        | <b>P = 0,51</b> | <b>P = 0,54</b> | <b>P = 0,30</b> | P < 0,01        | P < 0,01        | ---             | P < 0,01 | <b>P = 0,12</b> |
| H. ang, N = 57<br>18,3 $\pm$ 2,8 (0,041)  | P < 0,01 | P < 0,01 | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,01        | P < 0,05        | P < 0,01        | ---      | P < 0,01        |
| H. pol, N = 18<br>22,1 $\pm$ 3,7 (0,035)  | P < 0,01 | P < 0,01 | <b>P = 0,97</b> | <b>P = 0,60</b> | <b>P = 0,25</b> | P < 0,01        | <b>P = 0,79</b> | <b>P = 0,14</b> | <b>P = 0,13</b> | <b>P = 0,12</b> | P < 0,01 | ---             |



**APÊNDICE G** - Embriões obtidos de ovos coletados de fêmeas preservadas de *Helicops angulatus* (A-B), *H. hagmanni* (C-D) e *Pseudoeryx plicatilis* (E-F). (A) aumento de 1,6x; (B) aumento de 0,8x; (C-D) aumento de 1,25x; (E-F) aumento de 2x.





**APÊNDICE H** - Frequência relativa de serpentes alimentadas, ao longo das estações do ano, de cinco espécies de Hydropsini. Barras vazias = machos; barras preenchidas = fêmeas adultas não reprodutivas. Números acima das barras = número de serpentes alimentadas/total de serpentes analisadas.

