



Universidade Estadual Paulista
Câmpus de São José do Rio Preto



ECOLOGIA TERMAL DA JARARACA-ILHOA, *BOTHROPS INSULARIS* (SERPENTES, VIPERIDAE): UM ESTUDO EM CONDIÇÕES NATURAIS

RAFAEL PARELLI BOVO

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, área de Ecologia e Comportamento junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

**São José do Rio Preto
Estado de São Paulo - Brasil
Julho de 2009**



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas de São José do Rio Preto
Departamento de Zoologia e Botânica

**ECOLOGIA TERMAL DA JARARACA-ILHOA,
BOTHROPS INSULARIS (SERPENTES, VIPERIDAE):
UM ESTUDO EM CONDIÇÕES NATURAIS**

RAFAEL PARELLI BOVO

***Orientador:* OTAVIO AUGUSTO VUOLO MARQUES**

***Co-orientador:* DENIS OTÁVIO VIEIRA DE ANDRADE**

RAFAEL PARELLI BOVO

ECOLOGIA TERMAL DA JARARACA-ILHOA, *BOTHROPS INSULARIS*
(SERPENTES, VIPERIDAE): UM ESTUDO EM CONDIÇÕES NATURAIS

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, área de Ecologia e Comportamento junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. OTAVIO A. V. MARQUES
UNESP – São José do Rio Preto
e Pesquisador – Instituto Butantan
Orientador

Prof. Dr. RICARDO J. SAWAYA
UNESP – São José do Rio Preto
e Pesquisador – Instituto Butantan
Professor Doutor

Prof. Dr. CARLOS A. NAVAS
Universidade de São Paulo - USP
Professor Doutor

São José do Rio Preto, 01 de Julho de 2009

Prefácio

A presente dissertação é composta por dois capítulos. O Capítulo 1 é dedicado à investigação detalhada da ecologia termal da serpente *Bothrops insularis*, a jararaca-ilhoa da Ilha da Queimada Grande. Este estudo emprega um método amplamente difundido na literatura, porém, ainda parcamente empregado para espécies neotropicais. Está presente ainda neste primeiro capítulo, grande parte das diretrizes, teórica e logística, que sustentam o tema central deste trabalho, desde a introdução histórica e estrutural-equipamentária e humana, até os caminhos percorridos, passando pelos métodos utilizados e adaptações necessárias, dificuldades encontradas, e as principais conclusões baseadas nos padrões registrados e observados no decorrer deste estudo. As implicações e limitações metodológicas são também discutidas neste capítulo.

Pretende-se dividir este primeiro capítulo em pelo menos dois manuscritos, além de aliá-lo a temas mais amplos que excedem os objetivos específicos desta dissertação, para submetê-lo(s) à publicação em revista(s) indexada(s) da área.

O Capítulo 2 é escrito sob a forma de nota (*short communication*) e trata de respostas termorregulatórias das jararacas-ilhoa associadas à alimentação e reprodução.

No geral, os dados obtidos neste estudo complementam uma série de informações básicas acerca da biologia da jararaca-ilhoa, até então baseada apenas em sinopses e registros não sistematizados. Esta serpente encontra-se criticamente ameaçada de extinção e parece ter seu tamanho populacional diminuído drasticamente nos últimos 15 anos. Os resultados aqui apresentados contribuem significativamente para melhor compreensão da sua ecologia, subsídio básico para o delineamento de estratégias de manejo “*in-situ*” e “*ex-situ*”, ação urgente e necessária, visando à conservação de *Bothrops insularis*.

Aos meus pais, José e Maria, pelo apoio incondicional, compreensão, confiança e carinho fundamentais em todos os momentos da minha vida.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por todas as oportunidades, proteção e benção. Sou profundamente endividado com tantas pessoas.... Muitos acompanharam de longe a verdadeira saga que resultou na presente dissertação. Alguns me ajudaram durante o exigente e cansativo (pra não dizer mais!) trabalho de campo. Outros tiveram participação mais significativa durante a outra parte da vida universitária, por meio de troca de informações, conselhos e colaborações intelectuais ou não. E alguns poucos têm partilhado as horas de muita frustração e algumas alegrias. Todos eles, eu considero fundamentais à minha formação não só profissional quanto pessoal. Todos eles, eu me lembro bem, e a maioria dos nomes deve ser mencionada em algum lugar nesta coleção de agradecimentos. Contudo me perdoem os não citados nominalmente, pois quem me conhece mais de perto, sabe que tenho terrível dificuldade em guardar nomes.

Este estudo é resultado de um imensurável esforço, decorrente de simples amizades (próximas ou não) de pessoas que participaram do meu dia a dia. Mesmo as pessoas de outras cidades, como a minha natal Araraquara, as remanescentes de Rio Claro, as profundamente acolhedoras de São José do Rio Preto e as de tantos outros lugares, não podem ser esquecidas de forma alguma.

Gostaria também de reconhecer o imenso amor de meus pais, minha irmã e meus “irmãos e irmãs” de longa data. À minha mãe, Maria, que sempre ajudou e ajuda tantas pessoas, familiares ou não, sempre fazendo o bem, exemplo altamente incomum nos dias atuais. Ao meu pai, José, exemplo de conduta honesta, ética, digna, trabalho árduo e amor pela minha mãe, durante toda a vida. Não raro, me sinto incomodado, pra não dizer derrotado, por não conseguir demonstrar e retribuir muitas das vezes o carinho que ambos têm pela minha pessoa, independente do meu modo de agir. À Cris, minha irmã de sangue, sempre querida, com seu carinho e significativo apoio medicinal, que invariavelmente não falha. Eu fico muito feliz quando estamos todos juntos! Finalmente, para encerrar essa primeira parte dos agradecimentos, devo muita coisa aos meus considerados “irmãos e irmãs” de longa data, amigos e colegas (Fluminense, Marcelo Campeão, Lemão-Xuxa, Léo, Bruno, Marceleza, Du, Ademil, Anita, Malu, Dri Garden, Hugo, Nick, são tantos...), é extremamente prazeroso encontrar-me com vocês, qualquer que seja o momento e contexto.

Nesta segunda parte, quero expressar minha gratidão aos que mais recentemente (últimos anos) vem participando da minha vida e contribuíram de maneira tão importante quanto os que proporcionaram o “background” estabelecido para eu suportar o caminho até aqui e conseguir levar adiante essa pesquisa.

Ao Otavio Augusto Vuolo Marques que aceitou me orientar e depositou em mim total confiança em todas as etapas e atividades pertinentes ao seu projeto referente à Ilha da Queimada Grande.

Ao Denis V. Andrade pela amizade, orientação, cumplicidade e ensinamentos incalculáveis; pela confiança depositada desde os primeiros passos da minha vida acadêmica; pelos “helps” urgentes quando necessário, praticamente nunca me deixou na mão; cada um destes detalhes contribuiu significativamente para minha formação.

Ao Ricardo J. Sawaya pela atenção e tempo despendidos na orientação informal e pelas sugestões e idéias no decorrer do trabalho. Sem dúvida, se houvesse uma categoria após co-orientador esse posto com certeza pertenceria a ele.

À Selma M. Almeida Santos pelo apoio contínuo, amizade e extrema confiança.

À Ligia Pizzatto do Prado pelas conversas, conselhos, ensinamentos e ajudas inestimáveis. Com certeza teve uma parcela de participação significativa neste estudo.

À Luciana M. Lobo pelo imenso apoio (moral e logístico), pela intensa torcida e ajudas das mais diversas, na reta final da confecção deste trabalho. Tenho muito mesmo a agradecer também pela valiosa e inestimável ajuda na padronização da maior parte das figuras desta dissertação.

Ao Carlos A. Navas pela leitura crítica do manuscrito à época do exame de qualificação e pelas diversas sugestões que enriqueceram este estudo.

Ao Paulo Inácio K. Prado e à Paula H. Valdujo pela disposição em ajudar num momento difícil e pelas ajudas providenciais em parte das análises finais dos dados deste trabalho.

Aos pesquisadores Raymond Huey, Robert Stevenson e Glenn Tattersall por proverem decisivos pilares de sustentação que guiaram a discussão dos resultados deste estudo.

Aos pesquisadores Greg Brown, Gabriel Blouin-Demers e Patrick Weatherhead pelas informações cedidas por email que auxiliaram na análise de parte dos resultados deste estudo.

Ao Valdir J. Germano, um “poço” profundo de conhecimento sobre serpentes, que apesar de sua idade pôde proporcionar inúmeros ensinamentos durante o trabalho de campo, além de demonstrar seu admirável espírito sempre prestativo e invejável conduta como profissional e como pessoa.

Ao pessoal do Laboratório de Ecologia e Evolução, pelas mais diversas interações no decorrer destes anos todos: Letícia Sueiro, Verônica Barros, Thaís Condez, Rodrigo “Laranja” Scartozzoni, Fausto Barbo, Karina Kasperoviczus, Fernanda Centeno, Rogério Zacariotti, Doni Neves, Jorge Rosa, Fernando Couto, Lívia Santos, Henrique Braz, Antônio “Totô” Costa, Léo “ZL” Oliveira, Lílian Parpinelli, Cláudio Rojas, Fernanda Stender, Murilo Rodrigues, Thaís Guedes, Cristian Gomes e tantos outros (me perdoem os não citados nominalmente).

À equipe quase fixa dos “happy hours” e finais de semana aqui na “selva de pedra”, por me aturarem, incentivarem e partilharem comigo idéias, frustrações e alegria contagiante. Não poderia deixar de lembrar de vocês: Letícia, Thaís-Gones, Verônica-Sirvão, Fê, além dos integrantes menos constantes, mas não menos importantes.

Em especial à Karina e Selma por permitirem acesso aos dados da dissertação de mestrado da primeira, valiosos em muitos aspectos para a confecção da presente dissertação.

Ao pessoal da USP, Instituto Florestal, Lab. de Genética incorporado ao nosso Laboratório e Arthur Macarrão, pelas sugestões, oportunidades e toda ajuda teórica ou prática.

Ao Wilson Fernandes, por ceder os espécimes mortos de *B. jararaca* do Laboratório de Herpetologia durante os experimentos-piloto na fase inicial deste estudo.

Aos funcionários do Instituto Butantan, Darina, D. Maria, D. Vera, Valdir, Antônio Carlos “Garotinho”, Joãozinho, Marisa, Fátima, Gileno, Zé Pedro, Amauri, Carlinhos, Kiko e tantos outros.

À FAPESP pela bolsa de mestrado (07/56502-3).

Ao PROAP pelo pequeno auxílio financeiro para participação no “VIII Congresso Latinoamericano de Herpetologia”, realizado em Cuba no ano de 2008.

A todos que não foram citados, mas que direta ou indiretamente colaboraram de alguma forma para a execução desta pesquisa: Muito obrigado pelo carinho de todos!

Espero que eu tenha preenchido ao menos uma parcela significativa das expectativas que todos depositaram em mim no início dessa jornada e que, além disso, renda os resultados esperados e de interesse.

Durante a caminhada até aqui, existiu uma invisível e poderosa força motivacional feita de verdadeiras aspirações e sentimentos honestos. Essa motivação constituiu o arcabouço fundamental que se refletiu no esforço, e este se traduziu em resultados (digo que ainda preliminares) e conhecimento. Sou grato a cada um dos seres humanos que participaram de alguma maneira do processo de confecção deste trabalho final (que não termina aqui). O “final” desta etapa, dizem que é análogo a parir um filho. Todo o processo de concepção das idéias, o trabalho árduo de ler, reler, escrever, reescrever e organizar tudo em um modelo pré-requisitado. Foi difícil, trabalhoso, mas valeu a pena.

Um dos únicos aspectos na contracorrente dessa linha positiva de raciocínio, é que infelizmente o tempo, às vezes, tarda em dar razão a quem a tem. Mas o reconforto, a longo prazo, é que acaba por dá-la. E as máscaras caem.

Trilhar novos caminhos não é fácil, deixando para trás pessoas amadas, admiradas e que partilharam coisas e momentos. É simultaneamente triste e de alguma maneira irreal. Mas é uma imposição exigente em esforço e dedicação necessários para atingirmos os objetivos que almejamos.

Por fim, "se cheguei onde cheguei e consegui fazer tudo o que fiz, foi porque tive a oportunidade de crescer bem, num bom ambiente familiar, de viver bem, sem problemas econômicos e de ser orientado no caminho certo nos momentos decisivos de minha vida." Frase de Ayrton Senna da Silva. Não tenho uma vírgula a acrescentar.

"Não faça com que a pressa de colher
estrague o seu momento de plantar".

Geir N. Campos

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS	11
CAPÍTULO 1	13
RESUMO	14
ABSTRACT	16
1. INTRODUÇÃO GERAL	18
2. OBJETIVOS	24
3. MÉTODOS	25
3.1 - <i>Espécie de estudo</i>	25
3.2 – <i>Área de estudo</i>	28
3.3 - <i>Captura das serpentes e registro dos dados bióticos</i>	29
3.4 – <i>Dados ambientais</i>	30
3.5 - <i>Temperatura ambiental operativa (Te)</i>	31
3.6 - <i>Inclinações de regressões e variância da Tc</i>	33
3.7 - <i>Temperatura corpórea preferida (Tpref)</i>	34
3.8 – <i>Índice de termorregulatórios</i>	36
3.8.1 – <i>Acurácia da temperatura corpórea (db) e qualidade termal do ambiente (de)</i>	37
3.8.2 – <i>Índices de efetividade da termorregulação (E) e aproveitamento térmico (Ex)</i>	37
3.9 - <i>Licença para captura e marcação dos animais</i>	39

4. TRATAMENTO DOS DADOS E ANÁLISE ESTATÍSTICA	39
5. RESULTADOS	42
6. DISCUSSÃO	49
7. CONCLUSÕES	68
8. PERSPECTIVAS DE ESTUDO	69
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	70
10. FIGURAS E TABELAS	87
CAPÍTULO 2	113

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

T_c: Temperatura corpórea.

T_a: Temperatura do ar.

T_s: Temperatura do substrato.

T_e: Temperaturas ambientais operativas: T_c atingida por um organismo apenas com base em suas propriedades estruturais, ou seja, com base apenas no efeito de suas propriedades intrínsecas (morfologia, tamanho, composição corpórea) sobre as taxas de troca de calor. A T_e, portanto, indica qual a temperatura que um animal apresentaria na ausência de qualquer mecanismo termorregulatório e constitui a hipótese nula contra a qual uma possível regulação da T_c pode ser avaliada. Tipicamente medida pela temperatura de modelos de cobre distribuídos aleatoriamente no ambiente.

T_{pref}: Amplitude da T_c preferida ou amplitude do ponto de ajuste (set-point range). Tipicamente medida pelos limites da distribuição central de 50% das T_c's selecionadas em um gradiente térmico.

db: T_c – T_{pref} : Acurácia da T_c de Hertz et al. (1993). Medida pela média dos desvios das T_c's registradas no campo em relação à amplitude da T_{pref}.

de: T_e – T_{pref} : Qualidade termal de Hertz et al. (1993). Medida pela média dos desvios das temperaturas ambientais operativas em relação à amplitude da T_{pref}.

E = 1 - db/de : Índice de efetividade da termorregulação de Hertz et al. (1993).

E = de – db : Índice de efetividade da termorregulação de Blouin-Demers and Weatherhead (2001).

Ex: Índice de aproveitamento térmico: Soma do tempo que uma T_c individual está dentro da amplitude da T_{pref} dividido pela soma do tempo que a T_e potencialmente permitiria que a T_c atingisse a T_{pref} .

IQG: Ilha da Queimada Grande.

CAPÍTULO 1

**ECOLOGIA TERMAL DA JARARACA-ILHOA, *BOTHROPS INSULARIS*
(SERPENTES, VIPERIDAE): UM ESTUDO EM CONDIÇÕES NATURAIS**

RESUMO

Dada a importância da temperatura na maior parte dos processos biológicos, estudos sobre a termorregulação têm desempenhado importante papel no entendimento sobre a ecologia dos vertebrados ectotérmicos. Em serpentes, como em outros ectotérmicos, o controle da temperatura corpórea (T_c) é dependente da utilização de fontes externas de calor e principalmente de ajustes comportamentais, embora ajustes fisiológicos e morfológicos também ocorram. Em geral, esse controle é alcançado por meio da escolha de ambientes quentes ou frios, cuja disponibilidade pode variar ao longo do dia e das estações do ano. A termorregulação, portanto, constitui aspecto central da biologia das serpentes, as quais dedicam porção considerável de seu tempo e energia a essa atividade. Os objetivos do presente estudo foram documentar a variação sazonal e circadiana da temperatura corpórea da jararaca-ilhoa, *Bothrops insularis*, em seu ambiente natural, a Ilha da Queimada Grande (IQG), a fim de prover análise descritiva da T_c e do comportamento termorregulatório destes animais à luz dos custos e benefícios da regulação da T_c na região tropical; e entender como estes parâmetros são ditados/influenciados por fatores ambientais (temperatura local e de microhabitats, umidade relativa, precipitação, radiação solar, vento, características do substrato) e bióticos (tamanho dos indivíduos, sexo, estágio reprodutivo, estado digestivo). (1) As jararacas-ilhoa são usualmente termoconformadoras, embora consigam atingir a temperatura corpórea preferida em todas as estações do ano; (2) as temperaturas ambientais indicam que a IQG é um ambiente termicamente favorável para essas serpentes; (3) a T_c destes animais sofre forte influência da variação sazonal e circadiana da temperatura ambiente; (4) a T_c é relativamente baixa em comparação com outros viperídeos e esse perfil parece estar primariamente associado à contingências ambientais (climáticas) do ambiente ocupado por estas serpentes do que a fatores bióticos (e.g., sexo, alimentação), ou mesmo filogenéticos; (5) *B. insularis* termorregula

mais efetivamente quando a qualidade termal do habitat diminui, sugerindo que os custos envolvidos nessa atividade seriam relativamente baixos, comparados com os benefícios; (6) em condições naturais, as T_c 's das jararacas-ilhoa sugerem ausência da resposta termofílica pós-alimentar e que fêmeas grávidas não apresentam evidências de alteração do comportamento termorregulatório quando comparadas com fêmeas não reprodutivas e machos. Para espécies de serpentes neotropicais, este é o primeiro estudo da ecologia termal realizado inteiramente sob condições naturais e com a observação dos rigores metodológicos propostos por Hertz et al. (1993). Nossas análises corroboram com a necessidade de se considerar a história natural da espécie na tentativa de interpretar sua ecologia termal. Nossos resultados fornecem dados importantes sobre a biologia das jararacas-ilhoa e podem servir como subsídios para a implementação de ações visando a conservação desta espécie criticamente ameaçada.

Palavras-chave: comportamento termorregulatório, termoconformidade, ectotérmicos, temperatura corpórea, temperatura ambiental operativa

ABSTRACT

Given the pervasive effects of temperature on most biological processes, studies focusing on thermoregulation are pivotal to the understanding of ectotherm's vertebrate ecology. In snakes, like other ectotherms, body temperature (T_b) control is dependent of external heat sources and based mainly on behavioral adjustments, although physiological and/or morphological adjustments can also occur. In general, such control is achieved through the choice of warm or cold environments, whose availability may vary along the days and/or seasons. Thus, thermoregulation can be regarded as a central aspect of snake biology, and these animals invest considerable time and energy into this activity. The aims of the present study were to document the seasonal and circadian variation in the T_b 's of the golden lancehead, *Bothrops insularis*, in its natural habitat, the Queimada Grande Island (QGI). We then used such database to provide a descriptive analysis of T_b variation and thermoregulatory behavior for this species in the light of the costs-benefits theory applied to a tropical region. Our second goal was to understand how body temperature is dictated/influenced by environmental (local and microhabitat temperatures, relative humidity, precipitation, solar radiation, wind, substrate characteristics) and biotic factors (individual size, sex, reproductive stage, digestive state). The main findings of the present study were: (1) Golden lanceheads can be regarded as being thermoconformers, although they do reach their preferred body temperature in all seasons; (2) environmental temperatures indicate that QGI has a high thermal quality, i.e., it is thermically suitable for the snakes; (3) T_b is strongly influenced by seasonal and diel variation of the environmental temperature; (4) *B. insularis* selected T_b 's are relatively lower than other viperid snakes and this seems to be related to environmental contingencies (climate) instead of biotic and/or possibly phylogenetic factors; (5) *B. insularis* thermoregulates more effectively when the thermal quality of the habitat decreases (on a seasonal

basis), suggesting that the costs involved in such activity should be relatively low compared to benefits achieved; (6) we found no evidence that, under natural conditions, *B. insularis* presents a post-feeding thermophilic response and that gravid females altered their thermal conductance when compared to males and non-reproductive females. For neotropical snake species the present study seems to be the first one to focus on the thermal ecology under natural conditions and following the methodological rigor proposed by Hertz et al. (1993) and we agree with them the need to consider the natural history of the species in attempt to interpret their thermal biology. Our results provide a database on a central aspect of the golden lancehead biology, which may be useful to implement future actions aimed to the conservation of this species critically endangered.

Keywords: thermoregulatory behavior, thermoconformity, ectotherms, body temperature, operative environmental temperatures

CAPÍTULO 2

**DOES GESTATION OR FEEDING AFFECT THE BODY TEMPERATURE OF
THE GOLDEN LANCEHEAD, *BOTHROPS INSULARIS*, UNDER FIELD
CONDITIONS?**

1- INTRODUÇÃO GERAL

*Histórico sobre a jararaca-ilhoa e a Ilha da Queimada Grande**

Os primeiros registros sobre a Ilha da Queimada Grande são datados por volta de 1530, quando o navegador português Martim Afonso de Souza comandava uma das expedições colonizadoras ao Brasil. Contudo, não existe registro algum de qualquer contato entre a jararaca-ilhoa e Martim Afonso e seus homens, durante a permanência na Ilha (Dean, 1996).

As pesquisas científicas acerca da biodiversidade da Ilha da Queimada Grande tiveram início há quase cem anos quando as primeiras expedições foram organizadas. No final do século XIX, a Marinha do Brasil implantou um farol na Ilha cuja manutenção era realizada por faroleiros que residiam no local. Por volta de 1911, é registrada a coleta das primeiras jararacas-ilhoa trazidas ao Instituto Butantan, serpente até então desconhecida da comunidade científica.

Na extinta 'Secção de Ophiologia' do Instituto, estas serpentes foram identificadas como *Lachesis lanceolatus* (atualmente *Bothrops jararaca* Wied, 1924) e estudos voltados principalmente para as características morfológicas dessa espécie eram feitos na tentativa de elucidar problemas relacionados à sistemática dos crotalíneos brasileiros. O herpetólogo João Florêncio Gomes, até então responsável por esses estudos, morreu em 1919 aos 33 anos sendo sucedido pelo pesquisador Afrânio do Amaral que assumiu os trabalhos com a até então *Lachesis lanceolatus*. Surpreso ao encontrar penas nas fezes dos indivíduos, em abril de 1920 Amaral partiu para a Ilha da Queimada Grande a fim de estudar a biologia dessa espécie em seu hábitat natural (Amaral, 1921a). Acompanhado de um fotógrafo do Instituto Butantan e do faroleiro e morador da Ilha, Amaral permaneceu por quatro dias no local.

A maior parte dos exemplares de *B. insularis* depositados na Coleção Herpetológica do Instituto Butantan são provenientes das excursões realizadas por Afrânio do Amaral e Alphonse Richard Hoge (Romano-Hoge 2007, com. pess.). Amaral visitou a Ilha por aproximadamente sete vezes e destas viagens resultaram vários trabalhos sobre a jararaca ilhoa (Amaral, 1921a,b, 1927, 1929) dentre os quais a descrição da então *Lachesis lanceolatus*, como *Lachesis insularis* (Amaral, 1921b), posteriormente reconhecida como *Bothrops insularis* (Amaral, 1929). Após um hiato de aproximadamente 20 anos, entre 1947 e 1970 Alphonse Hoge realizou uma série de expedições à Ilha da Queimada Grande. As viagens contavam com biólogos, serventes e técnicos do Instituto Butantan e, com o apoio da Marinha, duravam cerca de 12 dias. Em 23 anos dedicados ao estudo na Ilha, Hoge publicou alguns trabalhos relacionados à Queimada Grande (Hoge, 1946, 1950; Hoge et al., 1959).

Embora não exista nenhum relato bem documentado de acidentes causados pela jararaca-ilhoa, a retirada dos faroleiros e a automatização do farol em 1925 ocorreram aparentemente em consequência de inúmeros problemas causados pelas serpentes como, por exemplo, aqueles envolvendo animais domésticos (cães, gatos e galinhas) pertencentes aos faroleiros (Amaral, 1927). A própria Marinha colocou por diversas vezes fogo na mata da Ilha, na tentativa de acabar com a população excessiva de serpentes (Duarte, 1999). O nome “Queimada Grande” parece ser resultado dessas queimadas que eram por vezes tão fortes que podiam ser avistadas do continente. Atualmente, a Marinha do Brasil periodicamente realiza a manutenção do farol, a cada quatro ou seis meses.

Apenas 14 anos mais tarde as viagens à Ilha foram retomadas com uma equipe liderada por Pedro Antonio Federsoni Jr. Com o apoio da FAB (Força Aérea Brasileira) a equipe chegava por meio de helicóptero e permanecia acampada no ilha por cerca de dez dias (Queimada, 1989).

Nessas viagens, alguns exemplares de *B. insularis* foram coletados e incorporados à Coleção Herpetológica do Instituto Butantan (IBSP). Entre 1995 e 1997, diversas viagens foram realizadas com duração de apenas dois dias devido às condições de viagem (embarcação e mar) e a dificuldade de carregar água e alimentos, além do material para acampar (M. Duarte, com. pess.). Dessas viagens resultou a dissertação de mestrado de Marcelo Duarte (Duarte, 1999). Além disso, durante essas viagens amostras de veneno passaram a ser coletadas visando a realização de pesquisas coordenadas pela pesquisadora do Instituto Butantan, Maria de Fátima Domingues Furtado, e subsidiado pela FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo). Essas amostras de veneno, mais tarde, permitiram a realização da dissertação de mestrado de André Zelanis (Zelanis, 2006).

Neste período também, Márcio Martins, pesquisador e professor da Universidade de São Paulo, com apoio financeiro da “Fundação O Boticário de Proteção à Natureza” custeou algumas viagens e o implante de microchips em cada animal encontrado na Ilha permitindo avanços nas pesquisas sobre aspectos populacionais da jararaca-ilhoa a longo prazo (Marques et al. 2002a; Martins et al., 2008).

Diversas outras viagens foram realizadas incluindo equipes de reportagens que se interessavam em mostrar ao público um pouco da jararaca-ilhoa em seu hábitat natural e também acompanhar e mostrar um pouco do trabalho dos pesquisadores na Ilha (M. Duarte, com. pess. ; Queimada, 1989). Atualmente, desde 2007, como parte do projeto “Uso de recursos e biologia reprodutiva da jararaca-ilhoa, *Bothrops insularis*” (FAPESP), uma equipe liderada pelo pesquisador do Instituto Butantan Otavio Augusto Vuolo Marques, constituída de outros pesquisadores, alunos de pós-graduação e técnicos, viaja até a Queimada Grande com objetivo de estudar de forma mais detalhada a biologia da jararaca-ilhoa. Com intervalos entre as

expedições que chegam a variar de três a dez meses, devido a condições de clima, mar e embarcações, essa equipe composta por 12 a 17 pessoas (herpetólogos, ornitólogos, botânicos, médico) permanece acampada por quatro dias no local.

*Extraído e modificado (com permissão) da Dissertação de Mestrado de Karina N. Kasperoviczus (2009), orientada pela pesquisadora do Instituto Butantan Selma M. Almeida-Santos.

Ecologia termal

Dada a importância da temperatura na maior parte dos processos biológicos, estudos sobre a termorregulação têm desempenhado importante papel no entendimento sobre a ecologia dos vertebrados ectotérmicos (Seebacher and Shine, 2004). Dentre o conjunto atual de animais vertebrados, quase 50.000 espécies, cerca de 70% podem ser considerados como ectotérmicos (Row and Blouin-Demers, 2006a). Estes investem considerável energia e tempo a fim de regular a temperatura corpórea (T_c) (Pough et al., 2001). No caso dos répteis, a regulação da T_c se deve primordialmente à ajustes comportamentais e escolha de microhábitats (Cowles and Bogert 1944; Patterson and Davies, 1982; Huey and Kingsolver, 1989; Krohmer, 1989; Grant, 1990; Peterson et al., 1993), embora ajustes fisiológicos e morfológicos também ocorram (Bartholomew and Lasiewski, 1965; Dzialowski and O'Connor, 1999; Tattersall et al., 2004; Seebacher and Franklin, 2005; Trullas et al., 2007). Como a disponibilidade de sítios térmicos varia geográfica e temporalmente, a regulação da T_c é inevitavelmente afetada nas escalas espacial e temporal (Gregory, 1982). Assim, em várias espécies de répteis, a T_c pode exibir variações substanciais durante o curso do dia e/ou sazonalmente (veja Peterson et al., 1993; Blouin-Demers and Weatherhead, 2002).

Em serpentes, atividades distintas podem ser afetadas diferentemente por variações da temperatura corpórea (Stevenson et al., 1985; Van Damme et al., 1991) de forma que o desempenho em cada atividade em particular (e.g., locomoção, digestão) pode ser otimizado (ou prejudicado) em diferentes temperaturas. Portanto, as serpentes podem alterar seu comportamento termorregulatório (e, por conseguinte, sua T_c) com base no tipo de atividade que está sendo desempenhada no momento e de acordo com a disponibilidade térmica do ambiente (Stevenson et al., 1985). Por exemplo, diversas espécies de serpentes são conhecidas por apresentarem aumento da temperatura corpórea após a ingestão do alimento, ou seja, por apresentarem resposta termofílica pós-prandial (Regal, 1966; Walker and Taylor, 1966; Greenwald and Kanter, 1979; Slip and Shine, 1988 a, b; Jaeger and Gabor, 1993; Sievert and Andreadis, 1999; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001). A importância ecológica deste aumento pós-prandial da temperatura corpórea estaria ligada à aceleração do processo digestivo, pelo efeito da temperatura sobre as taxas das reações químicas (Withers, 1992; Wang et al. 2003; Toledo et al., 2003). Inversamente, animais submetidos a jejuns prolongados podem regular sua T_c em níveis mais baixos, reduzindo sua taxa metabólica e conservando energia (Pough et al., 1999).

Embora a variação sazonal da T_c nas serpentes seja provavelmente mais pronunciada em populações de altas latitudes, isso também ocorre em ambientes nos quais a amplitude térmica varia em menor escala. De fato, serpentes podem regular sua temperatura corpórea em razão de fatores ecológicos relevantes que não estejam diretamente relacionados à disponibilidade de sítios térmicos (Peterson et al., 1993). Por exemplo, *Pseudechis porphyriacus* seleciona T_c s menores no verão, quando as temperaturas do ambiente estão mais quentes, do que na primavera, presumivelmente porque se alimentam menos no verão quando as presas são mais escassas

(Shine and Lambeck, 1990).

Muitas serpentes sofrem grandes flutuações na T_c durante o curso das estações (Peterson, et al., 1993) e mesmo ao longo de um único dia (Peterson, 1987; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001). Essas flutuações podem ter conseqüências relevantes uma vez que processos fisiológicos, comportamentais e de desenvolvimento são afetados pela temperatura podendo afetar a sobrevivência, crescimento e reprodução das serpentes (Huey, 1982; Stevenson et al., 1985). Desta forma, a análise das conseqüências da variação na T_c é de extrema importância para verificar a magnitude do impacto da temperatura sobre os diversos processos biológicos de determinada espécie. Conhecer os fatores proximais envolvidos na variação da T_c é fundamental para entender suas conseqüências ecológicas e evolutivas (Peterson et al., 1993).

A maior parte do conhecimento sobre a regulação da temperatura corpórea em ectotérmicos na natureza provém de estudos realizados com lagartos diurnos que termorregulam muito ativamente (Hertz et al., 1993; Diaz, 1997) e que ocupam regiões temperadas e habitats heterogêneos (e.g., desertos). Algumas poucas espécies de serpentes de regiões temperadas (Brown and Weatherhead, 2000; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001, Shine et al., 2003, Fitzgerald et al., 2003) tiveram sua ecologia termal adequadamente documentada, porém, sem exceção, tais espécies entram em períodos relativamente longos de inatividade durante o ano. Atualmente, é bastante incipiente o entendimento aprofundado sobre a atividade termorregulatória em serpentes tropicais (mas veja Chiaraviglio, 2006). De fato, mesmo a simples determinação da temperatura corpórea preferida raramente foi realizada para estas espécies de serpentes, tampouco investigações sobre a possível variação sazonal e circadiana deste parâmetro.

O presente trabalho mensura a variação sazonal e circadiana da T_c da jararaca-ilhoa,

Bothrops insularis (ver abaixo *Espécie de estudo* em MÉTODOS), em condições naturais. Além disso, investiga a inter-relação entre o comportamento termorregulatório e os fatores bióticos (e.g., tamanho dos indivíduos, diferenças entre sexos, estágio reprodutivo e estado digestivo) e abióticos (e.g., temperatura ambiente, umidade relativa, precipitação, radiação solar). Como tais fatores são integrados e de que maneira ditam o comportamento termorregulatório de *B. insularis* e, por conseguinte, sua T_c ? Como a disponibilidade de sítios térmicos pode moldar ou influenciar a atividade termorregulatória desses animais em escala temporal (sazonal e diária) e espacial (e.g., uso de substrato mais arbóreo ou terrestre, preferência por certos locais na ilha)? Ou ainda, os sítios térmicos disponíveis em seu hábitat limitam a atividade termorregulatória das jararacas-ilhoa?

Os resultados obtidos nesse estudo, além de elucidar aspectos primários relacionados à biologia de *Bothrops insularis*, podem fornecer importantes subsídios para o delineamento de estratégias de manejo, *in situ* e *ex situ*, que venham a ser adotadas visando à conservação desta espécie, criticamente ameaçada de extinção. Ademais, este trabalho amplia e aprofunda o conhecimento sobre a ecologia termal de serpentes neotropicais.

2 - OBJETIVOS

O objetivo geral deste estudo foi (1) documentar a ecologia termal da jararaca-ilhoa, *Bothrops insularis*, em seu ambiente natural a fim de prover uma análise descritiva do comportamento termorregulatório e da T_c dessa espécie e (2) elucidar como estes parâmetros são ditados/influenciados por fatores ambientais (temperatura local e de microhábitats, umidade relativa, precipitação, radiação solar, vento, características do substrato) e bióticos (tamanho dos

indivíduos, sexo, estágio reprodutivo, estado digestivo).

De maneira mais específica, procurou-se descrever a T_c e o comportamento termorregulatório das jararacas-ilhoa no período de um ano entre 2007 e 2008. Foi procedida, então, a comparação entre a T_c atingida *vs.* preferida, à luz dos custos e limitações impostos pelos fatores ambientais e bióticos. Finalmente, foi verificada a aplicabilidade, para uma serpente neotropical, do protocolo de índices termorregulatórios de Hertz et al. (1993) e do modelo de custo-benefício da termorregulação para lagartos de Huey e Slatkin (1976), estendido para répteis e contestado por Blouin-Demers e Nadeau (2005). Este objetivo geral compõe o cerne do presente estudo e é tratado no Capítulo 1 desta dissertação.

No Capítulo 2 são apresentadas sob a forma de nota biológica curta (*Short communication*) análises mais detalhadas dos dados de sub-seções apresentadas no Capítulo 1. Com base em informações da literatura foram testadas a possível ocorrência e magnitude de uma resposta termofílica pós-alimentar e alterações nos parâmetros termorregulatórios durante a gestação.

3 - MÉTODOS

3.1 – Espécie de estudo

Bothrops insularis (Figura 1) descrita em 1921 por Afrânio do Amaral é endêmica da Ilha da Queimada Grande (IQG, ver descrição da área de estudo abaixo). Trata-se de uma espécie criticamente ameaçada de extinção (mais alto grau de ameaça), incluída na “Lista Nacional das Espécies da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção” (Machado et al., 2005) e na “Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da Internacional Union for Conservation of Nature” (IUCN Red List, 2009). Algumas suposições acerca do tamanho populacional (entre 2000 e 4000

indivíduos) foram feitas desde a descrição da espécie (Marques et al., 2002b), porém, apenas recentemente o número de indivíduos foi estimado com base em amostragens sistematizadas na ilha, ficando próximo do limite inferior (2134 indivíduos, Martins et al., 2008). Todavia, suspeita-se que o tamanho populacional venha diminuindo ao longo dos últimos anos, declínio atribuído a retirada ilegal de exemplares da IQG (Martins et al., 2008).

A serpente *B. insularis* pertence à família Viperidae, subfamília Crotalinae, “grupo Jararaca”, juntamente com outra serpente endêmica insular, *Bothrops alcatraz*, do Arquipélago de Alcatrazes (Marques et al., 2002b) e com a jararaca comum do continente, *Bothrops jararaca*. Especula-se que *B. insularis*, assim como *B. alcatraz*, tenham ancestral comum semelhante a *B. jararaca* (Grazziotin et al., 2006). A diferenciação entre elas ocorreu provavelmente devido à especiação alopátrica há cerca de 11.000 anos atrás, como consequência do isolamento geográfico produzido pela elevação do nível do mar após o final da última glaciação (Salomão et al., 1999; Marques et al., 2002a; Martins et al., 2002; Wüster et al., 2005).

Entretanto, apesar desse parentesco, *B. insularis* apresenta diversas peculiaridades, como a especialização em sua dieta na fase adulta, constituída principalmente de aves migratórias (Marques et al., 2002a; Martins et al., 2002), o hábito mais arborícola que grande parte das serpentes do gênero *Bothrops* (Amaral, 1921a, 1927; Martins et al., 2002; Wüster et al., 2005) e atividade predominantemente diurna (Amaral 1921a, 1927, Duarte et al., 1995, Marques 2002a, embora também sejam encontradas ativas durante a noite, obs. pess.) e a ação diferenciada do seu veneno (Cogo et al., 1993; Zelanis et al., 2007, 2008). Além disso, apresenta diferenças morfológicas como o corpo delgado e a cauda ligeiramente preênsil (Amaral, 1927; Martins et al., 2001), características comumente observadas em serpentes arborícolas (Lillywhite and Henderson, 1993), além de coloração corporal amarelada e cauda escura (Amaral, 1921b, 1927).

Bothrops insularis é encontrada principalmente dentro da área florestada da ilha, sendo muito raramente avistada nas áreas abertas de capinzais.

Quanto à biologia reprodutiva, o pouco que se conhece deve-se principalmente ao estudo de Hoge et al. (1959), que descreveu algumas anormalidades sexuais nesta população, como a presença de hemipênis diferenciados em fêmeas. Entretanto, diversos aspectos permanecem controversos e questões básicas acerca das estratégias reprodutivas permanecem ainda desconhecidas. Trabalhos prévios relatam que a população de jararacas-ilhoa é composta por indivíduos machos, fêmeas e intersexos (Beçak et al., 1990; Duarte, 1999; Hoge et al., 1959). Contudo, um estudo detalhado recente sobre a biologia reprodutiva de *B. insularis* conclui que tal população é composta apenas por machos e por fêmeas intersexuadas, não existindo fêmeas sem o órgão copulatório masculino diferenciado (Kasperoviczus 2009). Essas fêmeas intersexuadas parecem se reproduzir em um ciclo maior que bienal (Kasperoviczus, 2009). O modelo reprodutivo, aparentemente sazonal, apresenta características semelhantes ao descrito para jararacas do continente (Almeida-Santos, 2005; Almeida-Santos and Salomão, 2002), porém, algumas particularidades relativas à reprodução (e.g., período de acasalamento, parturição, fecundidade), previamente detectadas nessa espécie insular (Almeida-Santos and Salomão, 2002; Hoge et al., 1959; Marques et al., 2002a,b), permanecem controversas. Machos possuem comprimento rostro cloacal (CRC) médio de 619.4 ± 58.4 mm e estão sexualmente maduros a partir de 505 mm (Kasperoviczus, 2009, mas ver Zacariotti and Marques, 2008). Fêmeas têm CRC médio de 721.2 ± 95.3 mm e estão sexualmente maduras a partir de 555 mm. Com exceção da cauda (que abriga o hemipênis maior e mais desenvolvido em machos) todos os atributos morfológicos (e.g., CRC, comprimento total, robustez) parecem ser maiores em fêmeas, evidenciando o dimorfismo sexual de tamanho (Kasperoviczus, 2009).

3.2 – Área de estudo

A Ilha da Queimada Grande está situada à cerca de 35 km da costa sul do Estado de São Paulo, Brasil, (latitude 24° 29'S, longitude 46° 41'W), nas vizinhanças de Itanhaém e Peruíbe (Figura 2). Possui área de 43 ha (0,43 km²) coberta por Mata Atlântica, havendo áreas abertas com predominância de gramíneas (Amaral, 1921a; Hoge, 1950; Duarte et al., 1995; Marques et al., 2002b). A área florestada (Floresta Atlântica Baixo Montana) recobre cerca de 24 ha da ilha (cf. Oliveira-Filho and Fontes, 2000).

Admite-se que a ilha teve o último evento de isolamento do continente há aproximadamente 11.000 AP (Vanzolini, 1973). A ilha é rochosa e escarpada, desprovida de praias arenosas, com cerca de 1500 metros de comprimento, 500 metros de largura e altitude máxima de 200 metros (Amaral, 1921a, Vanzolini, 1973, Duarte et al., 1995) (Figura 3). Tais características físicas, somadas à ausência de água potável para beber e condições meteorológicas (ventos fortes e mar agitado), limitam a chegada e permanência na ilha a poucos dias de trabalho por ano. O clima é tropical úmido e Hoge (1950), Hoge et al. (1959) e Duarte et al. (1995) reportam que as temperaturas ficam acima dos 22°C nos meses mais quentes e abaixo dos 18°C nos meses mais frios. O perfil climático mais detalhado da ilha foi registrado durante o nosso estudo por uma microestação meteorológica instalada no local (ver detalhes no item 3.4, Figura 4 e Tabela 1).

Esta ilha está dentro da área de proteção ambiental (APA) Cananéia – Iguape – Peruíbe criada em 1984, sendo considerada também uma área de relevante interesse ecológico - ARIE, ao largo dos municípios de Itanhaém e Peruíbe, decretada pelo governo brasileiro em 1985.

A biodiversidade da Ilha Queimada Grande inclui duas espécies de morcegos, dois anfíbios, três lagartos, dois anfisbenídeos e duas espécies de serpentes, *Dipsas albifrons* e a única

população de *Bothrops insularis* conhecida (Marques et al., 2002a), além de aves residentes e migratórias (63 espécies até o presente momento, A. Macarrão, com. pess.). Não há registro de mamíferos terrestres na ilha (Duarte et al., 1995; Marques et al., 2002a, obs. pess.).

3.3 - *Captura das serpentes e registro dos dados bióticos*

A coleta de dados foi realizada ao longo de quatro expedições à Ilha da Queimada Grande, com duração de cinco dias cada (totalizando três dias de trabalho no campo), nos seguintes períodos: início de junho (outono), fim de agosto (inverno), meados de dezembro (primavera) de 2007 e início de março de 2008 (verão). Adaptado a partir de Schuett (1992), subdivisões das estações do ano foram baseadas nas datas do calendário do Hemisfério Sul (Tabela 2).

As serpentes foram amostradas por procura visual ao longo de um transecto que atravessa a ilha em sua maior extensão. As serpentes foram procuradas examinando minuciosamente todos ambientes acessíveis visualmente, no chão e na vegetação, em diferentes horários do dia. Antes da captura, foram obtidos os dados de temperatura corpórea superficial (superficial, da pele dorsal) com termômetro de infravermelho (resolução 0,1 °C e precisão de $\pm 2\%$ da leitura) a uma distância média de 30 cm das serpentes. Após a tomada da temperatura superficial, os espécimes foram capturados cuidadosamente com auxílio de ganchos ou pinçães e liberados após obtenção de dados. Cada indivíduo foi cautelosamente forçado a entrar em tubo plástico com diâmetro apropriado ao seu tamanho, o que permitiu sua imobilização e manuseio, sem riscos de injúrias ao animal e ao operante (Fitch, 1987).

Para evitar (ou ao menos minimizar) possíveis erros na leitura da T_c cloacal, causados pela manipulação dos animais, a T_c cloacal foi a primeira variável a ser obtida e registrada logo após a captura dos indivíduos. Para tanto, utilizamos um termômetro digital com sonda (resolução

0,1°C e precisão de $\pm 1\%$) de leitura rápida cujo sensor externo foi inserido na cloaca dos animais. Os dados de T_c tomados desta forma foram aceitos apenas se os registros ocorressem até 30 segundos depois do início do procedimento de captura e contenção das serpentes. Durante o registro da T_c , a contenção dos animais foi realizada com o menor contato possível entre o corpo do animal e as mãos dos pesquisadores, em especial na região próxima a cloaca visando minimizar a transferência de calor entre as partes. Em seguida foram obtidos os seguintes dados: comprimento rostro-cloacal (CRC, em mm), da cauda (CC, em mm), massa (M, em g) com auxílio de fita métrica (precisão 1 mm) e dinamômetros portáteis (Pesola®). O sexo de cada indivíduo foi determinado avaliando a largura da cauda ou pressionando delicadamente a porção basal da cauda com os dedos sendo os hemipênis então evertidos. A experiência prévia demonstra que, como em outras espécies de *Bothrops*, os machos têm a cauda mais robusta do que as fêmeas (apesar das fêmeas de *B. insularis* também possuírem um hemipênis, este é menos desenvolvido do que nos machos, Kasperoviczus 2009). Todos espécimes de *B. insularis* foram apalpados suavemente para detectar a presença de conteúdo estomacal (itens alimentares), embriões ou folículos ovarianos (*cf.* Fitch, 1987). Antes da soltura, foi introduzido subcutaneamente um microchip de identificação no corpo da serpente, evitando assim a captura e coleta de T_c de um mesmo animal durante a mesma viagem.

3.4 - Dados ambientais

No exato local de captura de cada indivíduo foram registrados, consecutivamente às T_c 's, dados de umidade relativa do ar, vento, luminosidade, altura e tipo de substrato (chão ou vegetação), temperatura do substrato (com termômetro infravermelho, resolução 0,1°C e precisão de $\pm 2\%$, a uma distância de 30 cm), temperatura do ar e do substrato (ambas com termômetro digital com sonda, resolução 0,1°C e precisão de $\pm 1\%$).

Para amostragem da amplitude térmica disponível aos animais foram utilizados modelos físicos (ver item 3.5, a seguir). Dados climáticos do macroambiente (temperatura, precipitação, umidade relativa e radiação solar; Figura 4, Tabela 1) foram obtidos a partir de uma microestação meteorológica (HOBOWare® 2.2 - Onset Computer Co.), instalada em uma área aberta da ilha.

3.5 – *Temperatura ambiental operativa (Te)*

A amplitude de T_c 's disponíveis para um animal ectotérmico no campo é referida como temperatura ambiental operativa (T_e , originário de “operative environmental temperatures”). Em um experimento clássico envolvendo latinhas de cerveja cheias de água como modelos físicos de ectotérmicos, Heath (1964) demonstrou que T_e frequentemente diferia da temperatura ambiente e que estudos utilizando a temperatura ambiente como parâmetro de cotejamento para a T_c podem levar a conclusões equivocadas sobre a capacidade termorregulatória dos animais. T_e pode ser determinada usando modelos matemáticos que integram todos os parâmetros de troca de calor para prever a T_c de uma determinada espécie desde que as condições ambientais sejam fixas (Scott et al., 1982; Bakken, 1992). Modelos físicos são usados como “termômetros T_e ” e permitem quantificar, espacial e temporalmente, a amplitude das T_c que um ectotérmico potencialmente poderia explorar no campo. Isto proporciona a hipótese nula da termorregulação (i.e. termoconformidade: Hertz, 1992a, b; Hertz et al., 1993), a qual é posteriormente comparada com o espectro de T_c 's que o animal efetivamente explora dentre àquelas disponíveis no ambiente. É importante a percepção de que estes modelos são usados para prever a amplitude das possíveis T_c 's sobre dadas condições ambientais e não as temperaturas as quais os ectotérmicos selecionam.

Muitos estudos têm usado modelos físicos de serpentes para descrever o ambiente térmico (Peterson, 1982, 1987; Stevenson, 1983; Huey and Kingsolver, 1989; Charland, 1991; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001, 2002; Row and Blouin-Demers, 2006a). No presente estudo, como modelos físicos para a amostragem da T_e utilizamos tubos de cobre, preenchidos com água, de diâmetro semelhante ao das serpentes foco do nosso estudo, pintados com tinta da cor compatível com a reflectância média da superfície dorsal dos indivíduos (Peterson et al., 1993), levando em conta, além da reflectância, a absorptividade total de ambas as cores (tinta e serpente) (Porter, 1967). Dentro de cada modelo de cobre foi inserido um registrador/sensor de temperatura (TidBit®, HOBO, Onset Computer Co.), fixado na porção medial do tubo e programado para registrar leituras de temperatura em intervalos de 16 minutos.

Nossos modelos físicos foram testados contra espécimes recém-mortos de *B. jararaca*, espécie irmã de *B. insularis* (Grazziottin et al., 2006) e morfológicamente muito similar (obtidos no Laboratório de Herpetologia do Instituto Butantan). O registro simultâneo das leituras dos registradores de temperatura colocados nas carcaças das serpentes recém-mortas e nos modelos físicos durante um ciclo circadiano completo foi altamente correlacionada ($r^2 = 0,973$; $F_{1,90} = 3205,9$; $P < 0,001$; Figura 5) demonstrando que nossos modelos físicos eram adequados para realizar a amostragem da T_e .

Idealmente, os modelos físicos são distribuídos de forma aleatória no ambiente. Assim, os modelos foram distribuídos em pontos amostrais de maior representatividade dos sítios térmicos disponíveis para as jararacas-ilhoa na Ilha da Queimada Grande. O primeiro modelo permaneceu completamente exposto à radiação solar e demais intempéries em área aberta; o segundo foi posicionado à sombra, sobre o solo dentro da área florestada; e outros quatro modelos foram posicionados em diferentes alturas do estrato arbóreo – um, dois, cinco e sete metros. Os

registradores de temperatura das alturas intermediárias (dois e cinco metros) foram excluídos das análises devido ao inesperado mau funcionamento. Desta forma, foram obtidos 38550 registros de temperatura (amplitude das temperaturas disponíveis), dos quais foram calculadas médias horárias para cada microhábitat relatado acima. Apesar de possuímos o perfil térmico (T_e 's) de todos os meses do ano, utilizamos apenas as médias horárias relativas aos meses nos quais as coletas de dados ocorreram, ou seja, os meses nos quais a Ilha foi visitada e a T_c das serpentes registrada. Este procedimento provê um cotejamento de dados mais preciso, pois circunscreve a base de comparação (i.e., T_e) para um período menor ao redor do momento na qual a variável de interesse (T_c) foi registrada.

A partir dessas médias horárias, foram calculados os valores médio, máximo e mínimo das T_e 's de cada microhábitat em cada estação do ano (Tabela 3).

Para a comparação entre as T_c 's e as T_e 's foram calculados os índices preconizados em Hertz et al. (1993) (veja item 3.8). Para elemento de paridade com outros trabalhos, pequenas modificações destes índices (Christian and Weavers, 1996; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001) foram também adotadas no presente estudo.

3.6 - Inclinações de regressões e variância da T_c

A inclinação da regressão de T_c sobre T_a (medida usualmente onde o animal foi avistado pela primeira vez) é outra medida de termorregulação (Huey and Slatkin 1976): uma inclinação próxima de *zero* sugere perfeita termorregulação, ao passo que uma inclinação próxima de um com interceptação próxima de *zero* sugere termoconformidade. Este método, embora frequentemente utilizado, é inapropriado (Huey 1982; Dreisig 1984, Hertz et al., 1993). Em particular, T_a é apenas um dos muitos fatores biofísicos (e.g., radiação solar direta) que influencia a T_c de um animal (Porter et al. 1973; Bakken and Gates 1975; Tracy 1982; Stevenson 1985a, 1985b, Peterson et al.,

1993). Além disso, a T_a do microhabitat escolhido pelo animal é uma medida que não é representativa das temperaturas ambientais disponíveis (Tracy and Christian 1986; Bakken 1989). De fato, o animal poderia ter selecionado o sítio onde foi encontrado justamente devido à propriedade térmica daquele local em particular. Desta forma, a inclinação da regressão da T_c sobre a T_a não provê informação alguma sobre a acurácia da T_c (Hertz et al., 1993).

Diversos estudos também freqüentemente relacionam a variância da T_c ao comportamento termorregulatório. Por exemplo, uma pequena variância dos registros de T_c evidenciaria precisa/cuidadosa termorregulação. Entretanto essa relação não parece ser verdadeira uma vez que variâncias muito altas podem ser apresentadas por espécies que claramente termorregulam (ver Hertz et al., 1993 para exemplos).

3.7 - Preferência termal ou temperatura corpórea preferida (T_{pref})

Segundo Row and Blouin-Demers (2006a), o primeiro passo ao se estudar termorregulação é determinar a amplitude da T_c preferida (T_{pref}) de um organismo. Julga-se que a T_{pref} é uma T_c ótima que maximize a performance (Angilletta et al., 2002; Blouin-Demers et al., 2003), sendo freqüentemente determinada pela medida da T_c selecionada por indivíduos em um ambiente onde não existem custos termorregulatórios (Huey 1991, Hertz et al., 1993). Em geral, a determinação da T_{pref} é feita em laboratório, entretanto, devido à impossibilidade de retirar espécimes da ilha (dificultado pelo órgão governamental responsável), caracterizamos a T_{pref} de *B. insularis* em um gradiente térmico montado no ambiente natural da espécie (Ilha da Queimada Grande) semelhante ao método utilizado por Shine et al. (2002a) com *Gloydus shedaoensis* no campo. Foi preciso tentar criar uma situação onde as serpentes tivessem uma considerável amplitude de temperaturas potencialmente disponíveis, porém, sem que outros fatores (tais como

exposição a predadores e gastos energéticos com locomoção) pudessem influenciar na seleção da T_c (Hertz et al., 1993).

Uma área cimentada de 123 x 100 x 233 cm com a parte superior recoberta por tela (Sombrite®), para homogeneizar a entrada de luz, e com substrato homogêneo (serapilheira, folhas, galhos) foi utilizada como arena a fim de criar um gradiente térmico. Tal gradiente foi viabilizado pelo posicionamento de ventiladores e aquecedores portáteis (ambos de mesmo tamanho, cor e formato) nas extremidades opostas da arena. Condições adversas do campo dificultaram sobremaneira o controle de certas variáveis como, por exemplo, a amplitude de temperaturas oferecidas às serpentes no gradiente térmico. Com o passar das horas, com o avanço do período vespertino, as temperaturas mínimas caíam em pequena escala e as máximas diminuía em proporções maiores dentro da arena onde estavam os animais. Deste modo foi possível criar gradientes com temperaturas do substrato com amplitude de 24,5°C a 34,5°C (entre 12:00h e 15:00h) e de 19,8°C a 28°C (entre 15:00 e 18:00h) no inverno, e de 25,5°C a 38°C (entre 12:00h e 15:00h) e de 24,8°C a 35,8°C (entre 15:00 e 18:00h) no verão.

No inverno (estação mais fria) e no verão (estação mais quente), quatro e três jararacas-ilhoa adultas, respectivamente, foram capturadas e colocadas dentro da arena no período da manhã (10:00-12:00h) de um dia de sol. Após pelo menos duas horas de aclimação, os animais tiveram suas T_c 's registradas a cada 15 minutos, durante pelo menos três horas (entre 14:00-18:00h), com termômetro infravermelho ($\pm 2\%$), com o intuito de minimizar possíveis interferências no comportamento termorregulatório das serpentes (e.g., manusear/capturar indivíduos para medir T_c cloacal). *Bothrops insularis* possui hábito predominantemente diurno (Amaral, 1921a, Duarte et al., 1995, Marques et al., 2002a) e, desta forma, julgamos que o período de amostragem escolhido era o mais indicado para as medições da T_{pref} .

Pelo fato de existir considerável diferença entre a amplitude da T_{pref} nas duas estações registradas (inverno e verão), a T_{pref} determinada no inverno foi utilizada para todos os cálculos e análises referentes às estações mais frias do ano (outono e inverno) ao passo que a T_{pref} calculada no verão foi usada para as estações mais quentes (primavera e verão).

3.8 – Índices termorregulatórios

“Baseado em um trabalho empregando um modelo de custo-benefício para a termorregulação (Huey and Slatkin, 1976), Hertz et al. (1993) atraiu atenção ao fato de que a questão “Quão cuidadosamente um animal termorregula?” é um complexo de questões distintas e conectadas entre si. A resposta para tal complexo não requer simplesmente a análise da T_c do animal, mas também a comparação com as opções disponíveis no ambiente. Uma parte desse complexo de questões é “Quão variável é a T_c dos animais (“precisão” da termorregulação)?” Uma segunda questão a ser respondida é “Quão próximas as T_c s experimentadas ficam da temperatura corpórea preferida (T_{pref}) ou amplitude do ponto de ajuste (“acurácia” da termorregulação, db)?” Ainda, uma terceira pergunta seria “Até que ponto o comportamento termorregulatório poderia aumentar a suposta acurácia (“efetividade” da termorregulação, E)?” Por fim, o hábitat em que eles vivem permite que a T_c atinja a T_{pref} (qualidade termal do hábitat, de)?” Com base nessas questões, Hertz et al. (1993) proveram métodos para avaliar e quantificar a termorregulação. Esses métodos têm sido, desde então, utilizados (com pequenas modificações, ver Brown and Weatherhead, 2000; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001) em estudos focados na regulação da T_c em répteis (e.g., Bauwens et al., 1996; Fitzgerald et al., 2003; Ibarquengoytia, 2005; Row and Blouin-Demers, 2006a).

3.8.1 – Acurácia da temperatura corpórea (db) e qualidade termal do ambiente (de)

Seguindo Hertz et al. (1993), foi medida a acurácia da T_c (db) pelo cálculo do desvio, em valores absolutos, da T_c em relação à T_{pref} (i.e., $db = T_c - T_{pref}$). Quando a T_c registrada era maior que a T_{pref} , db foi calculada como a diferença entre a T_c e o limite superior da amplitude da T_{pref} . Quando a T_c registrada era menor que a T_{pref} , db foi calculada subtraindo a T_c do limite inferior da amplitude da T_{pref} . Quando T_c caía dentro da amplitude da T_{pref} , db foi igual a zero.

Para o cálculo da qualidade termal do hábitat (de) o mesmo foi feito, porém, utilizando as T_e 's (i.e., $de = T_e - T_{pref}$). Desta forma, foram então calculados os de 's médios horários (específicos para o microhábitat em que cada serpente foi encontrada e sua T_c registrada) para cada estação, levando em conta apenas o mês em que foi feita a amostragem das T_c 's e não todos os três meses que compunham a estação (Tabela 3). Com isso, foi assumido que a amplitude de temperaturas disponíveis para o animal era a mesma daquele microhábitat e época do ano em particular, ignorando as temperaturas que estariam disponíveis em outros hábitats. Por exemplo, se uma T_c foi amostrada às 15:30h no chão da área florestada, apenas o valor da média horária das T_e 's registradas no chão da floresta entre 15:00h e 16:00h naquele mesmo mês foi considerado, e seu desvio calculado em relação à T_{pref} .

3.8.2 – Índices de efetividade da termorregulação (E) e aproveitamento térmico (Ex)

O índice de efetividade da termorregulação, E , foi calculado como de médio menos db médio, em valores absolutos ($E = de - db$; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001). Este índice enfatiza a importância de comparar a amplitude para a qual um animal mantém sua T_c dentro da T_{pref} , em relação ao grau para o qual o hábitat permite a T_c estar dentro da T_{pref} (Row and

Blouin-Demers, 2006a). Valores positivos de E ($db > de$) sugerem certo grau de termorregulação; zero (db variando com a de) representa termoconformidade e valores negativos ($db < de$) indicam que os indivíduos evitam, naquela circunstância, aquele tipo de hábitat (Blouin-Demers and Weatherhead, 2001). Para fins de comparação, o E também foi calculado na sua fórmula original ($E=1-db/de$; Hertz et al., 1993), porém, ver discussão sobre limitações (Blouin-Demers and Weatherhead, 2001).

Baixos valores de E (i.e., ausência de termorregulação) podem aumentar por diferentes razões. Se T_c e T_e desviam consistentemente da T_{pref} , então a ausência de termorregulação por parte das serpentes poderia simplesmente refletir uma falta de oportunidade para termorregular. Por outro lado, se T_c e T_e estão ambas constantemente dentro da amplitude da T_{pref} , a ausência de termorregulação refletiria que as serpentes não necessitaram selecionar hábitats para manutenção da T_{pref} (Blouin-Demers and Weatherhead, 2001).

Enquanto essas circunstâncias podem variar considerando os valores de db e de , e adicionalmente E , Cristian and Weavers (1996) desenvolveram um novo índice que acessa diretamente a amplitude na qual um animal aproveita as oportunidades para a termorregulação, separando a resposta termorregulatória do animal da qualidade termal do ambiente. Ex é calculado como a soma do tempo que uma T_c individual está dentro da amplitude da T_{pref} , dividido pela soma do tempo que a T_e potencialmente permitiria que a T_c atingisse a T_{pref} . Por exemplo, se a T_e fica dentro da T_{pref} entre 12:00 e 14:00h e as T_c 's de um animal ficam dentro da T_{pref} entre 13:00 e 14:00h, o Ex seria igual a 50%. Seguindo Brown and Weatherhead (2000), também calculamos separadamente a proporção de observações que caíam acima e abaixo da T_{pref} . Foram classificados em três categorias os períodos quando a T_c excedia os limites da T_{pref} (ver explicação dos valores dessas T_c 's a seguir em RESULTADOS,

Temperatura corpórea preferida): (1) a proporção de T_c 's observadas quando *dentro* da amplitude da T_{pref} (i.e., $20,4\text{ °C} \leq T_c \leq 21,7\text{ °C}$ para outono e inverno; $24,9\text{ °C} \leq T_c \leq 26,3\text{ °C}$ para primavera e verão), (2) a proporção de T_c 's *abaixo* da T_{pref} (i.e., $T_c < 20,4\text{ °C}$ no outono e no inverno; $T_c < 24,9\text{ °C}$ na primavera e no verão) e (3) a proporção de T_c 's *acima* da T_{pref} (i.e., $T_c > 21,7\text{ °C}$ no outono e no inverno; $T_c > 26,3\text{ °C}$ na primavera e no verão).

3.9 - Licença para captura e marcação dos animais

Todos os animais foram capturados e marcados com microchips (Trovan®, ID-100) com permissão do Ministério do Meio Ambiente (MMA), Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), autorizado pelo Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO) (à Rafael P. Bovo, número 16189-1).

4 - TRATAMENTO DOS DADOS E ANÁLISE ESTATÍSTICA

Os dados foram transformados em seu logarítmo quando não obedeciam algumas das premissas dos testes paramétricos (normalidade, homogeneidade de variâncias e aleatoriedade). Quando as transformações não tiveram efeito, os dados foram mantidos em seu valor original e testes não-paramétricos foram utilizados. Cada serpente teve sua T_c registrada uma única vez dentro da mesma estação.

As T_c 's cloacais e superficiais (pele) foram comparadas para verificarmos o grau de congruência por teste de regressão linear. Julgamos que a temperatura cloacal seja a que melhor represente a T_c das serpentes, uma vez que a temperatura superficial (pele dorsal) está sujeita à variações relativamente transitórias que podem não representar a real temperatura dos animais

em um dado momento. A partir de então, quando não mencionado, todas as análises levam em conta apenas a T_c cloacal de *B. insularis*.

A T_c foi comparada entre as diferentes estações do ano e sexos, levando-se em conta a massa (em g) dos indivíduos, por meio de um modelo misto no programa JMP 5.1 (SAS Institute 2002). O modelo não incluiu a temperatura ambiental operativa (T_e) pelo fato desta não diferir da T_c (ver RESULTADOS, *Temperaturas corpóreas vs fatores ambientais*). A categoria “sexo” não levou em conta a idade (adultos e juvenis), sendo então dividida apenas entre machos e fêmeas, uma vez que a massa corpórea foi correlacionada com sexo/idade (T_c diminuindo com aumento da massa, ver RESULTADOS, *Variação sazonal da T_c e influência da massa corpórea*). Desta forma, a T_c (em log) foi considerada como a variável dependente (x) e estação do ano, sexo (machos e fêmeas) e massa (em log) como as variáveis independentes (y). O modelo final não incluiu o “sexo” e a interação entre as variáveis que influenciaram a variação da T_c (estação do ano e massa, ver RESULTADOS, *Variação sazonal da T_c e influência da massa corpórea*), pois tais categorias não influenciaram significativamente a T_c .

Primeiramente, considerando todos os desvios (db e de) dos dados originais de T_c e sua pareada T_e (originária esta última da média horária daquele mês), foram calculados o E 's propostos por Hertz et al. (1993) [$E=1-db/de$] e por Blouin-Demers and Weatherhead (2001) [$E=de-db$].

Para fins de comparação com um método utilizado por Hertz et al. (1993) e por Diaz (1997), amostras aleatórias (com substituição) obtidas das distribuições das T_e 's e T_c 's, computando o de e db , e posteriormente o E foram obtidas por meio do método de remostragem *bootstrap* (Efron, 1979). Este processo foi repetido 1000 vezes sendo determinados dessa forma

os intervalos de confiança (95%) do E (dessas 1000 estimativas de E) e comparados com os cálculos a partir dos dados originais (sem reamostragem).

Posteriormente, também a partir dos dados originais de T_b e T_e , os E 's foram calculados para cada estação do ano separadamente. O *bootstrap* também foi conduzido levando em conta as estações separadamente.

Alternativamente ao método de Hertz et al. (1993), para cotejamento com a T_c das serpentes foram utilizados os dados ambientais registrados no local exato de captura de cada indivíduo por meio de equipamentos portáteis (ver item 3.4). Após a triagem dos dados, selecionamos apenas variáveis que melhor atendiam e não violavam as premissas do teste de regressão múltipla. Variáveis ambientais que não acrescentavam resposta significativa ao modelo, i.e. que pouco explicavam a variação da T_c , foram descartadas. Os dados da microestação meteorológica, por serem originários de uma área aberta da IQG (local de baixa taxa de encontro de espécimes de jararacas-ilhoa), não foram, desta forma, selecionados para comparação com as T_c 's e são utilizados apenas para uma descrição do macroambiente (a ilha como um todo) ocupado pelas serpentes.

Com exceção do modelo conduzido no programa JMP 5.1 (SAS Institute 2002) e da técnica de reamostragem (*bootstrap*) efetuada no programa R (R Development Core Team, 2009), todos os testes estatísticos foram executados no programa Statistica (Statsoft, 2003). Exceto quando mencionado, os dados são apresentados como média \pm erro padrão. O nível de significância adotado foi de 0,05.

5 - RESULTADOS

Foram obtidos 173 e 168 registros de temperaturas corpóreas (T_c 's) cloacais (Figura 6) e superficiais (pele dorsal), respectivamente. Esses dados foram obtidos em início de junho (outono), meados de agosto (inverno), meados de dezembro (primavera) de 2007 e início de março de 2008 (verão). Deste total, 85 indivíduos eram machos ($CRC_{\text{médio}}=580\pm 79,5$ mm, $CC_{\text{médio}}=99,5\pm 13,3$ mm e $MASSA_{\text{média}}=79,3\pm 26,7$ g), dos quais 13 eram juvenis ($CRC_{\text{médio}}=441,8\pm 55,9$ mm, $CC_{\text{médio}}=76\pm 11,9$ mm e $MASSA_{\text{média}}=41,8\pm 13,4$ g) e 88 eram fêmeas ($CRC_{\text{médio}}=716,6\pm 107$ mm, $CC_{\text{médio}}=104,8\pm 17,4$ mm e $MASSA_{\text{média}}=181,1\pm 75,4$ g), das quais quatro estavam grávidas (ver Capítulo 2) e 14 eram juvenis ($CRC_{\text{médio}}=514\pm 67,8$ mm, $CC_{\text{médio}}=78,3\pm 15$ mm e $MASSA_{\text{média}}=65,9\pm 30$ g). Ao todo, vinte serpentes foram encontradas com conteúdo alimentar, nove deles recentes (tempo de ingestão estimado entre 24 a 48 horas após, pelo grau de integridade das presas regurgitadas, ver Capítulo 2).

Temperatura corpórea preferida (T_{pref})

No total, sete indivíduos foram capturados e colocados no gradiente térmico da arena montada no campo, e tiveram as T_c 's registradas provendo um total de 67 registros. Para cada indivíduo foram calculados os quartis (25 e 75%) da distribuição da T_c selecionada. Uma média das T_c 's dos quartis foi calculada para todos os indivíduos ficando a T_{pref} entre 20,4°C (limite inferior) e 21,7°C (limite superior) no inverno e entre 24,9 °C (limite inferior) e 26,3°C (limite superior) no verão (Figura 7). Estes foram então os valores utilizados para todos os cálculos dos índices termorregulatórios.

Se considerássemos esse mesmo intervalo (25 e 75%) para as T_c 's registradas na natureza (medidas com o mesmo termômetro infravermelho, para tomada de T_c 's superficiais), teríamos a

T_{pref} entre 16,1°C e 17,1°C no inverno e entre 22,5°C e 25,8°C no verão, intervalos abaixo da T_{pref} determinada em ambas as ocasiões dos experimentos na arena. Levando em conta as T_c 's cloacais, os intervalos de T_{pref} para indivíduos na natureza ficariam entre 16,8°C e 19°C no inverno (intervalo abaixo da T_{pref} determinada no gradiente) e entre 24 °C e 27,3°C no verão (sobrepuesto à T_{pref} determinada no gradiente, porém com amplitude maior). Os limites (25 e 75%) de T_c 's observadas na natureza foram, no geral, abaixo da T_{pref} medida nos gradientes térmicos, exceto para T_c 's cloacais no verão. Ou seja, as T_c 's seleccionadas pelas serpentes no gradiente térmico foram maiores que as seleccionadas por elas no campo.

Perfis de temperatura

As T_c 's cloacais (Figura 8) variaram de 15,8 a 30,1°C (21,9±0,25 °C) e as superficiais (pele dorsal) de 13,6 a 28,5 °C (20,6±0,24 °C, média ± erro padrão) (Tabela 4). Existiu uma correlação positiva significativa entre as T_c 's cloacais e superficiais das serpentes ($r^2 = 0,914$; $F_{(1,162)} = 1729,5$; $P < 0,0001$; Figura 9).

As T_c 's cloacais foram maiores que as T_c superficiais (pele dorsal) em todas as estações do ano (Tabela 4). Na média, as T_c 's cloacais (21,9°C) foram levemente superiores às temperaturas ambientais ($T_e = 21,6$ °C; T_a e T_s registradas consecutivamente às T_c 's, 21,4°C e 21,3°C, respectivamente) em todas as estações do ano, ao passo que as T_c 's superficiais (pele dorsal) apresentaram médias inferiores (20,6°C).

Dentro de uma mesma estação, as T_c 's de adultos e juvenis não diferiram entre si (Figura 10) fossem elas cloacais ou superficiais.

Variação sazonal da T_c e influência da massa corpórea

As T_c's das serpentes variaram significativamente entre as estações do ano (F=224,6; g.l.=3; P < 0,0001; T_c no **verão** > T_c no **primavera** > T_c no **outono** > T_c no **inverno**; Tabela 4, Figura 8) e diminuem com o aumento da massa corpórea (F = 5,97; g.l. = 1; P < 0,05).

Temperaturas ambientais operativas (T_e) e qualidade termal do hábitat (de)

A temperatura ambiental operativa (T_e) registrada na Ilha na Queimada Grande durante o período do estudo variou, em valores absolutos, de 7,1 a 55,6°C. Considerando todas as estações do ano juntas, a T_e média foi de 21,6±0,46°C e variou de moderada a amplamente durante o dia nos diferentes microhábitats (diferença mínima entre T_e máxima e T_e mínima igual a 2,56°C no chão de área florestada no **inverno**; e diferença máxima de 17,38°C em área aberta no **outono**; cálculos a partir dos valores da Tabela 3).

As T_e's diferiram significativamente entre as estações do ano (Kruskal-Wallis, H=18975,1; g.l.=3; n= 38550; P < 0,0001), com exceção da primavera e verão.

O de médio agrupando todos os microhábitats foi maior no inverno de 2007 (baixa qualidade termal), enquanto nas demais estações do ano (outono e primavera de 2007 e verão de 2008) os de's médios para áreas florestadas apresentaram desvios em menor escala (i.e. menos distantes do valor zero, valor este em que as T_e's seriam termicamente favoráveis, ficando próximas e/ou dentro da T_{pref}; ver valores na Tabela 3).

Em qualquer época, foi possível às serpentes atingirem a T_{pref} por meio da utilização da temperatura disponível no ambiente (porcentagens de de's dentro ou acima da T_{pref}, Tabela 3). Entretanto, embora tais valores permitissem que em algum momento do dia que as serpentes

pudessem atingir a T_{pref} , esses períodos foram relativamente pequenos (porcentagens baixas) ao longo do dia. Mesmo assim, os espécimes atingiram a T_{pref} em pelo menos algum período do dia (Figura 8) em todas as estações do ano. Nos meses mais frios (outono e inverno), as T_e 's dos microhabitats de áreas florestadas foram maiores nas madrugadas em relação as T_e 's de áreas abertas e apresentaram menor amplitude térmica (Figura 8), podendo indicar certa vantagem térmica para as serpentes.

Varição circadiana da T_c

O perfil das T_c 's médias horárias de *B. insularis* variou ao longo do dia e nas diferentes estações do ano (Figura 11). As menores T_c 's foram registradas nas noites de inverno e as maiores T_c 's nas tardes de verão. Existiu uma marcada variação do padrão diário dessas T_c 's principalmente no verão, embora alguns indivíduos tenham apresentado T_c 's semelhantes a outros tanto no período noturno quanto no diurno (Figura 11).

As T_c 's diferiram significativamente entre o período diurno e o noturno na primavera e no verão (Tabela 6, Figura 12).

Nos diferentes períodos do dia (diurno: 6:00-18:00h; e noturno: 6:00-18:00h), as diferenças (Delta T) entre as T_c 's cloacais das serpentes e as temperaturas do ar e substrato ($T_c - T_a$ e $T_c - T_s$) foram maiores durante o período noturno nas estações mais frias (outono-inverno) (Figura 13). Por outro lado, nas estações mais quentes (primavera-verão) o padrão inverteu-se (as diferenças entre T_c e T_a ou T_s foram maiores no período diurno).

Temperaturas corpóreas vs fatores ambientais

As T_c 's de todas as jararacas-ilhoa estão incluídas dentro da amplitude das temperaturas ambientais operativas (T_e 's) disponíveis (Figuras 6 e 7), não havendo diferença significativa entre elas ($T = -0,97$; $P = 0,32$).

As T_c 's foram altamente correlacionadas com as T_a e T_s , amostradas consecutivamente no mesmo ponto de encontro das serpentes (**T_c vs T_a** , teste de correlação de Spearman, $r = 0,96$; $gl = 168$; $P < 0,0001$ para T_c cloacal; $r = 0,92$; $gl = 164$; $P < 0,0001$ para T_c superficial; **T_c vs T_s** , $r = 0,95$; $gl = 170$; $P < 0,0001$ para T_c cloacal; $r = 0,73$; $gl = 161$; $P < 0,0001$ para T_c superficial). As T_c 's cloacais e superficiais das serpentes que estavam no chão vs T_c daquelas encontradas sobre a vegetação (i.e. T_c chão x T_c vegetação) não diferiram significativamente para nenhuma estação do ano (Tabela 5).

Refinando essas análises, porém, encontramos que durante o inverno as T_c 's das jararacas-ilhoa encontradas no chão foram maiores que a temperatura do ar (T_a) próxima ao substrato (Tabela 5). O mesmo foi verificado para os animais encontrados sobre a vegetação, durante a primavera (Tabela 5). As T_c 's cloacais foram significativamente maiores que as temperaturas do substrato (T_s) na primavera e no verão (Tabela 5). As T_c 's superficiais das serpentes que ocupavam a vegetação foram maiores que a T_s apenas no verão (Tabela 5). Na primavera, as T_c 's superficiais dos animais que foram encontrados no chão foram significativamente maiores que a T_s (Tabela 5).

Foram derivadas equações de regressão múltipla para quantificar a influência de fatores ambientais sobre a T_c das jararacas-ilhoa. Foram utilizadas variáveis ambientais (T_a , vento, umidade relativa do ar, luminosidade e altura do substrato) registradas no mesmo local de captura dos animais. A T_s foi excluída do modelo por apresentar alta correlação com a T_a ($r =$

0,98). A equação que incluiu apenas a T_a foi a que melhor explicou a variação da T_c (Regressão Múltipla, $R^2 = 0,92$; $F_{1,168} = 1939,7$; $P < 0,0001$), sendo responsável por 92% da variação observada. As demais variáveis ambientais parecem então influenciar muito pouco a T_c de *B. insularis* no seu ambiente natural.

Ausência de resposta termofílica pós-alimentar nas jararacas-ilhoa

As T_c 's das jararacas-ilhoa encontradas recentemente alimentadas (24-48h) não diferiram das não alimentadas encontradas em condições similares como horário, postura, microambiente ($t=-0,2$; $P=0,84$ para T_c cloacal; $t=0,68$; $P=0,51$ para T_c superficial). A massa corpórea parece não influenciar no estado digestivo, pois não diferiu entre indivíduos alimentados e não-alimentados (Tabela 1, Capítulo 2). As serpentes alimentadas não pareceram selecionar áreas mais abertas ou bordas de mata para termorregular, o que auxiliaria em uma possível otimização do processo digestivo.

Temperaturas corpóreas em jararacas-ilhoa grávidas

Durante a estação reprodutiva, as T_c 's de quatro fêmeas grávidas foram comparadas com as T_c 's de 66 fêmeas não-reprodutivas e machos (ver Figuras 1 e 2, Capítulo 2). Não foi possível detectar diferenças de T_c 's de fêmeas grávidas em relação a fêmeas não-reprodutivas e machos.

Índices termorregulatórios

O desvio médio da T_c em relação à amplitude preferida (db) foi $1,35^\circ\text{C}$. O desvio médio da temperatura dos modelos em relação à T_{pref} (de) foi $1,48^\circ\text{C}$. Utilizando esses valores, os índices

de efetividade da termorregulação de Hertz et al., (1993; [$E=1-db/de$]) e de Blouin-Demers and Weatherhead (2001; [$E=de-db$]) foram bastante similares (0,09 e 0,13, respectivamente). De modo geral, portanto, as jararacas-ilhoa podem ser consideradas praticamente termoconformadoras (valor de E próximos de zero), embora termorregulem em pequeno grau.

A partir da reamostragem (bootstrap) dos dados de T_c e T_e (computando os db e de , e então E), os db e de estimados foram iguais a 1,37 e 3,79, respectivamente. Os intervalos de confiança (95%) de E ficaram entre 2,06 e 2,79 (considerando $E=de-db$) e entre 0,57 e 0,69 (considerando $E=1-db/de$). Dessa forma, os cálculos que utilizaram os dados originais pareceram ser mais fidedignos ao comportamento termorregulatório de *B. insularis* do que as estimativas feitas por meio da reamostragem dos dados de temperatura.

Foram calculados os valores de db , de e E ($de-db$ e $1-db/de$) para cada estação do ano utilizando os dados originais (Figuras 14 e 15). As jararacas-ilhoa termorregularam mais efetivamente (valores de E positivos) nas estações mais frias (outono e inverno) e evitaram ambientes termicamente favoráveis (valores de E negativos) nas estações mais quentes do ano (primavera e verão) (Figura 15). Separando o ciclo circadiano em dia e noite, as jararacas-ilhoa termorregularam, no geral, mais efetivamente durante o período noturno (Figura 16).

Índice de aproveitamento térmico (Ex)

As T_c 's das jararacas-ilhoa foram registradas dentro ou cima da T_{pref} em um maior período (cerca de 20% a mais) que a T_e potencialmente oferecia a T_{pref} (i.e., T_e dentro ou acima da T_{pref}). Diferente de qualquer estudo já feito, o índice de aproveitamento térmico (Ex) de *B. insularis* extrapola os 100%, considerando todas as estações do ano juntas.

As T_c 's atingiram a T_{pref} em todas as estações do ano, todavia, no inverno e primavera dificilmente mantiveram-se por muito tempo. A porcentagem de observações das T_c 's em relação as T_{pref} 's variou ao longo do ano, com maior número de registros da T_c dentro da T_{pref} no outono e no verão (Figura 17). Ao separar o ciclo circadiano em dia (6:00 – 18:00h) e noite (18:00 – 6:00h) verificamos que a T_c atinge a T_{pref} em todas as estações do ano durante o dia (Figura 18).

6 – DISCUSSÃO

Considerações sobre o método utilizado

Todos os índices termorregulatórios apresentados no presente estudo são calculados em relação à T_{pref} , via de regra determinada em gradientes térmicos controlados em laboratório. Portanto, fatores como (1) a relativamente pequena amplitude de temperaturas (cerca de 10°C) disponíveis para as jararacas-ilhoa no gradiente térmico utilizado na determinação de sua T_{pref} (ver item 3.7), (2) a mudança sazonal da T_{pref} (Sievert and Hutchison, 1989; Hertz et al., 1993) e (3) a extrapolação das T_{pref} 's calculadas no inverno e no verão para cálculos de índices termorregulatórios no outono e primavera respectivamente, podem ter causado inacurácia no cálculo destes índices. Ainda, Shine et al. (2002a) calcularam a T_{pref} (chamada pelos autores de *thermal preferendum* no caso da serpente insular *Gloydus shedaoensis*) no hábitat natural da espécie de modo similar ao presente estudo, o que estabelece uma base de comparação para nossos dados.

Outro fator que potencialmente pode ter influenciado os nossos resultados é a natureza pontual dos registros da T_c , limitada a poucos dias por estação do ano. Por exemplo, na

primavera (mês de dezembro) nossa amostragem de campo foi realizada em dias de muito sol, incomuns dentro do mês que apresentou grande instabilidade climática (chuvas constantes, ver maior índice pluviométrico na Figura 4 A). Além disso, nossas viagens de campo estiveram sempre sujeitas a recorrentes alterações nas datas previamente propostas (meio de cada estação) devido a constantes mudanças do tempo e/ou clima à época das viagens (e.g., ressacas marinhas, chegada de frentes frias). Desta forma, a Tc e o comportamento termorregulatório das jararacas-ilhoa podem não ser os representativos mais fidedignos das estações do ano em que foram considerados neste estudo, principalmente no caso do outono e da primavera.

Ademais, os índices termorregulatórios de Hertz et al. (1993) foram preconizados para o estudo de lagartos diurnos de regiões temperadas e habitats heterogêneos (e.g., desertos) nos quais sua aplicabilidade é altamente confiável. Para quatro espécies de serpentes e uma anfisbena, de regiões bastante diferentes da nossa área de estudo, os índices, no geral, também pareceram ser aplicáveis (Apêndices 1 e 2). No caso de *B. insularis*, serpente de hábitos distintos e que ocorre em região com características abióticas diferentes daquelas reportadas para acima (ver Apêndices 1 e 2), a adequácia da aplicação dos índices termorregulatórios de Hertz et al. (1993) é ainda incerta. Além disso, Hertz et al. (1993) chamam a atenção para se levar em conta a história natural da espécie a ser estudada, pois a termorregulação está intimamente ligada a outros aspectos de um organismo tais como tamanho do corpo, tática de forrageio (Slip and Shine, 1988a), padrões de atividade (Tanaka, 1986) e estratégias fisiológicas (Stevenson et al., 1985). Dentro dessa perspectiva, a história natural pode ser outro fator responsável pela relativa inadequação do método para a análise dos padrões termorregulatórios de *B. insularis*.

O evidente custo de termorregular é a perda de tempo e energia, pois os períodos de termorregulação podem requerer deslocamentos e ocorrer mutuamente com outras atividades

importantes tais como forrageio e procura por parceiros para reprodução (Huey 1974; Grant and Dunham 1988; Adolph and Porter 1993). Em regiões tropicais, usualmente favoráveis termicamente (ao menos as temperaturas altas são mais fáceis de acessar, Shine and Madsen, 1996), as espécies teriam menor preocupação com a termorregulação, a qual afetaria apenas trivialmente as atividades biológicas dos répteis dessa região (Shine and Madsen, 1996).

Apesar das incertezas na aplicabilidade dos índices e das limitações impostas pelo local inóspito de estudo, o método provê indicativos que tornam os dados referentes a termorregulação mais facilmente comparáveis em sólida conceituação. Dentro das condições apresentadas, embora não fosse o ideal, os dados foram analisados da melhor forma concebível. Ao passo que forem melhoradas a logística e condições de permanência na ilha, estudos empregando a radiotelemetria ou técnica semelhante são desejáveis para elucidar hipóteses levantadas no presente estudo, além de reforçar as conclusões de mais frágil suporte.

Perfis de T_c

As T_c's médias cloacais e superficiais de *B. insularis* variaram sazonalmente e ao longo do dia e estão entre os menores valores já reportados para serpentes da família Viperidae (ver Brattstrom, 1965; Lillywhite, 1987; Mori et al., 2002). Durante a atividade, Graves and Duvall (1993) registraram T_c's mínimas de 5°C para *Crotalus viridis viridis* (média de 26,5°C e máxima de 36°C) e Brattstrom (1965) registrou T_c média de 21,1°C (máxima de 18 °C e mínima de 23,8°C) para *Crotalus pricei*. As jararacas-ilhoa apresentaram T_c média cloacal de 21.9 °C (máxima e mínima de 15,8 °C e 30,1 °C, respectivamente) e superficial de 20,6 °C (máxima e mínima de 13,6 °C e 28,5 °C). Sazima (1992) descreveu para *Bothrops jararaca*, espécie irmã de *B. insularis*, a relação entre 17 T_c's cloacais com a T_a (registrada consecutivamente) em região

de floresta semidecídua de Campinas, região sudeste do Brasil. As T_c 's de jararacas em deslocamento foram amostradas entre 18:25h e 19:25h, ficando entre 24 e 29 °C e as T_a 's entre 18 e 24°C. Já para indivíduos assoalhando entre 10:10 e 10:50h, as T_c 's ficaram entre 27 e 29 °C e as T_a 's entre 24 e 26°C. As T_c 's de *B. insularis* foram usualmente mais baixas que de *B. jararaca*, fato provavelmente relacionado a características térmicas impostas pelo ambiente (ilha) em que ocorrem. No futuro, estudos mais refinados (e.g., radiotelemetria), adotados após sobreposição das limitações logísticas referentes ao local de estudo, ajudariam a testar com rigor essa hipótese.

Em média, as T_c 's cloacais das jararacas-ilhoa (T_c 's = 21,9°C) foram levemente superiores às temperaturas ambientais (T_e = 21,6°C; T_a = 21,4°C e T_s = 21,3°C) em todas as estações do ano, enquanto as T_c 's superficiais (pele dorsal) apresentaram médias inferiores (20,6°C). O único trabalho que mediu as T_c 's cloacais e superficiais de uma serpente foi baseado apenas em um único indivíduo em laboratório (Benedict and Fox, 1931, mediram temperatura do reto e da pele de uma python), contudo, confirmando o padrão T_c cloacal > T_c superficial (pele). Em condições naturais, o presente estudo parece ser o primeiro a comparar concomitantemente ambas as T_c 's e descrever as relações entre elas.

Embora as T_c 's cloacais e superficiais sejam altamente correlacionadas neste estudo, existe uma diferença significativa entre elas (T_c cloacal > T_c superficial). Apesar da alta correlação, sugerimos que apenas o uso do registro das T_c 's superficiais provavelmente não seja suficiente para se estimar as T_c 's cloacais das serpentes, pois essa correlação nem sempre se mantém constante. Por exemplo, em todas as estações pudemos encontrar registros de T_c cloacal e superficial (pele dorsal) de indivíduos nas mesmas condições (e.g., horário, microhabitat ocupado, postura), porém sem que a relação T_c cloacal > T_c superficial se mantivesse constante

ou verdadeira. Alguns indivíduos apresentaram T_c cloacal e superficial idênticas, ao passo que outros apresentavam diferenças de até 3°C. Estado alimentar (e conseqüente termogênese pósprandial, ver Tattersall et al., 2004), estágio reprodutivo (Seigel and Ford, 1987) e ocupação recente do local no qual a serpente foi encontrada/medida, mas procedendo de local com propriedades térmicas distintas e desconhecidas (“shuttling behavior”, ver Dreisig, 1984; Stevenson, 1985b) podem contribuir para a explicação da existência ou não de tal diferença. Ademais, o posicionamento da serpente no ambiente, seu tamanho e postura, a temperatura ambiente, o vento e a umidade relativa locais são todos fatores potenciais que, em teoria, poderiam afetar a taxa de perda de água evaporativa cutânea e, conseqüentemente, ocasionar o resfriamento superficial do animal, em comparação com a T_c cloacal, devido à evaporação.

Temperatura corpórea preferida (T_{pref})

A T_c que serpentes exibem quando ativas pode variar de 10 a 40°C, mas a T_{pref} é relativamente uniforme, e usualmente é encontrada entre 25 e 35°C (Avery, 1982; Lillywhite, 1987). A amplitude da T_{pref} das jararacas-ilhoa no inverno (20,4 a 21,7°C) ficou bem abaixo desses valores, e no verão próxima do limite inferior (24,9 e 26,3°C) desse intervalo abordado na literatura.

As T_{pref} s de *B. insularis* selecionadas no gradiente térmico foram maiores que as T_{pref} s na natureza. Assim como muitas outras características ecológicas de répteis, os padrões termorregulatórios parecem ser filogeneticamente conservativos (Rummery et al., 1994). Em algumas espécies de serpentes, a T_{pref} parece ser reflexo mais de uma condição primitiva do que uma adaptação ao concomitante/coexistente ambiente termal (Angilletta and Werner, 1998). Isso

pode dar suporte a essa maior T_{pref} selecionada por *B. insularis* no gradiente térmico do que na natureza.

Uma consideração a ser feita é a escolha dos limites da T_{pref} . Desafortunadamente, não há um critério claro para a definição desse intervalo de temperatura. O uso do limite central 50% (Huey, 1982, Hertz et al., 1993), 68% (DeWitt and Friedman, 1979), ou 80% dos registros de T_c (Diaz, 1997) poderiam alterar substancialmente os cálculos deste estudo. Observações de campo sugerem que o comportamento termorregulatório e, conseqüentemente a T_c , podem mudar em resposta a outros fatores, como necessidades fisiológicas diferentes. Por exemplo, a preferência de fêmeas grávidas pode resultar em mudanças substanciais na precisão, acurácia e efetividade de termorregulação (Hertz et al. 1993) no curso de seu ciclo reprodutivo, ou, pelo menos, em algum período da gravidez.

Muitos processos fisiológicos ocorrem simultaneamente (Angilleta et al., 2002) sendo que a performance em atividades diversas pode ser integrada em uma única T_c para algumas espécies (Huey, 1982; Stevenson et al., 1985; Ji et al., 1995; Du et al., 2000), porém em outras a T_c ótima difere entre as performances fisiológicas (Van Damme et al., 1991; Ji et al., 1996). Uma solução para tal problema seria variar a T_{pref} de forma temporária para que processos específicos fossem executados em taxas máximas por alguns períodos. Outra solução seria selecionar uma única T_c que permitiria que um conjunto de processos fisiológicos procedesse, de forma concomitante, em taxas moderadas (Angilleta et al., 2002). No caso de *B. insularis*, a espécie parece adotar a primeira estratégia (corroborada pela replicação do experimento de determinação da T_{pref} no campo, diferente em diferentes épocas do ano), todavia, para algumas atividades a T_c ótima pode não ser atingida (e.g., pausa na espermatogênese no inverno, ver abaixo).

Variação sexual e ontogenética

Mudanças na T_c associadas ao status reprodutivo têm sido documentadas em répteis Squamata (Beuchat, 1986; Charland and Gregory, 1990; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001). Essas mudanças parecem ser mais pronunciadas quando fêmeas estão grávidas, as quais, desta forma, manteriam T_c 's maiores e menos variáveis, o que auxiliaria no amadurecimento dos embriões além de acelerar tal processo (Shine, 1980; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001), e poderia ser de grande importância para o sucesso reprodutivo (Rock et al., 2000). Esta hipótese tem sido confirmada para algumas espécies de serpentes (e.g., Brown and Weatherhead, 2000; Ladyman et al., 2003), mas não para outras (Sanders and Jacob, 1981; Isaac and Gregory, 2004).

Embora nosso registro seja limitado à natureza pontual e um pequeno número amostral (devido à raridade do encontro de serpentes grávidas), as quatro fêmeas de *B. insularis* encontradas nestas condições neste estudo não sugerem alterações em suas T_c 's e no seu comportamento termorregulatório quando comparadas com fêmeas não reprodutivas e machos. Embora em uma expedição à IQG no ano de 1995 uma fêmea grávida tenha sido observada exposta diretamente à radiação solar à época próxima ao período de parturição (O.A.V. Marques, com. pess.), não foi possível identificar qualquer alteração relacionada a esse tipo de comportamento em jararacas-ilhoa no presente estudo. Dada a escassez de dados dessa natureza relativos a espécies neotropicais, essas observações se tornam especialmente valiosas para fundamentar discussões acerca da evolução em estratégias reprodutivas nesse grupo.

Fêmeas de *B. insularis* copulam no outono e parem os filhotes no final do verão (Kasperoviczus, 2009). O inverno é referente ao final da chamada estação seca e fria e corresponde à estação de corte e provável cópula das jararacas-ilhoa (Hoge et al., 1959; Kasperoviczus, 2009). Uma maior limitação imposta pela escassez de recursos na ilha nessa

época (e.g., alimento), incluindo o efeito da temperatura ambiental (diminuição da qualidade termal), pode também ser um dos fatores que reflete de forma negativa na fecundidade e frequência reprodutiva, ambas relativamente baixas nessa espécie (O.A.V. Marques, com. pess.)

Os resultados do presente trabalho indicaram que indivíduos com menor massa corpórea (e.g., juvenis) preferem T_c 's mais altas. Além disso, a maior variância de suas T_c 's sugere que, indivíduos menores são, potencialmente, mais facilmente influenciados pelas flutuações da temperatura ambiente, o que é explicado pela sua maior relação superfície/volume que os torna mais susceptíveis as trocas de calor com o ambiente. Alternativamente, também é possível que os juvenis sejam menos restritivos em sua exploração do ambiente termal em comparação com os adultos, o que redundaria em uma maior variância das T_c 's.

Resposta termofílica pós-alimentar

A ingestão de presas relativamente grandes após longo período de jejum torna o processo digestivo de muitas espécies de serpentes fisiologicamente desafiante. Esse processo, entretanto, pode ser facilitado pela elevação da T_c , seja comportamental (Blouin-Demers and Weatherhead 2001) ou fisiologicamente (Tattersall et al., 2004). As T_c 's de nove jararacas-ilhoa encontradas recentemente alimentadas (item alimentar: *Elaenia mesoleuca*; cerca de 18% da massa corpórea das serpentes; ingeridas entre 24-48h, estimado pelo grau de integridade da presa após regurgitação induzida) não diferiram das T_c 's de indivíduos encontrados em condições similares (horário, postura, microhábitat). Embora nosso registro seja limitado a observações pontuais de T_c de indivíduos diferentes, nossos dados sugerem que a resposta termofílica pós-alimentar, em condições naturais, simplesmente não ocorra em *B. insularis*. De fato, enquanto essa resposta é comumente reportada em estudos realizados em condições laboratoriais com uso de gradientes

térmicos (ver revisão completa em Blouin-Demers and Weatherhead, 2001), sob condições naturais onde serpentes defrontam-se a outros fatores/limitações além da temperatura (e.g., umidade relativa, vento, presença de predadores) essa resposta é menos comum e/ou marcante (por vezes ausente) (ver Brown and Weatherhead, 2000), como verificado aqui para *B. insularis*.

Temperaturas corpóreas vs fatores ambientais

Foi verificada diferença entre as T_c 's cloacais de *B. insularis* e as temperaturas ambientais do entorno. Embora existam críticas na literatura sobre essa técnica/comparação (ver MÉTODOS, item 3.6), conduzimos essas análises pelo fato de que Peterson et al. (1993) discutem que as diferenças de temperatura entre as serpentes e o ar e substrato ao redor do local ocupado pelo animal seriam menores em períodos de baixos níveis de radiação como, por exemplo, à noite. Contudo, parte dos nossos resultados parece indicar o contrário: a diferença observada entre as T_c 's e o ambiente (T_a e T_s) foi maior no período noturno nas estações mais frias (outono e inverno).

A diferença entre as T_c e as T_a e T_s (coletadas no local de captura de cada indivíduo) podem indicar a manutenção de gradientes térmicos diferenciados, entre o animal e o ambiente, para cada fase do ciclo circadiano (dia e noite). Esta diferença é provavelmente gerada por meio de ajustes nas taxas de troca de calor de forma a conservar, durante o período noturno, parte do calor ganho ao longo do dia. Tais ajustes são freqüentemente reportados em animais ectotérmicos e normalmente envolvem alterações circulatórias e/ou comportamentais (McNab and Auffenberg, 1976; Turner, 1987; Randall et al., 1997; Seebacher, 1999; Dzialowski and O'Connor, 2001; Angilletta et al., 2002). No entanto, estes mecanismos geralmente são mais pronunciados em outros Squamata, pois a conservação de calor em serpentes seria dificultada

pelo corpo alongado e a alta relação superfície/volume, i.e., o calor ganho do ambiente seria rapidamente dissipado (Peterson et al., 1993). Nossas observações, porém, sugerem que, sob condições naturais, *B. insularis* é hábil em reduzir sua taxa de perda de temperatura durante a noite, e que isso é especialmente marcante para as estações mais frias do ano. O que, novamente, é um indicativo de que o animal parece exercer um controle ativo sob tais trocas. Estudos experimentais, com diferentes condições de temperatura, controladas em laboratório, são necessários para testar a validade destas nossas observações de campo.

As T_c's selecionadas na IQG limitam as atividades de Bothrops insularis?

Algumas espécies são ativas em uma T_c menor ou maior que a T_{pref} (Grant, 1990), ao passo que outras têm suas atividades limitadas ao tempo em que a T_{pref} pode ser mantida (Grant e Dunham, 1988). Em *B. insularis*, as médias relativamente baixas de T_c não limitaram a atividade em toda a sua extensão, uma vez que as serpentes permaneceram ativas e atingiram a T_{pref} durante o ano todo.

O comportamento termorregulatório das jararacas-ilhoa é caracterizado por moderada acurácia e precisão (menor [4,7 °C] e maior [7,9 °C] amplitude de variância no outono e verão, respectivamente). A E variou conforme a estação, sendo relativamente maior nas estações mais frias e menor nas estações mais quentes. Nestas estações quentes (primavera e verão), a T_{pref} presumivelmente pode ser mais facilmente atingida pelo fato das temperaturas ambientais estarem mais altas, não sendo necessário dedicar tempo e energia consideráveis no desempenho desta atividade. Além disso, essas serpentes teriam então melhores oportunidades térmicas para elevar a T_c devido ao maior tempo que a T_e está dentro da T_{pref} , permitindo assim, experimentar maiores variações na amplitude das T_c 's diárias.

O índice de aproveitamento térmico (Ex) de *B. insularis* (T_c 's dentro ou acima da T_{pref} 20% do tempo a mais do que a T_e oferecia) pode ser um indício da capacidade de escolha de sítios térmicos diferenciados em função do comportamento, contudo existem fortes indícios de que seja artefato devido ao método aplicado para seu cálculo (ver acima DISCUSSÃO, *Considerações sobre o método*). Como base para comparação temos Ex da serpente *Nerodia sipedon* igual a 44,4% (Brown e Weatherhead, 2000) e 22,4% para a serpente *Pantherophis obsoletus* (*Elaphe obsoleta obsoleta*, Blouin-Demers e Weatherhead, 2001). Esses valores são relativamente menores quando comparados com o Ex de algumas espécies de lagartos. Christian e Bedford (1995) reportaram valores de Ex que vão de 77 a 96%, dependendo da estação do ano, para o lagarto *Chlamydosaurus kingii* na Austrália. O Ex variou de 0% a 100%, dependendo da espécie e estação, e a média foi de 46% para as quatro espécies de lagarto monitor (*Varanus*) estudadas por Christian and Weavers (1996). Excluindo a possibilidade do método utilizado neste estudo ter ocasionado um desvio no Ex das jararacas-ilhoa, esta espécie parece aproveitar seu ambiente termal de maneira mais semelhante a algumas espécies de lagartos (Ex em torno de 100%) para os quais os valores de Ex são disponíveis, mesmo com marcadas diferenças em relação à biologia e hábitat entre as espécies. Dentro dessa perspectiva, devido a qualidade termal da ilha (de geral=1,49, i.e., temperatura ambiente cerca de 1,5 °C fora da T_{pref}) não ser tão baixa, os custos para termorregular não seriam muito altos e então *B. insularis* aproveitaria grande parte das oportunidades, quando não todas, que a T_e potencialmente oferecere a T_{pref} para regular sua T_c . Peterson et al. (1993) sugerem que serpentes podem encontrar sítios onde seja possível atingir T_c 's fora (no caso mais altas) da amplitude indicada pelos modelos biofísicos, contudo reforçamos a hipótese da limitação do método aplicado no presente estudo.

De que forma a qualidade termal da IQG e as atividades das jararacas-ilhoa influenciam no comportamento termorregulatório?

Em regiões tropicais, a variação sazonal da temperatura ambiental tende a ser discreta, entretanto, nos chamados trópicos sazonais, como é o caso da IQG, existe uma clara, embora não extrema, diferença na temperatura ambiente entre os períodos mais quentes e os mais frios do ano (Vrcibradic and Rocha, 2004).

Uma alternativa à diminuição da qualidade termal do microhabitat ocupado pelas jararacas-ilhoa seria uma migração vertical em certas épocas do ano, uma vez que *B. insularis* possui hábito semi-arborícola (Martins et al., 2002). A procura por sítios térmicos favoráveis na copa das árvores, onde exploraria níveis de radiação mais altos, como sugerido por Fitzgerald et al. (2003) para um elapídeo australiano de hábito arborícola (*Haplocephalus stephensii*), seria uma oportunidade para reduzir o custo imposto pela menor qualidade termal (ver Tabela 3) das áreas florestadas da ilha da Queimada Grande. Contudo, o nosso método de procura (visual limitada por tempo) não registrou maior proporção de indivíduos nas árvores nos meses mais frios nem a T_c dos exemplares de jararacas-ilhoa encontrados nas árvores apresentou diferenças significativas em relação às T_c 's dos indivíduos encontrados no chão em qualquer época do ano. Portanto, no momento, descartamos a possibilidade de migração vertical como forma de compensar uma queda sazonal na qualidade termal do ambiente. Destacamos, porém, que embora pareça improvável, é incerto afirmar que *B. insularis* possa se utilizar da parte superior do dossel (além dos limites de detectabilidade do método de amostragem utilizado) para assoalhar.

Presumivelmente, ectotérmicos adotam estratégia intermediária entre termoconformidade passiva e termorregulação ativa pela seleção de microhabitats e por tempo despendido para

elevação ou não da T_c em direção à T_{pref} (Huey, 1974; Huey and Slatkin, 1976). Mesmo sem regular ativamente a T_c , a T_{pref} seria mais facilmente atingida nas estações mais quentes (primavera e verão), como é o caso de *B. insularis*. A termoconformidade pode ser comum em espécies que vivem em áreas tropicais (Shine and Madsen, 1996), onde os valores da T_e dentro da amplitude da T_{pref} são geralmente disponíveis a um baixo custo termorregulatório.

Em qualquer época do ano, foi possível às serpentes atingirem a T_{pref} (valores positivos de T_e ocorrendo nas áreas abertas). Todavia, as jararacas-ilhoa raramente são encontradas em áreas abertas e quando o são, é altamente incomum a exposição direta à radiação solar e demais intempéries (obs. pess.). O mesmo foi observado para *B. jararaca* no continente (Sazima, 1988). Ainda assim, mesmo no inverno, alguns indivíduos de *B. insularis* atingiram T_c 's acima da T_{pref} . Blouin-Demers e Weatherhead (2001) reportaram que no caso de *Pantherophis obsoletus* (*Elaphe obsoleta*), que vive em ambientes termicamente desafiantes (grande amplitude de variação das temperaturas ambientais), quando a qualidade termal do hábitat era mais baixa essas serpentes utilizavam mais as áreas abertas para assoalhar, não alterando a efetividade da termorregulação. *Bothrops insularis* raramente é avistada assoalhando, exposta diretamente à radiação solar em áreas abertas. No entanto, a presença de mosaicos de sol e sombra ou mesmo de pequenas manchas de sol chão da floresta em locais onde o dossel é menos denso potencialmente poderia ser explorado por *B. insularis*, como de fato temos observado. Contudo, neste sentido nossas observações de campo não permitem testar com rigor o uso de tais áreas por *B. insularis* ou a ocorrência de “shuttling behavior”.

Provavelmente, a preferência de *B. insularis* pela área florestada seja uma forma de evitar considerável gasto energético seja devido a alterações comportamentais, como locomoção à procura de microhábitats com temperaturas mais elevadas, seja devido a alterações fisiológicas a

níveis extremos (em consequência da grande amplitude térmica) em um curto período (um único dia). Embora vertebrados ectotérmicos tenham habilidade limitada para controlar fisiologicamente a T_c , este “controle de temperatura” fisiológico (Bartholomew 1982) é tipicamente usado para modular taxas de ganho e perda. Mecanismos de controle fisiológico da temperatura em ectotérmicos incluem mudanças em propriedades radiativas da pele, além de ajustes nas taxas de ventilação e evaporação, fluxo sanguíneo periférico, frequência cardíaca, desvio intracardíaco e alterações da taxa metabólica (Bartholomew and Tucker, 1963; Bartholomew, 1982, Seebacher, 2003, Tattersall and Gerlach, 2005).

Outros aspectos relacionados à biologia de *B. insularis* tais como os reprodutivos parecem sofrer certa influência negativa da diminuição das temperaturas ambientais (menor qualidade termal do hábitat) durante o período mais frio do ano (inverno). Por exemplo, Kasperoviczus (2009) observou uma pausa no processo espermatogênico durante o inverno com recrudescência na primavera. A diminuição da T_c e da atividade podem trazer alguns benefícios como a diminuição do risco de ser predado (Crowder and Magnuson, 1986), de desidratação (Ladyman and Bradshaw 2003), além de limitar o gasto de energia (Charland and Gregory, 1989). Por outro lado, manter a T_c alta é essencial para forrageadores ativos, mas não para serpentes inativas que caçam por espreita (Huey, 1982; Mori et al., 2002). Conseqüentemente, pelo menos parcialmente as T_c 's relativamente baixas de *B. insularis* poderiam ser atribuídas também ao sedentarismo de seu comportamento de caça (por espreita). Shine et al. (2002a) sugerem que pelo fato do viperídeo *G. shedaonesis* não se locomover para termorregular devido ao comportamento de forrageio sedentário (senta-e-espera), a T_c seria determinada pela seleção de sítios de espreita (“ambushing sites”). Na parte florestada da IQG, por exemplo, a heterogeneidade das T_e 's disponíveis é relativamente baixa (Tabela 3), e então os sítios potenciais de forrageio seriam

equivalentes termicamente, não afetando de forma substancial o sucesso de captura de presas pelas jararacas-ilhoa. Corroborando com essa hipótese, mesmo nas estações frias, foi possível observar serpentes na ilha com conteúdo alimentar (Tabela 4). O menor número de indivíduos encontrados nessas condições nessas épocas provavelmente deve-se à menor disponibilidade de presas na IQG.

Shine et al. (2003) observaram que para *G. shedaoensis*, viperídeo insular da China, existe uma alta correlação entre T_c e T_a . Entretanto, os autores não descreveram esses animais como sendo simplesmente termoconformadores, pois as T_c 's mais altas não foram registradas na estação mais quente do ano (verão) e sim na primavera, época de maciça chegada de aves migratórias, as quais constituem o principal recurso alimentar dessas serpentes (Shine et al., 2003). De maneira similar, *Pseudechis porphyriacus*, elapídeo australiano, sincroniza a diminuição da T_c à época de menor disponibilidade de presas (Shine and Lambeck, 1990). As T_c 's de *B. insularis* foram altamente correlacionadas com as T_a e T_s (amostradas consecutivamente) parecendo, desta forma, haver grande influência das temperaturas ambientais sobre a T_c , ditando de maneira considerável o perfil das T_c 's ao longo do dia e das estações o ano. *Bothrops insularis* não parece sincronizar maiores T_c 's devido exclusivamente à época de maior disponibilidade de presas, pois coincidentemente na época mais quente (final da primavera e verão) é que foram registrados os principais picos migratórios de aves para a IQG (O.A.V. Marques e A. Macarrão, com. pess.). A T_a influencia fortemente a T_c das jararacas-ilhoa, podendo explicar quase que integralmente a variação da T_c , tendo os outros fatores ambientais como a umidade relativa do ar, a luminosidade, o vento, as características do substrato, menor impacto.

As T_c's relativamente baixas das jararacas-ilhoa limitam suas atividades na natureza?

Ao longo do tempo, as temperaturas relativamente mais baixas dentro da área florestada da IQG podem ter imposto a seleção de um amplo intervalo de temperaturas aceitáveis do corpo (além de T_c's médias menores), uma vez que os custos de termorregulação podem maiores que os benefícios (Huey, 1974; Hertz, 1974; Lee, 1980). Este cenário adaptacionista sugere que a sensibilidade termal fisiológica de desempenho também poderia ter sido modificada nesta espécie, e outras investigações para testar essa predição seriam de grande interesse.

Embora maiores temperaturas possam em teoria aumentar a performance da velocidade e precisão do bote nas jararacas-ilhoa e conseqüente sucesso no forrageio, como reportado para muitas espécies de serpentes (Shine et al., 2002b), a imobilidade requerida para uma efetiva camuflagem por *B. insularis* pode exceder o benefício de uma termorregulação mais precisa, como é o caso da insular *G. shedaoensis* (Shine and Sun 2002). Mesmo em estações frias, tem sido observado que as jararacas-ilhoa capturam presas (porém em menor quantidade devido a menor disponibilidade de presas nessas épocas), portanto altas T_c's não seriam cruciais para o sucesso no forrageio. Este fato não implica, entretanto, que assuntos termais não são importantes para as jararacas-ilhoa. Por exemplo, a espermatogênese no inverno pode ser negativamente influenciada pela diminuição da temperatura ambiente no inverno (Kasperoviczus, 2009).

Porque não sair da área florestada para manter por mais tempo a T_{pref}?

As implicações ecológicas e fisiológicas poderiam ser bastante negativas (custosas em termos energéticos e de sobrevivência) caso os indivíduos de *B. insularis* saíssem constantemente dos microhabitats florestados para assoalhar em áreas abertas. Evitar áreas em que a T_{pref} é disponível pode ser devido à presença de predadores ou escassez de alimento

(Huey e Slatkin, 1976; Crowder e Magnuson, 1983). No caso da Ilha da Queimada Grande, ambos fatores poderiam atuar. Falconídeos e corujas, potenciais predadores da jararaca-ilhoa, são comumente registrados na área de estudo (ver Duarte et al., 1995, A. Macarrão, com. pess.). Ademais, as presas típicas de *B. insularis* raramente são encontradas em áreas abertas e, nestes locais, parece improvável que as serpentes teriam sucesso considerável na captura. Adicionalmente, o gasto energético diário na atividade de locomoção seria alto, sem previsão de reposição (*B. insularis* depende consideravelmente de eventos migratórios de aves para alimentar-se). Não obstante, em microhabitats de área aberta, as jararacas-ilhoa contariam com outras desvantagens como exposição a ventos fortes (comparada com o continente, a ilha é relativamente desprotegida e ventos fortes advindos de correntes marítimas são comuns). Ademais, a exposição direta ao sol poderia acarretar em taxas mais rápidas de desidratação (Ladyman and Bradshaw, 2003), sendo um considerável problema para as jararacas da Ilha da Queimada Grande, uma vez que não existem fontes perenes de água doce na ilha para uma hipotética reposição imediata.

As jararacas-ilhoa poderiam aproveitar as fontes temporárias de água acumuladas de forma efêmera no ambiente (bromélias, orvalho). Um comportamento relacionado à coleta de água, descrito para ambientes onde existe escassez desse recurso, foi registrado em juvenis da espécie *Bothrops moojeni* em laboratório (Andrade and Abe, 2000) e para algumas outras espécies no campo (Louw, 1971). Por meio do enrodilhamento do corpo, serpentes foram observadas coletando água. Mesmo em épocas quando a umidade relativa do ar caiu para valores baixos (40%) em relação à média relativamente constante durante o ano registrado do presente estudo (entre 80 e 95%), não foram avistados indivíduos de *B. insularis* ingerindo ou apresentando comportamento relativo à conservação/coleta da água sobre o corpo. Contudo, embora possa

existir problema em relação à escassez temporária de água na ilha, no geral há que se considerar a elevada umidade relativa do ar durante boa parte do ano, fato que pode contribuir para não haver problema para as jararacas-ilhoa quanto ao balanço hídrico, principalmente se estas serpentes se mantiverem dentro da área florestada (mais protegida de maiores variações). Estudos em laboratório permitiriam isolar essa variável e responderiam com maior precisão sobre a magnitude de sua importância.

Modelo de custo-benefício da termorregulação

O modelo de custo-benefício da termorregulação prediz que lagartos que vivem em habitats onde seria muito dispendioso termorregular com precisão tenderiam, no geral, à termoconformidade (Huey and Slatkin 1976). Este modelo foi estendido para discussão da regulação da T_c em répteis no geral por Blouin-Demers and Nadeau (2005), sendo inclusive negado para muitas espécies (Blouin-Demers and Nadeau, 2005; Row and Blouin-Demers, 2006a). No geral, as jararacas-ilhoa termorregularam mais precisamente quando a qualidade termal do habitat era menor, i.e. nas estações mais frias. Contudo, este comportamento se justificaria não pelo fato de que a termoconformação seria desvantajosa em relação à termorregulação (hipótese proposta por Blouin-Demers and Nadeau, 2005) nas estações mais frias na IQG e, dessa forma, os animais termorregulariam ativamente, mas sim porque não seria extremamente custoso termorregular nessas épocas. A T_c observada na IQG foi por volta de 1.5°C fora da T_{pref} , então presumivelmente não haveriam muitos custos envolvidos para a T_c atingir a T_{pref} , hipótese corroborada pelo fato de que em todas as estações do ano a T_c atinge a T_{pref} .

A serpente *Lampropeltis triangulum* de área de floresta aberta da região temperada termorregula mais quando a qualidade termal do hábitat diminui, pois o custo de termoconformar é muito maior que o benefício que a termorregulação traz (Row and Blouin-Demers, 2006b). No caso de *B. insularis*, tal padrão não se mostra similar, provavelmente porque a qualidade termal do hábitat é consideravelmente menor para *L. triangulum* (entre 7,13 e 13,92 para área florestada e aberta, respectivamente) do que para as jararacas-ilhoa (entre 0,87 a 4,91 para área florestada e aberta, respectivamente). Dessa forma, *B. insularis* poderia optar pela termoconformação, pois os custos desta estratégia não seriam maiores que os benefícios da procura ativa pela regulação da T_c . A IQG parece ser um hábitat relativamente favorável do ponto de vista térmico para as jararacas-ilhoa. Estas serpentes provavelmente utilizam os mosaicos transitórios de sol e sombra disponíveis dentro da área florestada, assim como *B. jararaca* (Sazima, 1988). De fato, a qualidade termal da IQG (cerca de 1,5°C) é maior do que todas as áreas dos estudos que mediram esse fator no contexto do modelo de Huey e Slatkin (1976), com de média geral em torno de 5,5 °C e máxima igual a 10,4 °C (Apêndice 1).

Estudos de campo com as serpentes *Pantherophis obsoletus* e *Lampropeltis triangulum* sugerem que estes animais selecionam preferencialmente hábitats de alta qualidade termal, tais como bordas (limites entre florestas e hábitats abertos), onde uma vasta gama de temperaturas é facilmente disponível, apoiando a noção de que hábitats de baixo custo facilitam a termorregulação comportamental (Blouin-Demers and Weatherhead, 2002; Row and Blouin-Demers 2006b).

Em resumo, a aparente termoconformidade de *B. insularis* (“pooling” T_c e T_a medida consecutivamente, ambas são altamente correlacionadas, $r=0,96$), pode ser explicada não pela

ausência de uma termorregulação mais ativa, mas, ao menos parcialmente, pela relativa alta qualidade termal do ambiente.

7 - CONCLUSÕES

A ecologia termal da jararaca-ilhoa é caracterizada pela manutenção de T_c 's relativamente baixas, geralmente em torno de 22°C , e está entre as menores reportadas para serpentes da família Viperidae.

As jararacas-ilhoa são usualmente termoconformadoras, contudo, não raro, podem atingir a T_{pref} em todas as estações por meio de ajustes termorregulatórios comportamentais e/ou fisiológicos.

A IQG parece ser, no geral, um ambiente termicamente favorável para essas serpentes (qualidade termal cerca de $1,5^\circ\text{C}$ fora da T_{pref}), provavelmente porque os custos impostos pelo hábitat para elevar a T_c são relativamente baixos.

Os dados coletados entre os anos de 2007 e 2008 indicaram que *B. insularis* sofre forte influência da variação sazonal da temperatura ambiente. No geral, o perfil das T_c 's está ligado em maior proporção a características climáticas do ambiente em que vive (ilha) do que a fatores bióticos (e.g., reprodução, alimentação) e possivelmente filogenéticos.

Em condições naturais, as T_c 's das jararacas-ilhoa sugerem ausência da resposta termofílica pós-alimentar e que fêmeas grávidas não apresentam evidências de alteração de seu comportamento termorregulatório quando comparadas com fêmeas não reprodutivas e machos.

Para espécies de serpentes neotropicais, este é o primeiro estudo da ecologia termal realizado inteiramente sob condições naturais e com a observação dos rigores metodológicos

propostos por Hertz et al. (1993). Nossas análises corroboram com a necessidade de se considerar a história natural da espécie na tentativa de interpretar sua ecologia termal.

O comportamento termorregulatório de *B. insularis* parece corroborar com o modelo de custo-benefício da termorregulação proposto por Huey and Slatkin (1976), em que os benefícios da termoconformidade excederiam os custos que uma termorregulação mais precisa traria.

Nossos resultados fornecem dados relevantes sobre a biologia das jararacas-ilhoa e podem servir como subsídios para a implementação de ações visando a conservação desta espécie criticamente ameaçada de extinção, e que nos últimos 10 anos parece ter seu tamanho populacional diminuído drasticamente.

8 - PERSPECTIVAS DE ESTUDO

Tão breve quanto possível, pretende-se iniciar a conservação *ex situ* de *Bothrops insularis* no Laboratório Especial de Ecologia e Evolução do Instituto Butantan. O órgão governamental responsável no País conferiu licença para trazer, até o momento, cinco indivíduos. Os resultados obtidos no presente estudo podem servir de guia para protocolar as necessidades fisiológicas e ambientais pertinentes a essas serpentes, pelo menos no que diz respeito as necessidades termais da espécie. O estudo *in situ*, coordenado pelo pesquisador do Instituto Butantan Otavio A. V. Marques, segue em andamento. Experimentos mais direcionados (e.g., testar resistência à desidratação, medir metabolismo das serpentes) têm sido planejados e deverão ser realizados em campo nas próximas viagens.

9 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adolph, S. C. and Porter, W. P. 1993. Temperature, activity and lizard life histories. *The American Naturalist* 142: 273-295.
- Almeida-Santos, S.M. 2005. Modelos reprodutivos em serpentes: estocagem de esperma e placentação em *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae). Tese de Doutorado em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres. Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo. Estado de São Paulo, Brasil.
- Almeida-Santos, S.M. and Salomão, M.G. Reproduction in neotropical pitvipers, with emphasis on species of the genus *Bothrops*. pp. 445-462. In: G.W. Schuett, M. Höggren, M.E. Douglas and H.W. Greene (Eds.), *Biology of the vipers*. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain.
- Amaral, A. 1921a. Contribuição para o conhecimento dos ophidios do Brasil. Parte II. Biologia da nova espécie, *Lachesis insularis*. Anexos das Memórias do Instituto Butantan 1: 39-44.
- Amaral, A. 1921b. Contribuições para o conhecimento dos ophidios do Brasil. Parte I. Descrição de uma nova espécie. Anexos das Memórias do Instituto Butantan 1:18-37.
- Amaral, A. 1927. Excursão à Ilha da Queimada Grande: notas sobre a biologia de uma *Lachesis* ali existente. Col. Trab. Inst. Butantan 2: 49-57.
- Amaral, A. 1929. Contribuição ao conhecimento dos ophidios do Brasil. IV. Lista remissiva dos ophidios do Brasil. Memórias do Instituto Butantan 4:69-125.
- Andrade, D.V. and Abe, A.S., 2000. Water collection by the body in a viperid snake, *Bothrops moojeni*. *Amphibia-Reptilia* 21:485-492.
- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H. and Navas, C.A., 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27: 249-268.

- Angilletta, M.J. and Werner, Y.L. 1998. Australian geckos do not display diel variation in thermoregulatory behavior. *Copeia* 1998: 736-742.
- Avery, R.A. 1982. Field study of body temperature and thermoregulation. pp. 93-166. In: Gans, C. and Pough, F.H. (Eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 12. Academic Press, New York.
- Bakken, G.S. 1989. Arboreal perch properties and the operative temperature experienced by small animals. *Ecology* 70:922-930.
- Bakken, G.S. 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist* 32 (2): 194-216.
- Bakken, G.S. and Gattes, D.M. 1975. Heat-transfer and analysis of animals: some implications for field ecology, physiology, and evolution. pp. 255-290. In: D. M. Gates and R. B. Schmerl, eds. *Perspectives in biophysical ecology*. Springer, New York.
- Bartholomew, G.A. and Lasiewski, R.C. 1965. Heating and cooling rates, heart rate and simulated diving in the Galapagos marine iguana. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 16: 573-582.
- Bartholomew, G.A. 1982. Physiological control of the body temperature. pp. 167-211. In: C. Gans and F.H. Pough, eds., *Biology of Reptilia*, Vol.12, Academic, New York.
- Bartholomew, G.A. and Tucker, V.A. 1963. Control of changes on body temperature, metabolism, and circulation by the agamid lizard, *Amphibolurus barbatus*. *Physiological Zoology* 3: 199-218.
- Bauwens, D., Hertz, P.E. and Castilla, A.M. 1996. Thermoregulation in a lacertid lizard: The relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology* 77 (6): 1818-1830.
- Beuchat, C. A. 1986. Reproductive influences on the thermoregulatory behaviour of a live bearing lizard. *Copeia* 1986 (4): 971-979.

- Beçak, M.L., Rabello-Gay, M.N., Beçak W., Soma, M., Batistic, R.F. and Trajtengertz, I. 1990. The W chromosome during the evolution and in sex abnormalities of snakes. DNA content, Cbanding. In: Olmo E. Cytogenetics of amphibians and reptiles. Basel: Birkhauser Verlag; p. 221-240.
- Benedict, F.G. and Fox, E.L. 1931. Body temperature and heat regulation of large snakes. Proceedings of the National Academy of Sciences 17: 584-587.
- Blouin-Demers, G. and Weatherhead, P.J. 2001. Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. Ecology 82 (11): 3025-3043.
- Blouin-Demers, G. and Weatherhead, P.J. 2002 Habitat-specific behavioral thermoregulation by black rat snakes (*Elaphe o. obsoleta*). Oikos 97: 59-68.
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P.J. and McCracken, H.A. 2003. A test of the thermal coadaptation hypothesis with black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) and northern water snakes (*Nerodia sipedon*). Journal of Thermal Biology 28: 331-340.
- Blouin-Demers, G. and Nadeau, P. 2005. The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. Ecology 86: 560-566.
- Brattstrom, B.H. 1965. Body temperatures of reptiles. Am. Midl. Nat. 73: 376-422.
- Brown, G. and Weatherhead, P.J. 2000. Thermal ecology and sexual size dimorphism in northern water snakes, *Nerodia sipedon*. Ecological Monographs 70: 311-330.
- Charland, M.B. 1991. Reproductive ecology of female garter snakes (*Thamnophis*) in southeastern British Columbia, Doctoral Thesis, Univ. Vitoria, British Columbia.
- Charland, M.B and Gregory, P.T. 1989. Feeding rate and weight gain in postpartum rattlesnakes, do animals that eat more always grow more? Copeia 1989, 211-214.

- Charland, M.B. and Gregory, P.T. 1990. The influence of female reproductive status on thermoregulation in a viviparous snake, *Crotalus viridis*. *Copeia* 1990 (4): 1089-1098.
- Chiaraviglio, M. 2006. The effects of reproductive condition on thermoregulation in the Argentina Boa Constrictor (*Boa constrictor occidentalis*) (Boidae). *Herpetological Monographs* 20: 172-177.
- Cogo, J.C., Prado-Franceschi, J., Cruz-Höfling, M.A., Corrado, A.P. and Rodrigues-Simioni, L. 1993. Effect of *Bothrops insularis* venom on the mouse and chick nerve-muscle preparation. *Toxicon* 31: 1237-1247.
- Cowles, R.B. and Bogert, C.M. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83: 261-296.
- Christian, K.A. and Bedford, G.S. 1995. Seasonal changes in thermoregulation by the frillneck lizard, *Chlamydosaurus kingii*, in tropical Australia. *Ecology* 76: 124-132.
- Christian, K.A. and Weavers, B.W. 1996. Thermoregulation of monitor lizards in Australia: An evaluation of methods in thermal biology. *Ecological Monographs* 66 (2): 139-157.
- Crowder, L.B. and Magnuson, J.J. 1983. Cost-benefit analysis of temperature and food resource use: a synthesis with examples from fishes. pp. 189-221. In: W. P. Aspey and S. I. Lustick (Eds.), *Behavioral Energetics: The Costs of Survival in Vertebrates*. Ohio State University Press, Columbus.
- Dean W. 1996. *A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira*. São Paulo: Companhia das Letras. 484 p.
- DeWitt, C. B. and Friedman, R. M. 1979. Significance of skewness in ectotherm thermoregulation. *American Zoologist* 19:195-209.

- Diaz, J.A. 1997. Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology* 11:79-89.
- Dreisig, H. 1984. Control of body temperature in shuttling ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 9: 229-233.
- Du, W. Yan, S. and Ji, X. 2000. Selected body temperature, thermal tolerance and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in adult blue-tailed skinks, *Eumeces elegans*. *Journal of Thermal Biology* 25: 197-202.
- Duarte, M.R. 1999. "Microhabitat e relações térmicas da jararaca-ilhoa, *Bothrops insularis*". Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências. UNESP – Campus de Botucatu. 43 p.
- Duarte, M.R.; Puerto, G. and Franco, F.L. 1995. A biological survey of the pitvipers *Bothrops insularis* Amaral (Serpentes, Viperidae): an endemic and threatened offshore island snake of southeastern Brazil. *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 30: 1-13.
- Dzialowski, E.M. and O'Connor, M.P. 1999. Utility of blood flow to the appendages in physiological control of heat exchange in reptiles. *Journal of Thermal Biology* 24: 21-32.
- Dzialowski, E.M. and O'Connor, M.P. 2001. Physiological control of warming and cooling during the simulated shuttling and basking in lizards. *Physiological and Biochemical Zoology* 74(5): 679-693.
- Efron, B. 1979. Bootstrap methods: another look at the jackknife. *Annals of Statistics* 7: 1-26.
- Fitch, H. S. 1987. Collecting and life-history techniques; pp. 143-164. In: R.A. Seigel, J. Collins and S. S. Novak (Eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. MacGraw- Hill and Company, New York. 529 p.

- Fitzgerald, M., Shine, R. and Lemckert, F. 2003. A reluctant heliotherm: thermal ecology of the arboreal snake *Haplocephalus stephensii* (Elapidae) in dense forest. *Journal of Thermal biology* 28: 515-524.
- Grant, B. W. 1990. Trade-offs in activity time and physiological performance for thermoregulating desert lizards, *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71 (6): 2323-2333.
- Grant, B.W. and Dunham, A.E. 1988. Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology*, 69: 167-176.
- Graves, B.M. and Duvall, D. 1993. Reproduction, rookery use, and thermoregulation in free-ranging, pregnant *Crotalus viridis viridis*. *Journal of Herpetology* 27: 33-41.
- Grazziotin, F.G., Monzel, M., Echeverrigaray, S. and Bonatto, S.L. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Ecology* 15: 3969-3982.
- Greenwald, O.E. and Kanter, M.E., 1979. The effects of temperature and behavioral thermoregulation on digestive efficiency and rate in corn snakes (*Elaphe guttata guttata*). *Physiological Zoology* 52, 398-408.
- Gregory, P.T. 1982. Reptilian hibernation; pp. 53-154. In: C. Gans, and F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York.
- Heath, J.E. 1964. Reptilian thermoregulation: evaluation of field studies. *Science* 146: 784-786.
- Hertz, P.E. 1992a. Evaluating thermal resource partitioning by sympatric lizards *Anolis cooki* and *A. cristatellus*: A field test using null hypotheses. *Oecologia (Berlin)* 90: 127-136.
- Hertz, P. E. 1992b. Temperature regulation in Puerto Rican Anolis Lizards: a field test using null hypotheses. *Ecology* 73: 1404-1417.

- Hertz, P.E.; Huey, R.B. and Stevenson, R.D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* 142 (5): 796-818.
- Hoge, A.R. 1946. Um novo lagarto da Ilha da Queimada Grande. *Memórias do Instituto Butantan*: 19:241-248.
- Hoge, A.R. 1950. Notas erpetológicas 7. Fauna erpetológica da Ilha da Queimada Grande. *Memórias do Instituto Butantan* 22: 151-172.
- Hoge, A.R., Belluomini, H.E., Schreiber, G. and Penha, A.M. 1959. Sexual abnormalities in *Bothrops insularis*. *Memórias do Instituto Butantan* 29: 17-88.
- Huey, R. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. *Science* 184: 1001-1003.
- Huey, R.B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles; pp. 25-67. In: C. Gans, and F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York.
- Huey, R.B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist* 137, Supplement Habitat Selection (Jun.1991), S91-S115.
- Huey, R.B. and Kingsolver, J.G. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 131-135.
- Huey, R. B. and M. Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology* 51:363–384.
- Ibargüengoytia, N. 2005. Field, select body temperature and thermal tolerance of the syntopic lizards *Phymaturus patagonicus* and *Liolaemus elongates* (Iguania: Liolaemidae). *Journal of Arid Environments* 62(3): 435-448.

- Isaac, L.A. and Gregory, P.T. 2004. Thermoregulatory behavior of gravid and non-gravid female grass snakes (*Natrix natrix*) in a thermally limiting high-latitude environment. *Journal of Zoology (London)*: 264: 403-409.
- IUCN, 2009. 2009 IUCN Red List of Threatened Species. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on April, 20th 2009.
- Jaeger, R.B. and Garbor, C.R. 1993. Postprandial thermophily in rough green snakes (*Opheodrys aestivus*). *Copeia* 1993: 1174-1776.
- Ji, X., Du, W. and Sun, P. 1996. Body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on the sprint speed and food assimilation in adult grass lizards, *Takydromus septentrionalis*. *Journal of Thermal Biology* 21: 155-161.
- Ji, X., Zheng, X., Xu, Y. and Sun, R. 1995. Some aspects of thermal biology of the skink (*Eumeces chinensis*). *Acta Zoologica Sinica* 41: 268-274.
- Kasperoviczus, K. N. 2009. Biologia reprodutiva da jararaca-ilhoa, *Bothrops insularis* (Serpentes: Viperidae), da Ilha da Queimada Grande, São Paulo. Dissertação de Mestrado. Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo. 126p.
- Kitchell, J.F. 1969. Thermophilic and thermophobic responses of snakes in a thermal gradient. *Copeia* 1969 (1): 189-191.
- Krohmer, R.W. 1989. Body temperature relationships in the lined snake, *Tropidoclonion lineatum*. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 92: 541-543.
- Ladyman, M. and Bradshaw, D. 2003. The influence of dehydration on the thermal preferences of the western tiger snake, *Notechis scutatus*. *Journal of Comparative Physiology. B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 173(3): 239-246.

- Ladyman, M., Lourdaís, B.X.O., Bradshaw, D. Naulleau, G. 2003. Gestation, thermoregulation, and metabolism in a viviparous snake, *Vipera aspis*: evidence for fecundity-independent costs. *Physiological Biochemical Zoology* 76: 497-510.
- Lee J. C. 1980. Comparative thermal ecology of two lizards. *Oecologia (Bert.)* 44: 171-176.
- Lillywhite, H. 1987. Temperature, energetics, and physiological ecology; pp. 422-477. In: R.A. Seigel J.T. Collins and S.S Novak (Eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. Mcmillan Publishing, Co. New York. 529p.
- Lillywhite, H.B. and Henderson, R.W. 1993. Behavioral and functional ecology of arboreal snakes. pp. 1-48. In: R.A. Seigel and J.T. Collins (Eds.), *Snakes: Ecology and Behavior*. McGraw-Hill, Inc. New York. 414p
- Louw, G.N. 1971. Water economy of certain Namib desert animals. *South African Journal of Science* 67:119-123.
- Machado, A.B.M., Martins, C.S. and Drummond, G.M. 2005. Lista da fauna brasileira ameaçada de extinção: incluindo as espécies quase ameaçadas e deficientes em dados. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte. 160 p.
- Marques, O.A.V., Martins, M. and Sazima, I. 2002a. A jararaca da Ilha da Queimada Grande. *Ciência Hoje* 186: 56-59.
- Marques, O.A.V., Martins, M. and Sazima, I. 2002b. A new insular species of pitviper from Brazil, with comments on evolutionary biology and conservation of the *Bothrops jararaca* group (Serpentes, Viperidae). *Herpetologica* 58: 303-312.
- Martins, M., Marques, O.A.V.M. and Sazima, I. 2002. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers (Genus *Bothrops*). pp. 307-328. In: G.W. Schuett,

- M. Höggren, M.E. Douglas and H.W. Greene (Eds.), *Biology of the vipers*. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain.
- Martins, M., Sawaya, R.J. and Marques O.A.V. 2008. A first estimate of the population size of the critically endangered lancehead, *Bothrops insularis*. *South American Journal of Herpetology* 3(2): 168-174.
- McNab, B.K. and Auffenberg, W. 1976. The effect of large body size on the temperature regulation of the Komodo dragon, *Varanus komodoensis*. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 55: 345-350.
- Mori, A., Toda, M. and Ota, H. 2002. Winter activity of *Ovophis okinavensis* in the humid subtropics: foraging on breeding frogs under cool temperature. – In: G.W. Schuett,; M. Höggren, M.E. Douglas and H.W. Greene (ed.), *Biology of the vipers*. Eagle Mountain Publishing, L.C.
- Oliveira-Filho, A.T. and Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32:793-810.
- Patterson, J.W. and Davies, P.M.C. 1982. Predatory behavior and temperature relation in the snake *Natrix maura*. *Copeia* 1982: 472-474.
- Peterson, C.R. 1982. Body-temperature variation in free-living garter snakes (*Thamnophis elegans vagrans*), Dissertation. Univ. Pullman, Washington State.
- Peterson, C.R. 1987. Daily variation in the body temperatures of free-ranging garter snakes. *Ecology* 68: 160-169.
- Peterson, C.R., Gibson, A.R. and Dorcas, M.E. 1993. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation. pp. 241-314. In: R.A. Seigel and J.T. Collins (Eds.), *Snakes: Ecology and Behavior*. McGraw-Hill, Inc. New York. 414p.

- Porter, W.P. 1967. Solar radiation through the living body walls of vertebrates with emphasis on desert reptiles. *Ecological Monographs* 39: 245-270.
- Porter, W.P., Mitchell, J.W., Beckman, W.A. and DeWitt, C.B. 1973. Behavioral implications of mechanistic ecology. Thermal and behavioral modeling of desert ectotherms and their microenvironment. *Oecologia (Berlin)* 13: 1-54.
- Pough, F. H., Heiser, J. B. and Mcfarland, W.N. 1999. A vida dos vertebrados. 2^a ed. Atheneu Editora, São Paulo, SP. Título Original: Vertebrate life. 798 p.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H. and Wells, K.D. 2001. *Herpetology*, 2nd ed. Prentice Hall, New Jersey. 612 p.
- Queimada Grande: uma ilha de veneno. 1989. *Novaciência*. nov-dez: 32-36.
- R Development Core Team (2009). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Randall, D., Burggren, W. and French, K. 1997. Eckert: *Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations*. 5th ed. New York: Freeman W.H. and Co.
- Regal, P. J. 1966. Thermophilic response following feeding in certain reptiles. *Copeia* 1966: 588-590.
- Rock, J., Andrews, R.M. and Cree, A. 2000. Effects of reproductive condition, season, and site on selected temperatures of a viviparous gecko. *Physiological Biochemical Zoology* 73(3): 344-355.
- Row, J.R. and Blouin-Demers, G. 2006a. Thermal quality influences effectiveness of thermoregulation, habitat use, and behavior in milk snakes. *Oecologia* 148:1-11.

- Row, J.R. and Blouin-Demers, G. 2006b. Thermal quality influences habitat selection at multiple spatial scales in milksnakes. *Ecoscience* 13(4): 443-450.
- Rummery, C., Shine, R., Houston, D. L., Thompson, M.B. 1994. Thermal Biology of the Australian Forest Dragon, *Hypsilurys spinipes* (Agamidae). *Copeia* 1994(4): 818-827.
- Sazima, I. 1988. Um estudo de biologia comportamental de jararaca, *Bothrops jararaca*, com uso de marcas naturais. *Memórias do Instituto Butantan* 50: 83-99.
- Sazima, I. 1992. Natural history of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil. pp. 199-216. In: J. A. Campbell; E. D. Brodie. (org.). *Biology of the pitvipers*. Tyler, Texas, EUA: Selva.
- Salomão M.G., Wüster W. and Thorpe R.S. 1999. MtDNA Phylogeny of neotropical pitvipers of the genus *Bothrops* (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Kaupia* 8:127-134.
- Sanders, J. S. and Jacob, J. S. 1981. Thermal ecology of the copperhead (*Agkistrodon contortrix*). *Herpetologica* 37(4): 264-270.
- SAS Institute. 2002. JMP statistics and graphics guide. Statistical Analysis Systems, Cary, North Carolina, USA.
- Schuett, G.W. Is long-term sperm storage an important component of the reproductive biology of temperate pitvipers? pp. 199-216. In: Campbell J.A., Brodie Jr. Ed. *Biology of the pitvipers*. Texas: Selva. 1992.
- Scott, J.R., Tracy, C.R. and Pettus, D. 1982. A biophysical analysis of daily and seasonal utilization of climate space by a montane snake. *Ecology* 63 (2): 482-493.
- Seigel, R.A. and Ford, N.B. 1987. Reproductive ecology. pp. 210-252. In: R.A. Seigel, J.T. Collins and S.S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology and evolutionary Biology*. MacMillan Publ. Co. New York. 529 p.

- Seebacher, F. 1999. Behavioural postures and the rate of body temperature change in wild freshwater crocodiles, *Crocodylus johnstoni*. *Physiological and Biochemical Zoology* 72, 57-63.
- Seebacher, F. 2003. Dinosaur body temperatures: the occurrence of endothermy and ectothermy. *Paleobiology* 29: 105-122.
- Seebacher F. and Shine, R. 2004. Evaluating thermoregulation in reptiles: the fallacy of the inappropriately applied method. *Physiological and Biochemical Zoology* 77(4): 688-695.
- Seebacher, F., and Franklin, C.E., 2005. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic and Environmental Physiology*. 175: 533-541.
- Shine, R. 1980. Costs of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46:92-100.
- Shine, R. and Lambeck, R. 1990. Seasonal shifts in the thermoregulatory behavior of Australian blacksnakes, *Pseudechis porphyriacus* (Serpentes: Elapidae). *Journal of Thermal Biology* 15: 301-305.
- Shine, R., Madsen, T., 1996. Is thermoregulation unimportant for most reptiles? An example using water pythons (*Liasis fuscus*) in tropical Australia. *Physiological Zoology* 69: 252–269.
- Shine, R., and L. Sun. 2002. Arboreal ambush-site selection by pit-vipers (*Gloydius shedaoensis*). *Animal Behaviour* 63: 565-576.
- Shine, R., Sun, L., Kearney, M. and Fitzgerald, M. 2002a. Thermal correlates of foraging-site selection by Chinese pit-vipers (*Gloydius shedaoensis*, Viperidae). *Journal of Thermal Biology* 27: 405-412.
- Shine, R., L. Sun, Kearney, M. 2002b. Antipredator responses of free-ranging pit vipers (*Gloydius shedaoensis*, Viperidae). *Copeia* 2002(3): 843-850.

- Shine, R., Sun, L., Fitzgerald, M. and Kearney, M. 2003. A radiotelemetric study of movements and thermal biology of insular Chinese pit-vipers (*Gloydius shedaoensis*, Viperidae). *Oikos* 100: 342-352.
- Sievert, L.M. and Hutchison, V.H. 1989. Influences of season, time of day, light and sex on the thermoregulatory behavior of *Crotaphytus collaris*. *Journal of Thermal Biology* 14:159-165.
- Sievert, L.M. and Andreadis, P., 1999. Specific dynamic action and postprandial thermophily in juvenile northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *Journal of Thermal Biology* 24: 51-55.
- Slip, D.J. and Shine, R. 1988a. Feeding habits of the diamond python, *Morelia s. spilota*: ambush predation by a boid snake. *Journal of Herpetology* 22 (3): 323-330.
- Slip, D.J. and Shine, R. 1988b. Thermophilic response to feeding of the diamond python, *Morelia s. spilota* (Serpentes: Boidae). *Comparative Biochemistry and Physiology A* 89: 645-650.
- Statsoft, Inc. 2003. Statistica (data analysis software system), version 6. <<http://www.statsoft.com>>.
- Stevenson, R.D. 1983. The ecology of temperature control of terrestrial ectotherms. Doctoral Thesis, Univ. Washington, Seattle.
- Stevenson, R.D. 1985a. Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. *American Naturalist* 125: 102-117.
- Stevenson, R.D. 1985b. The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling for body temperature in terrestrial ectotherms. *American Naturalist* 126:362-386.

- Stevenson, R.D., Peterson, C.R. and Tsuji, J.S. 1985. Thermal dependence of locomotion, tongue flicking, digestion, and oxygen consumption in the wandering garter snake. *Physiological Zoology* 58: 46-57.
- Tanaka, S. 1986. Night census of snakes in the limestone forest of southern part of Okinawajima Island. *Akamata* 3:27-31.
- Tattersall, G.J., Milsom, W.K., Abe, A.S., Brito, S.P. and Andrade, D.V. 2004. The thermogenesis of digestion in rattlesnakes. *Journal of Experimental Biology* 207: 579-585.
- Tattersall, G. J. and Gerlach, R. M. 2005. Hypoxia progressively lowers thermal gaping thresholds in bearded dragons, *Pogona vitticeps*. *Journal of Experimental Biology* 208: 3321-3330.
- Toledo, L.F., Abe, A.S. and Andrade, D.V. 2003. Temperature and meal mass effects on the post-prandial metabolism and energetics in a boid snakes. *Physiological Zoology* 76 (2): 240-246.
- Tracy, C. R. 1982. Biophysical modeling in reptilian physiology and ecology. pp.275-315. *In*: C. Gans and F. H. Pough, eds. *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Physiology C. Physiological ecology. Academic Press, New York.
- Tracy, C. R. and Christian, K. A. 1986. Ecological relations among space, time, and thermal niche axes. *Ecology* 67: 609-615.
- Trullas, S.C., van Wik, J.H., and Spotila, J.R. 2007. Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 32(5): 235-245.
- Tu, M-C. and Hutchison, V.H. 1995. Interaction of photoperiod, temperature, season, and diel cycles on the thermoregulation of water snakes (*Nerodia rhombifera*). *Copeia* 1995(2): 289-293.

- Turner, J.S. 1987. The cardiovascular control of heat exchange: consequences of body size. *American Zoologist* 27(1): 69-79.
- Van Damme, R., Bauwens, D. and Verheyen, F. 1991. The thermal dependence of feeding behavior, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Functional Ecology* 5: 507-517.
- Vanzolini, P.E. 1973. Distribution and differentiation of animals along the coast and in continental islands of the state of São Paulo, Brasil, I. Introduction to the area and problems. *Papéis Avulsos de Zoologia* 26: 281-294.
- Vrcibradic, D. and Rocha, C.F.D. 2004. Field body temperatures of pregnant and nonpregnant females of three species of viviparous skinks (*Mabuya*) from southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 38(3): 447-451.
- Walker, J. M. and Taylor, H. L. 1966. Thermophilic response following feeding in certain reptiles. *Copeia* 1966: 588-590.
- Wang, T., Fernandes, W. and Abe, A.S. 2003. Blood pH and O₂ homeostasis CO₂ anesthesia in the rattlesnake (*Crotalus durissus*). *The Snake* 25: 21-26.
- Withers, P.C. 1992. *Comparative Animal Physiology*. New York: Saunders College Publishing, 949 p.
- Wüster W., Duarte, M.R. and Salomão, M.G. 2005. Morphological correlates of incipient arboreality and ornithophagy in island pitvipers, and the phylogenetic position of *Bothrops insularis*. *Journal of Zoology* 266:1-10.
- Zacariotti, R. L. and Marques, O. A. V. 2008. Parâmetros hematológicos e sanitários da jararaca-ilhoa (*Bothrops insularis*), uma serpente brasileira criticamente ameaçada

de extinção. In: XVII Congresso da Associação Brasileira de Veterinários de Animais Selvagens, 2008, Santos, São Paulo.

Zelanis, A. Análise da variabilidade ontogenética do veneno de *Bothrops insularis*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 103 p.

Zelanis, A., Ventura, J.S., Chudzinski-Tavassi, A.M., Furtado, M.F.D. 2007. Variability in expression of *Bothrops insularis* snake venom proteases: an ontogenetic approach. *Comparative Biochemistry and Physiology C* 145: 601-609.

Zelanis, A., Travaglia-Cardoso, S.R. and Furtado, M.F.D. 2008. Ontogenetic changes in the venom of *Bothrops insularis* (Serpentes: Viperidae) and its biological implication. *South American Journal Herpetology* 3:43-50.

10. FIGURAS E TABELAS



Figura 1. Jararaca-ilhoa, *Bothrops insularis*, da Ilha da Queimada Grande.



Fonte: Márcio Martins

Figura 2. Ilha da Queimada Grande. (A) localização geográfica em mapa da costa sul do litoral do Estado de São Paulo; (B) fotografia aérea da Ilha.

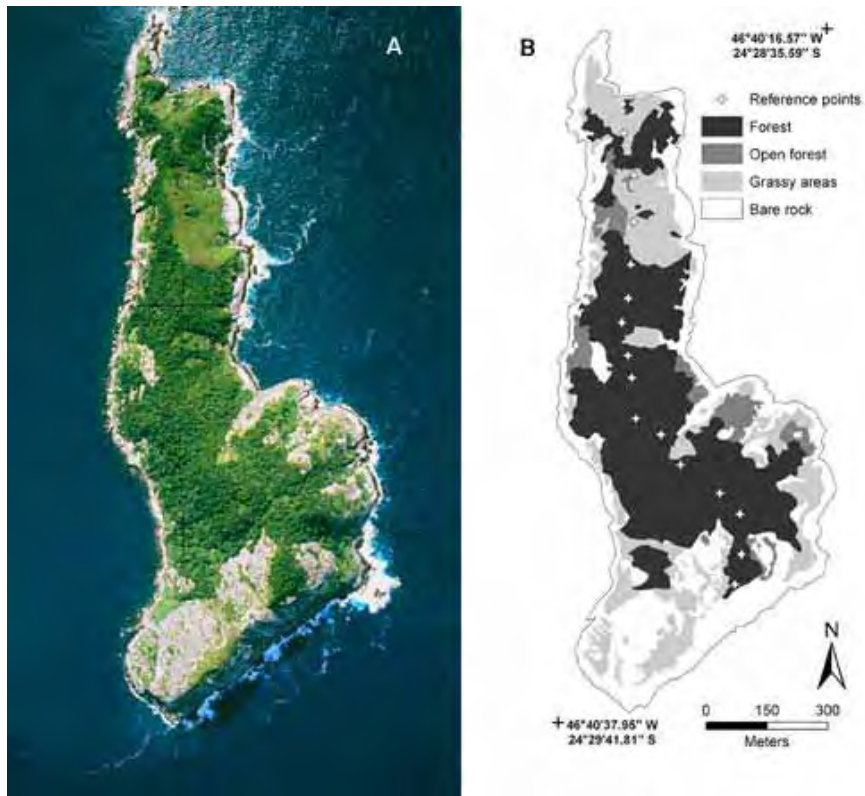


Figura 3. Fotografia aérea da Ilha da Queimada Grande (A); Classificação da cobertura do solo (baseado na fotografia aérea A) (B); área pontilhada em (B) denota trilha referenciada por GPS.

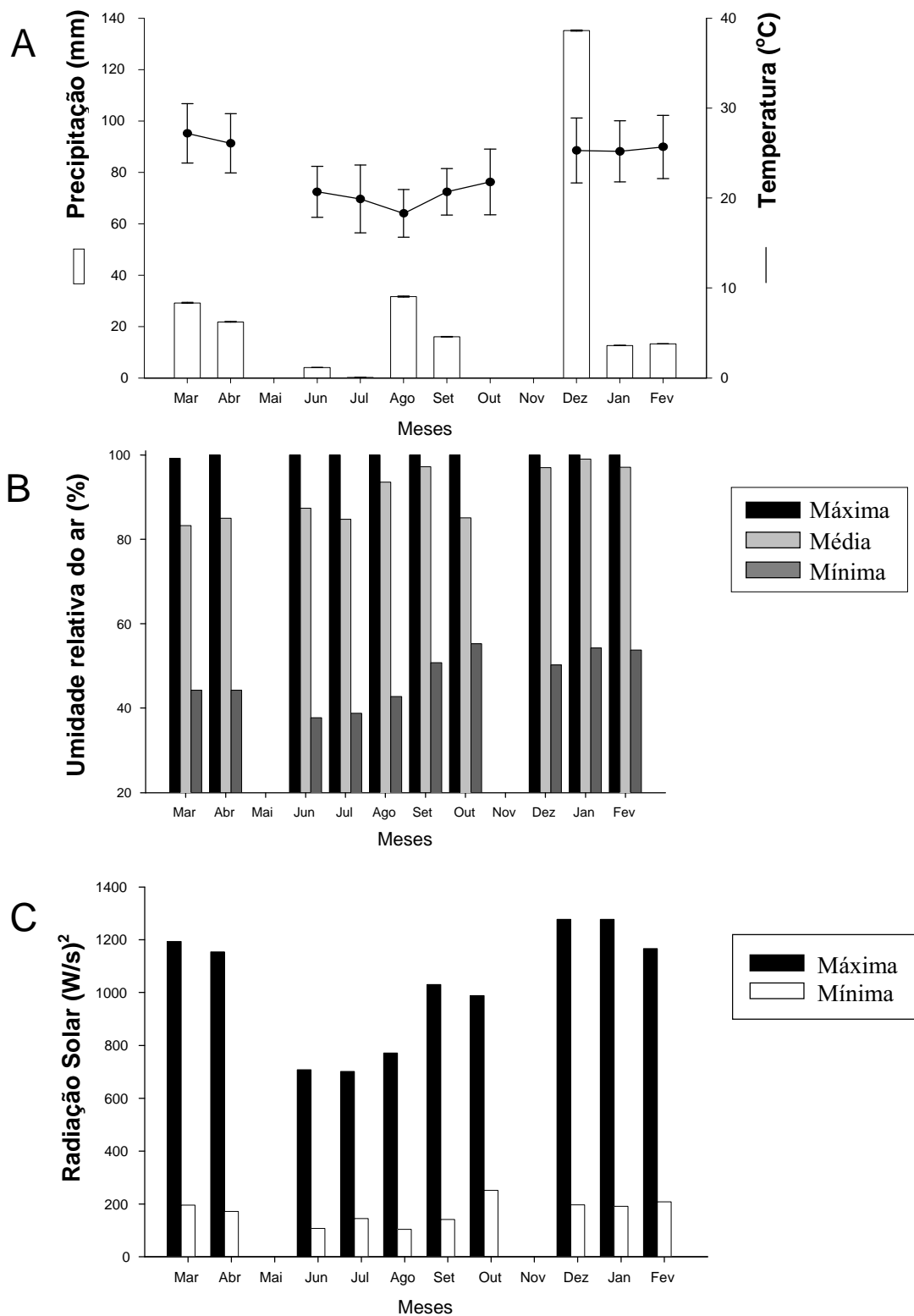


Figura 4. Perfil climático registrado nos anos de 2007 e 2008: (A) temperatura e precipitação; (B) umidade relativa do ar; (C) radiação solar. Dados registrados pela microestação meteorológica (HOBOWare® 2.2 - Onset Computer Co.), instalada na Ilha da Queimada Grande durante o período de estudo. Sem registro de dados nos meses de Maio e Novembro devido ao inesperado mau funcionamento.

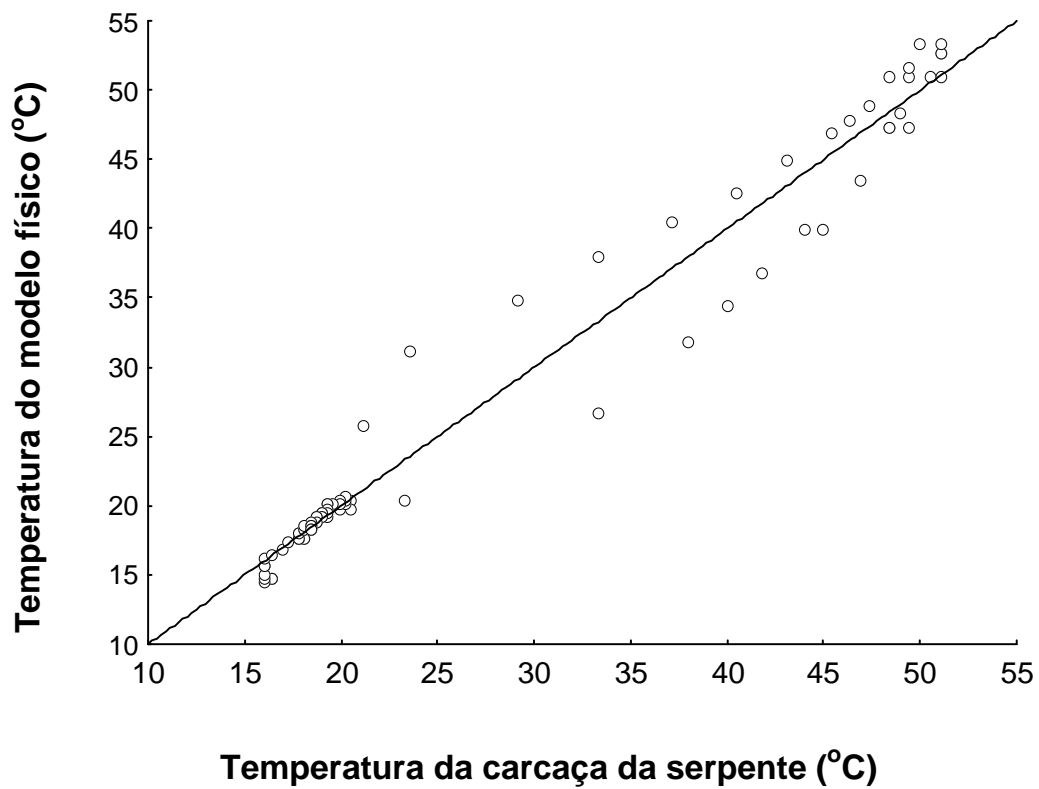


Figura 5. Relação entre as temperaturas registradas pela carcaça de cor clara de *Bothrops jararaca*, espécie irmã de *Bothrops insularis*, e o modelo físico de cobre utilizado neste estudo ($y = 0.767 + 0.9822 * x$; $r^2 = 0.973$, $F(1,90) = 3205.9$, $P < 0.001$).

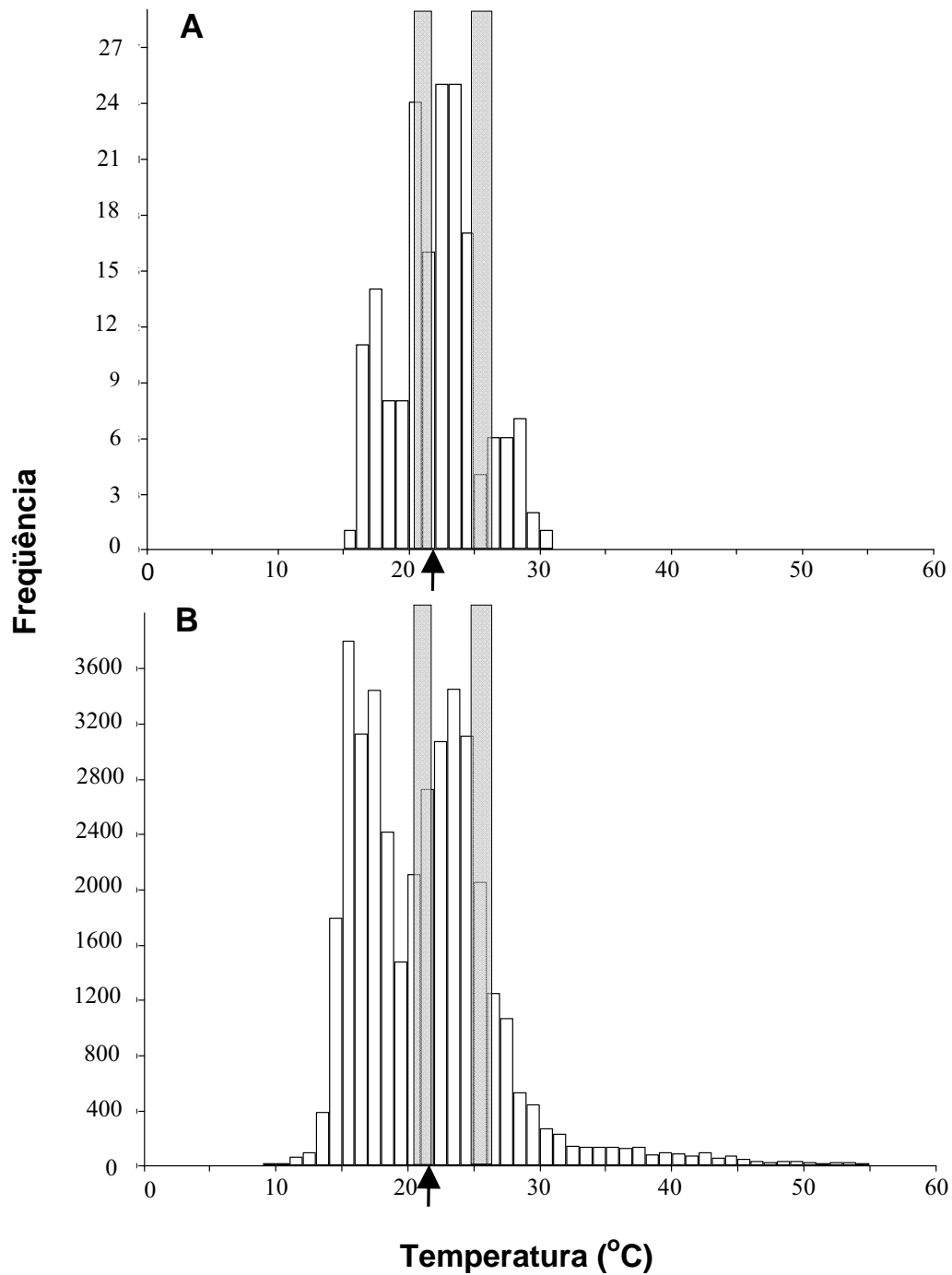


Figura 6 Distribuição das freqüências das temperaturas corpóreas (T_c) de *Bothrops insularis* (A) e das temperaturas ambientais operativas (B) ao longo do período de estudo. As caixas cinzas verticais à esquerda e direita representam, respectivamente, a T_{pref} das serpentes no outono-inverno e na primavera-verão (ver texto para detalhes). Setas indicam as T_c 's médias.

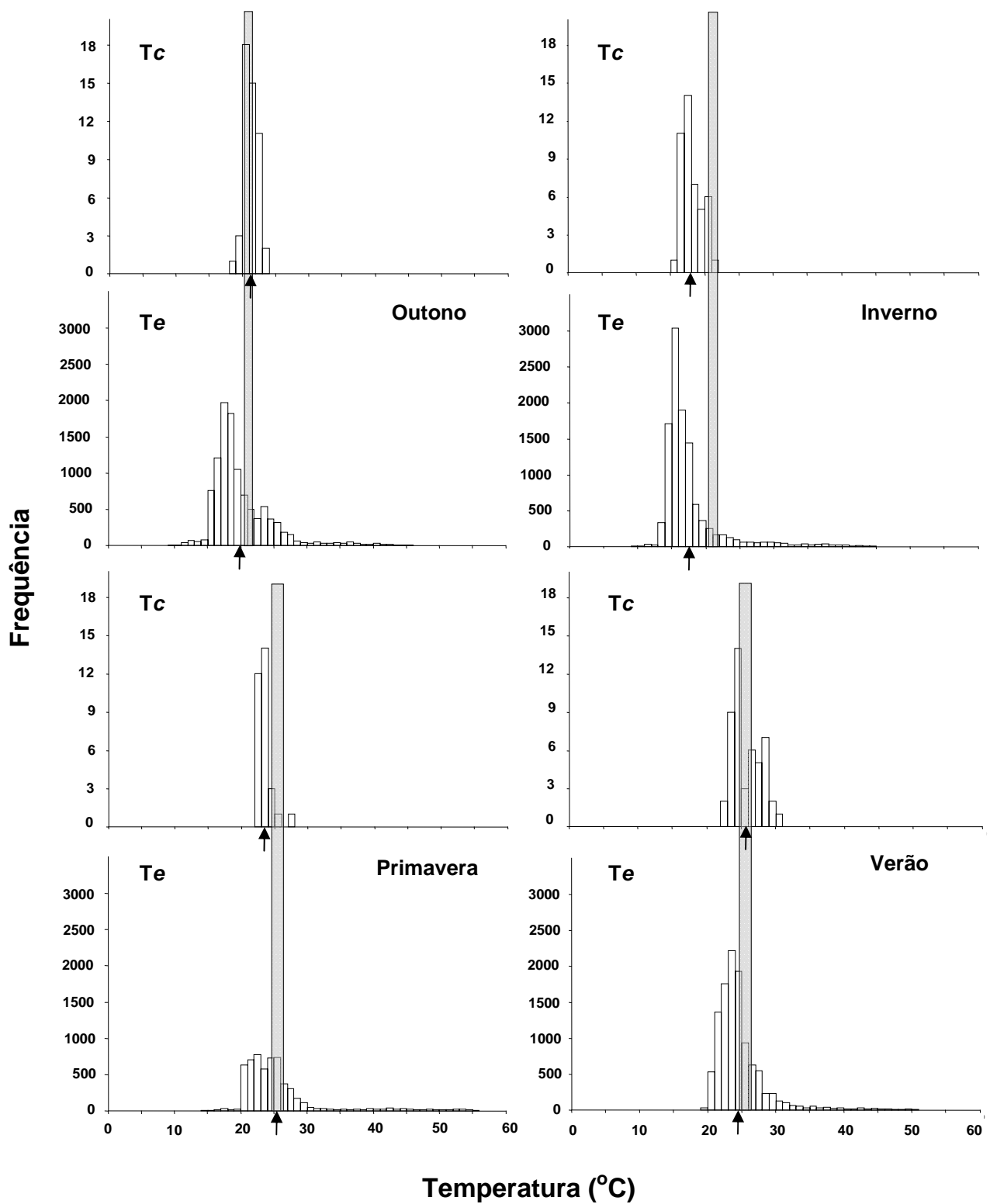


Figura 7. Distribuição das frequências das temperaturas corpóreas (T_c) de *Bothrops insularis* e das temperaturas ambientais operativas (T_e) nas diferentes estações do ano. As caixas cinzas verticais representam a T_{pref} das serpentes (ver texto para detalhamento das diferenças entre as estações). Setas indicam as T_c 's médias.

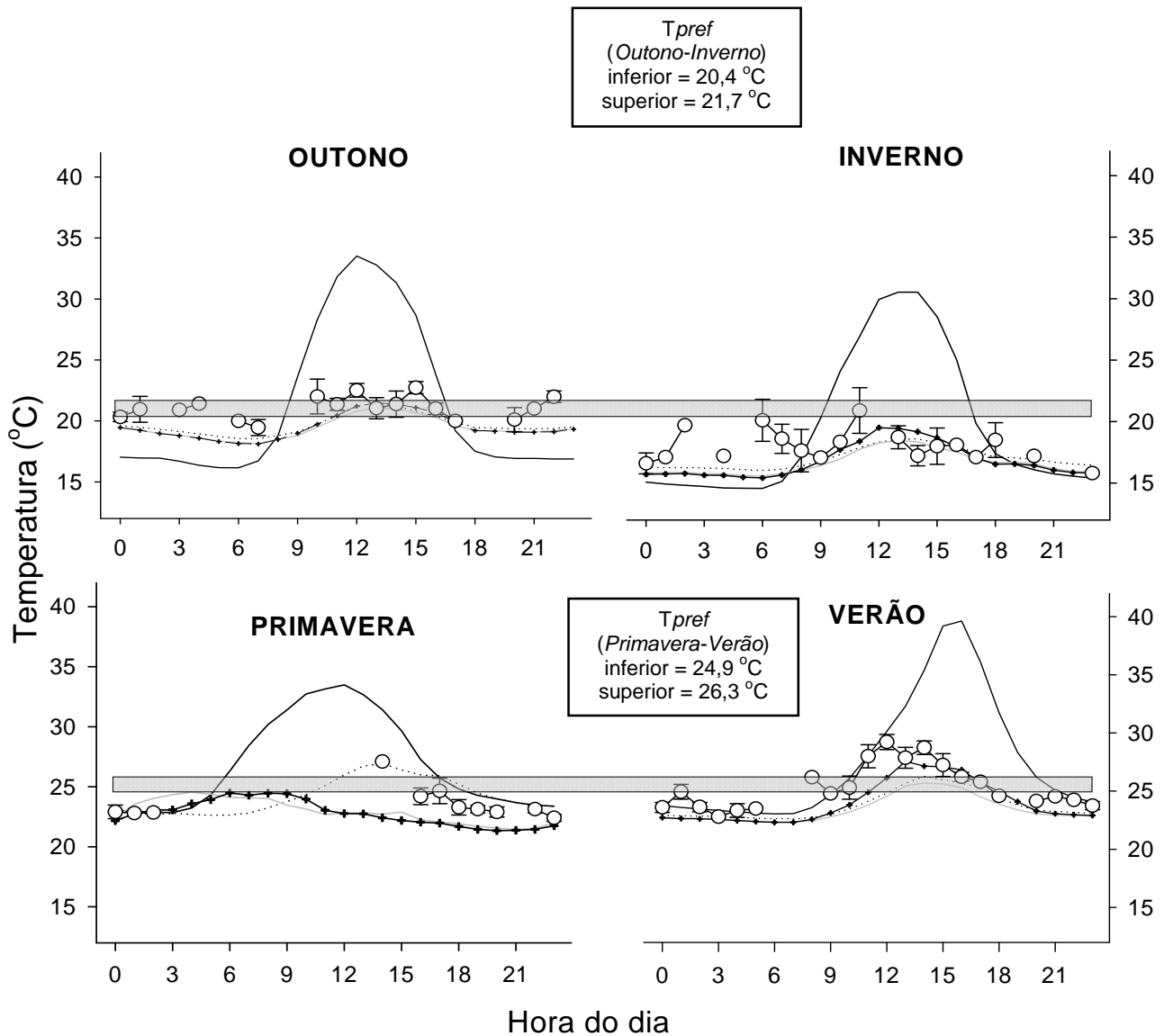


Figura 8. Temperaturas ambientais operativas (T_e) e temperaturas corpóreas (T_c) de *Bothrops insularis*, registradas na Ilha da Queimada Grande, nas diferentes estações do ano (outono, inverno e primavera de 2007 e verão de 2008). Círculos representam T_c 's médias dos indivíduos e linhas verticais denotam o desvio padrão. Linha preta contínua = T_e ao sol. Linha pontilhada = T_e à sombra. Linha cinza = T_e a 1m. Linha com traços verticais = T_e a 7m. As caixas cinzas representam a amplitude da temperatura corpórea preferida (T_{pref}).

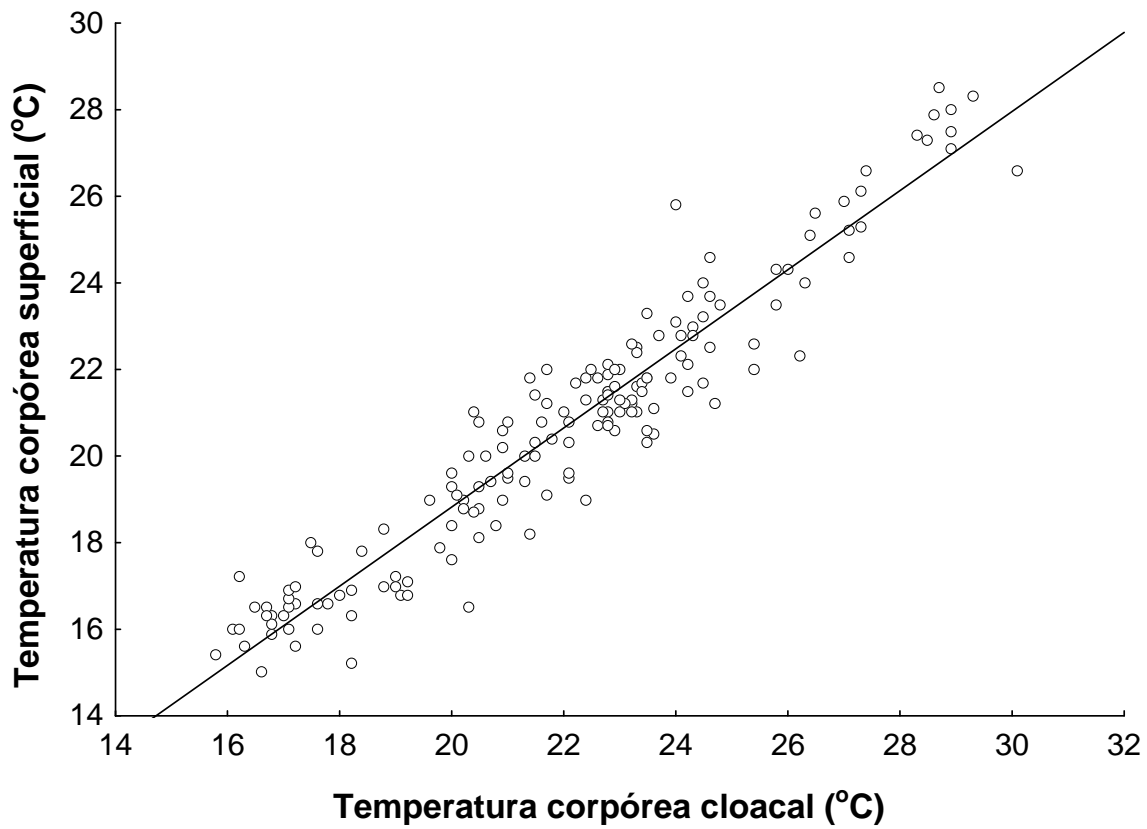


Figura 9. Relação entre as temperaturas corpóreas (T_c 's) cloacais e superficiais (pele dorsal) de *Bothrops insularis*. ($y = 0,5507 + 0,9136 * x$; $r^2 = 0,914$; $F_{1,162} = 1729,5$; $P < 0,0001$).

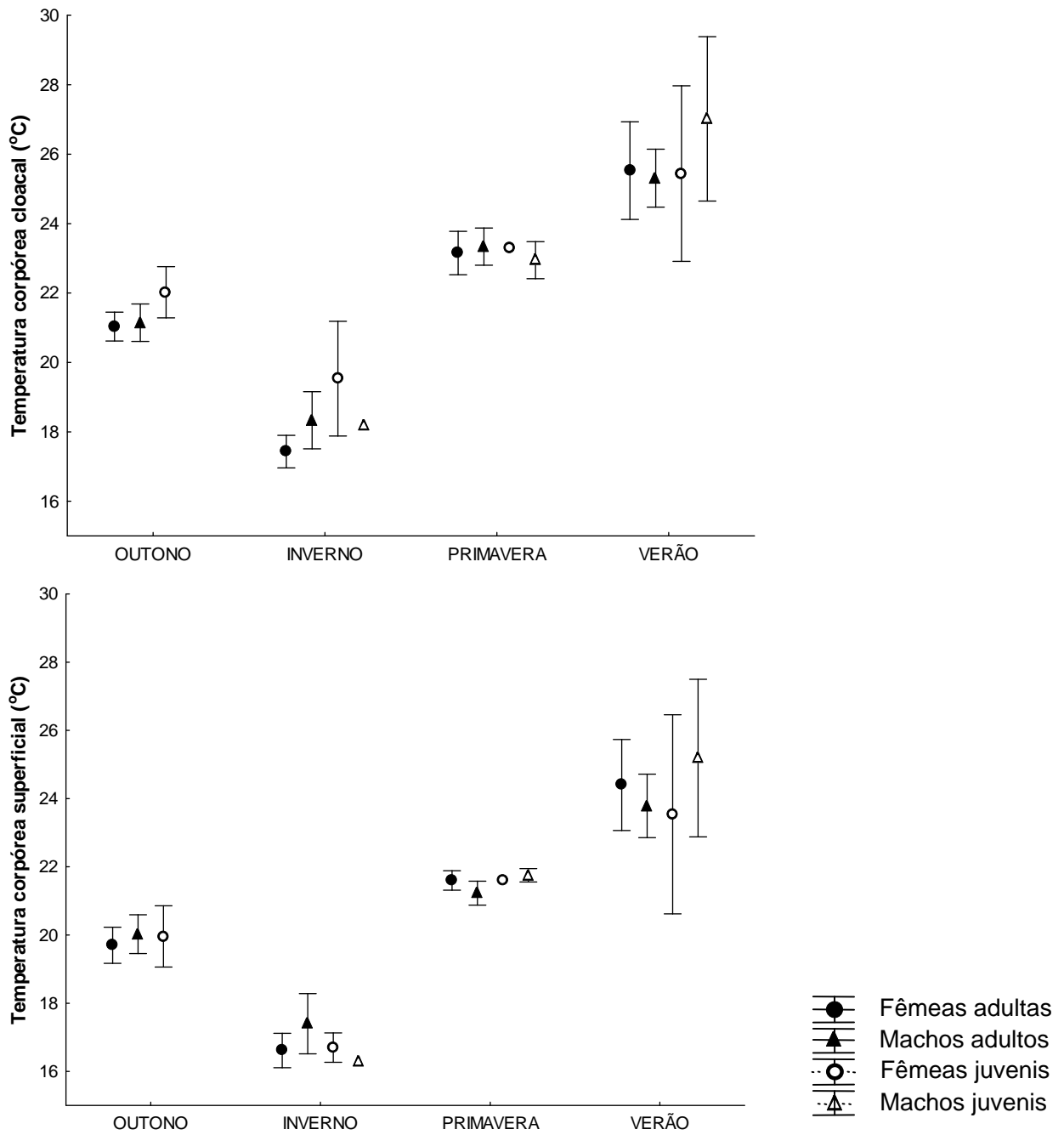


Figura 10. Temperatura corpórea (T_c) média cloacal (acima) e superficial (abaixo) de machos e fêmeas adultos e juvenis, nas diferentes estações do ano (outono, inverno, primavera de 2007 e verão de 2008). (ver Tabela 6 e texto para detalhes).

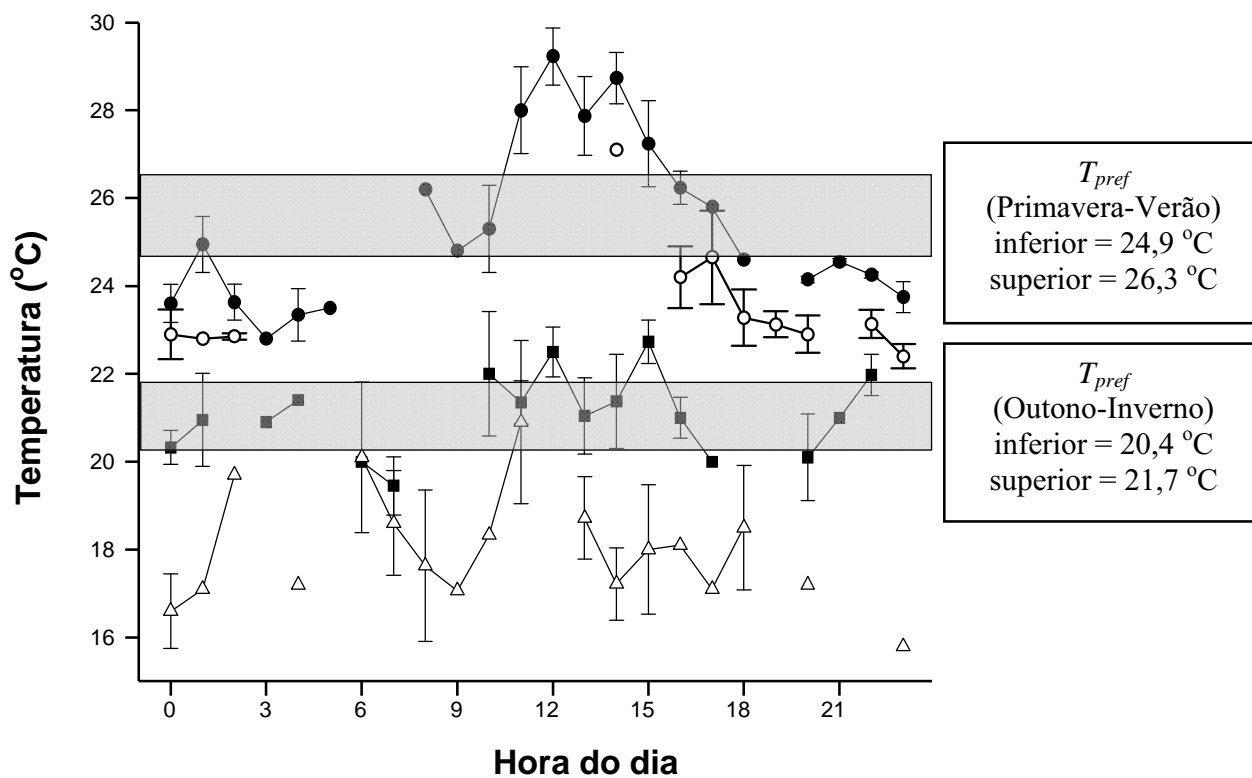


Figura 11. Médias horárias das temperaturas corpóreas de *Bothrops insularis* ao longo do ciclo circadiano nas diferentes estações do ano (outono, inverno e primavera de 2007 e verão de 2008). Triângulos (\triangle) representam a variação da T_c ao longo do dia no inverno; quadrados (\blacksquare) representam outono; círculos brancos (\circ) representam primavera; círculos pretos (\bullet) representam a variação no verão.

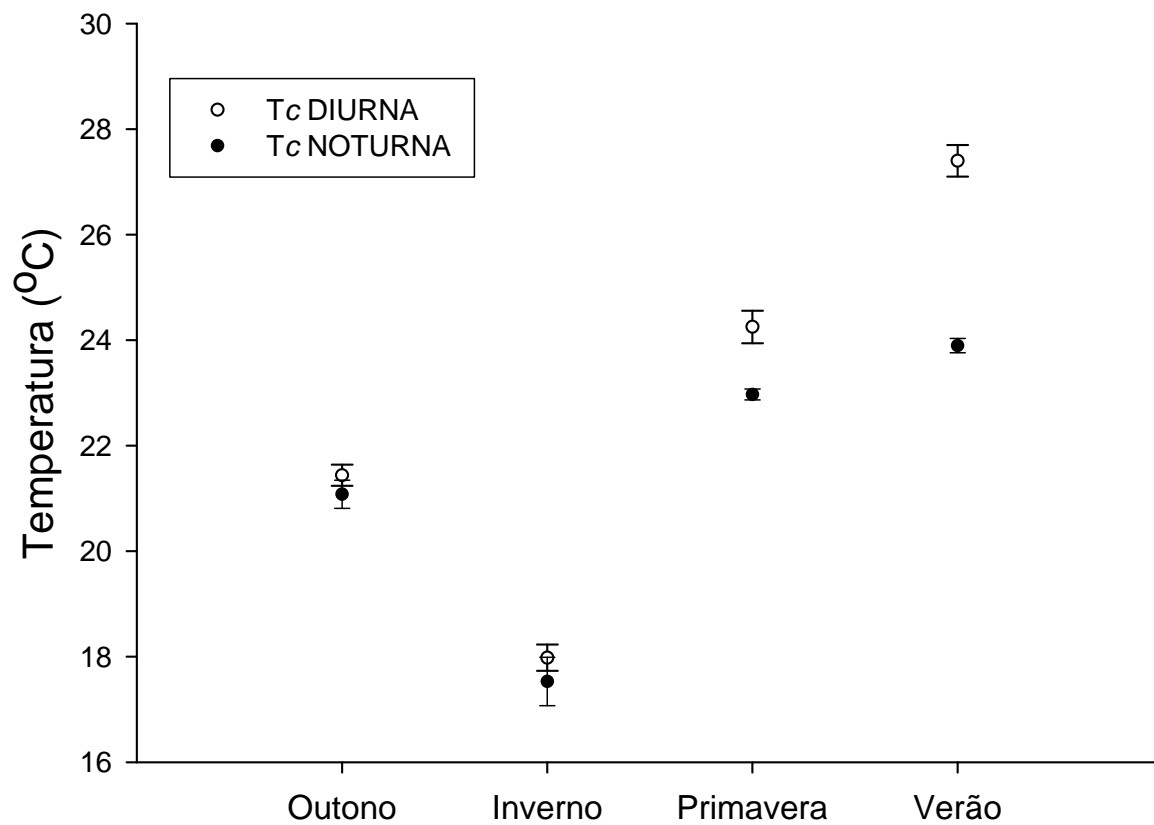


Figura 12. Média das temperaturas corpóreas (T_c) cloacais de *Bothrops insularis* nos diferentes períodos do ciclo circadiano (diurno = 06:00-18:00h; noturno = 18:00-06:00h) nas estações do ano (outono, inverno e primavera de 2007 e verão de 2008). Círculos representam média e linhas verticais representam erro padrão.

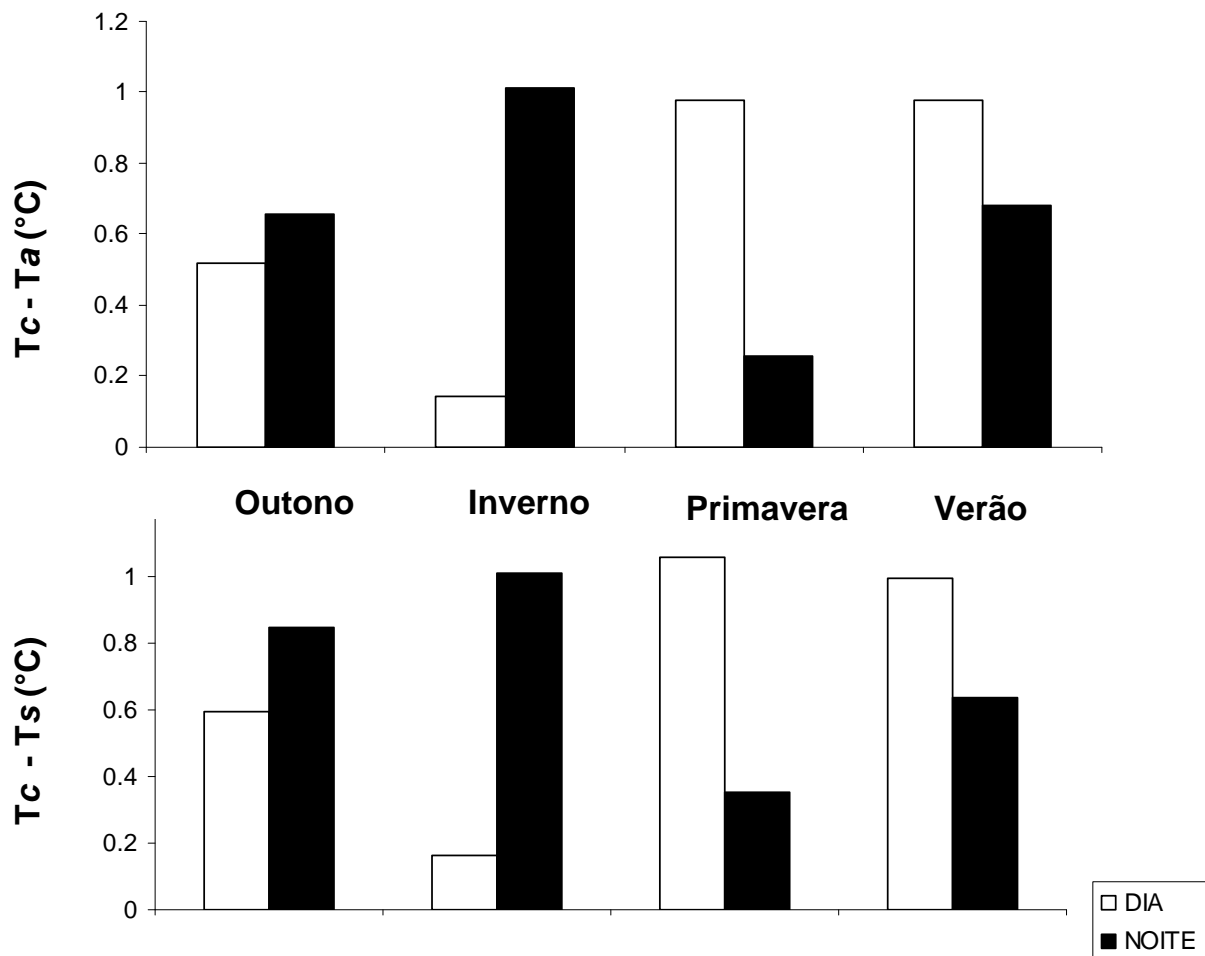


Figura 13. Desvio médio das temperaturas corpóreas (T_c 's) em relação às temperaturas do ar (T_a) e do substrato (T_s) registradas no mesmo local de captura dos animais.

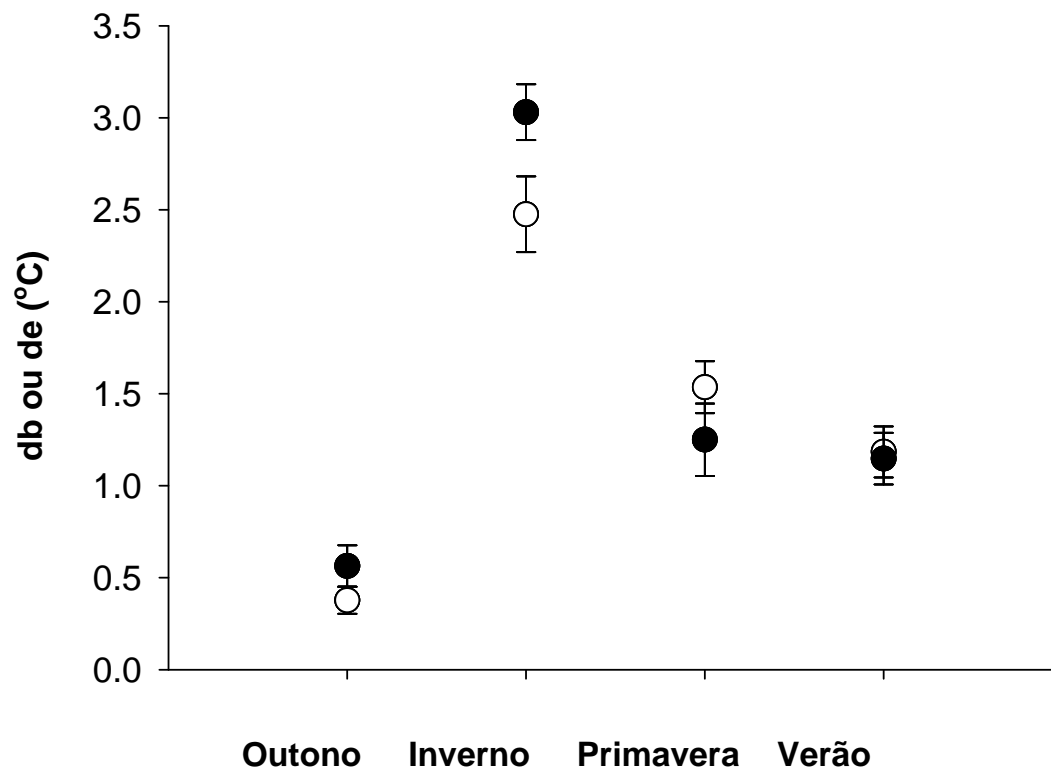


Figura 14. Desvio médio das temperaturas ambientais operativas ($de \pm$ Erro Padrão, círculos pretos) e corpóreas ($db \pm$ Erro Padrão, círculos brancos) em relação à amplitude das temperaturas corpóreas preferidas de *Bothrops insularis*.

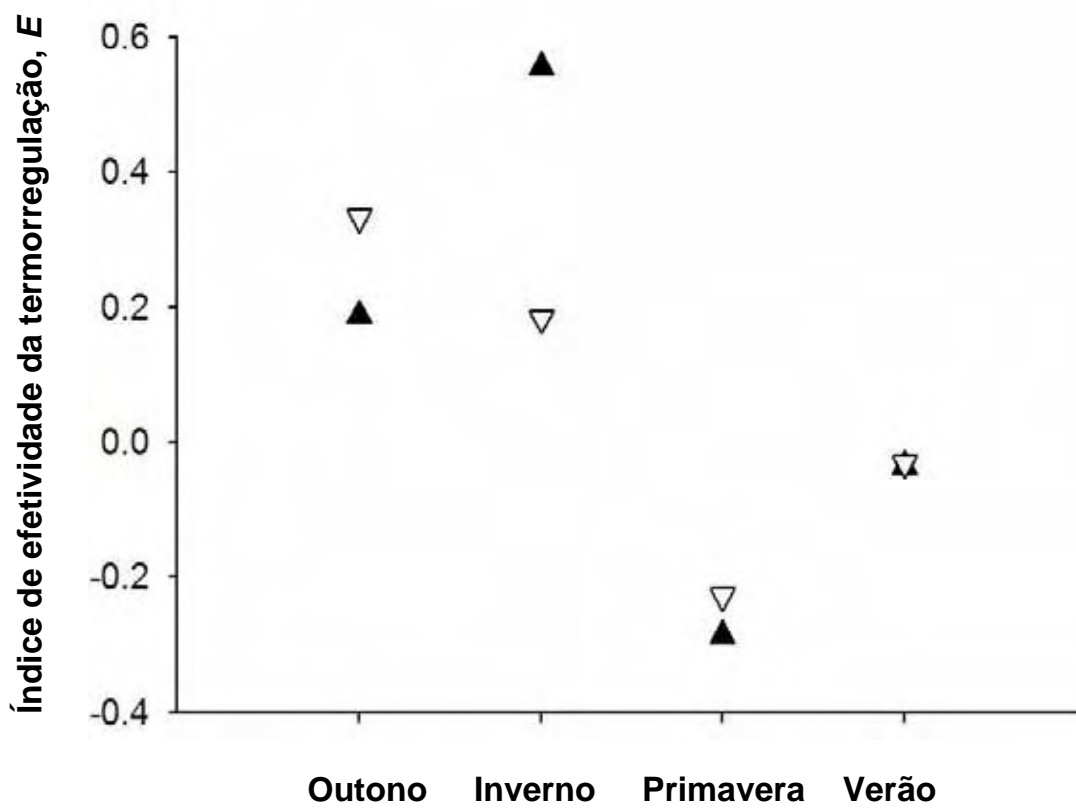


Figura 15. Desvio médio das temperaturas ambientais operativas ($d_e \pm$ Erro Padrão, triângulos pretos) e corpóreas ($d_b \pm$ Erro Padrão, triângulos brancos) em relação à amplitude das temperaturas corpóreas preferidas de *Bothrops insularis*.

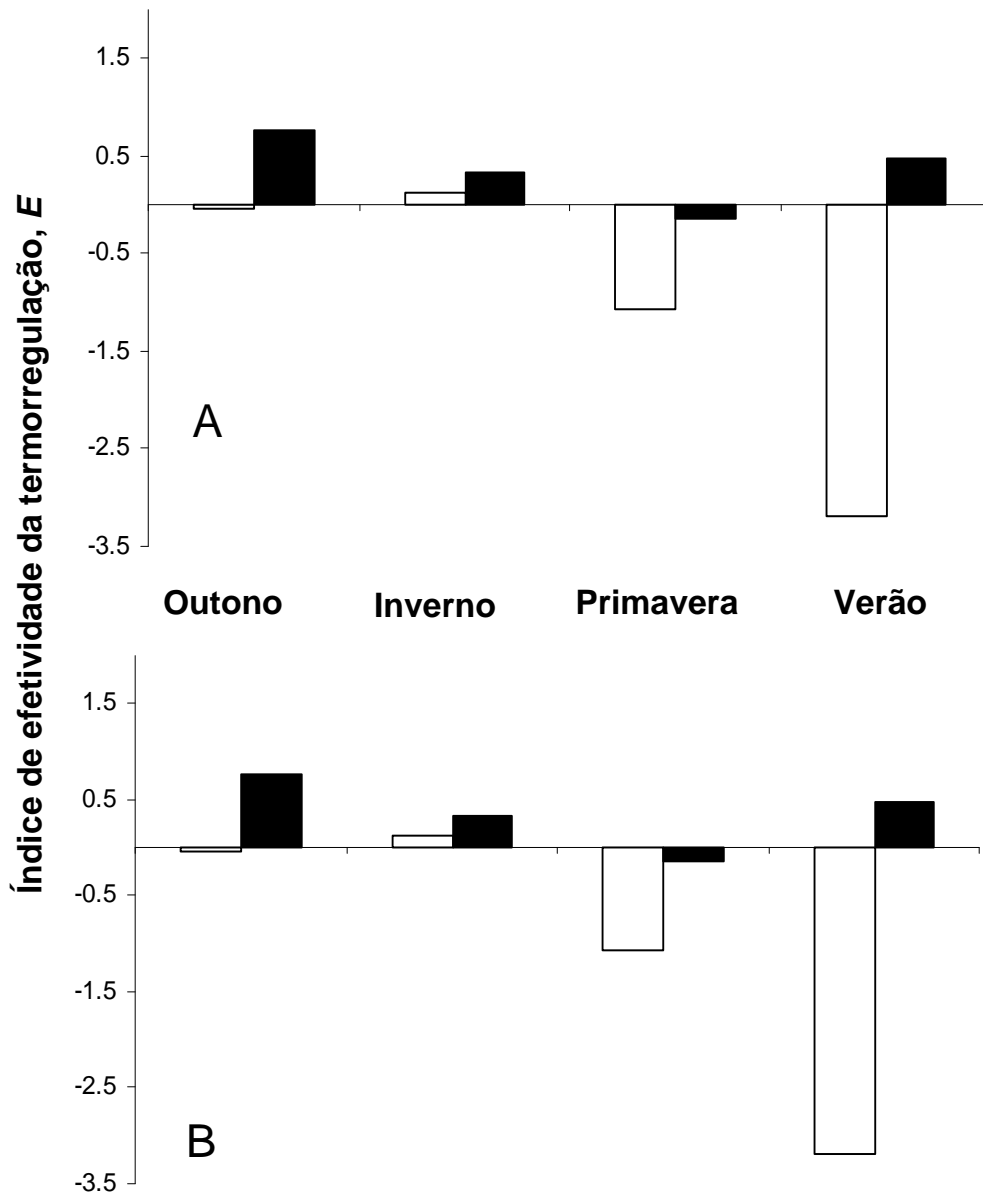


Figura 16. Índices de efetividade da termorregulação (E) de Blouin-Demers and Weatherhead (2001) (A) e de Hertz et al. (1993) (B) para *Bothrops insularis* durante o dia (6:00-18:00h) e noite (18:00-6:00h) nas estações do ano (outono, inverno e primavera de 2007 e verão de 2008).

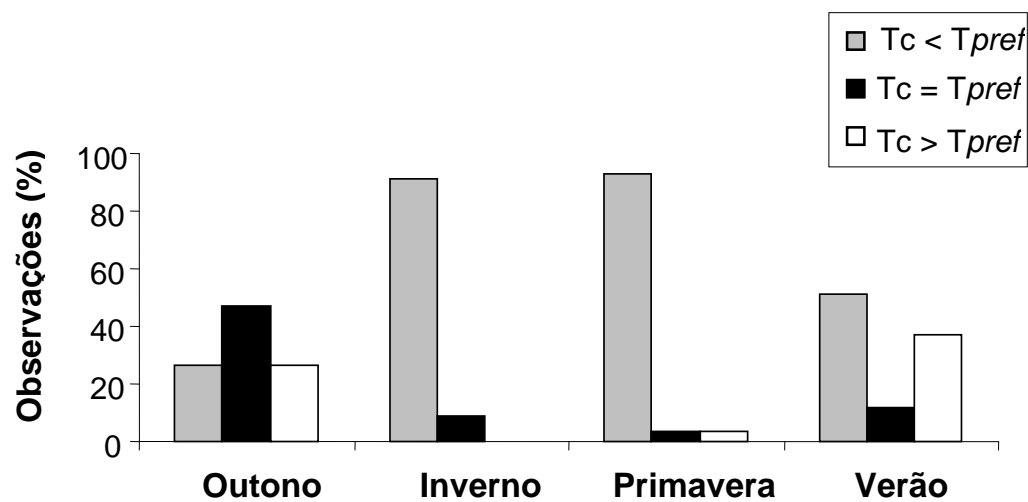


Figura 17. Porcentagem das observações das temperaturas corpóreas (T_c) observadas abaixo, dentro e acima da temperatura corpórea preferida (T_{pref}) das jararacas-ilhoa em cada estação do ano (outono, inverno e primavera de 2007 e verão de 2008).

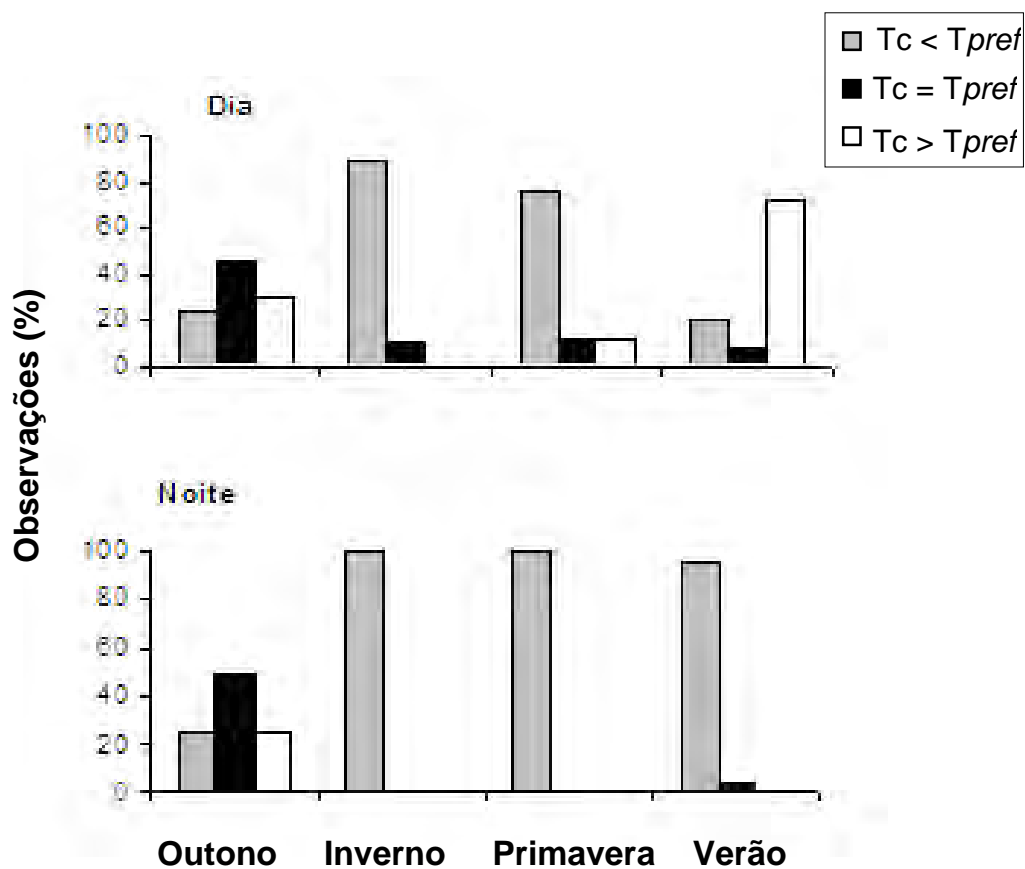


Figura 18. Gráficos indicando a porcentagem das observações de temperatura corpórea (T_c) cloacal dentro, abaixo e acima da temperatura corpórea preferida (T_{pref}), nos diferentes períodos do ciclo circadiano (6:00-18:00h diurno; 18:00-6:00h noturno), nas quatro estações do ano (outono, inverno e primavera de 2007 e verão de 2008).

Tabela 1. Dados climáticos registrados pela microestação meteorológica (HOBOWare® 2.2 - Onset Computer Co.), instalada na Ilha da Queimada Grande. Dados representados pela média \pm erro padrão. Valores máximos e mínimos entre parênteses. O = outono de 2007, I = inverno de 2007, P = primavera de 2007 e V = verão de 2008. ND = não disponível devido ao inesperado mau funcionamento.

Mês	Temperatura (°C)	Umidade Relativa (%)	Precipitação Total (mm)	Radiação Solar (W/m ²)	dias funcionando	Estação do ano
Mar	27.2 \pm 0.06 (20.9 - 37.8)	83.2 \pm 0.23 (44.2 - 100)	29.2	194.8 \pm 5.32 (0.6 - 1193.1)	31	V
Abr	26.1 \pm 0.07 (21.3 - 35.7)	85.1 \pm 0.29 (44.2 - 100)	21.8	171.2 \pm 5.81 (0.6 - 1154.4)	20	O
Mai	ND	ND	ND	ND	0	O
Jun	20.7 \pm 0.06 (16.0 - 31.9)	87.3 \pm 0.3 (37.7 - 100)	4	106.7 \pm 3.75 (0.6 - 708.1)	22	O
Jul	19.9 \pm 0.14 (14.8 - 32.7)	84.7 \pm 0.65 (38.7 - 100)	0.2	144.6 \pm 8.01 (0.6 - 701.9)	7	I
Ago	18.3 \pm 0.08 (14.8 - 27.1)	93.5 \pm 0.37 (42.7 - 100)	31.6	103.8 \pm 5.83 (0.6 - 771.9)	11	I
Set	20.7 \pm 0.04 (16.0 - 29.1)	97.1 \pm 0.21 (50.7 - 100)	16	141.3 \pm 4.14 (0.6 - 1030.6)	30	I
Out	21.8 \pm 0.17 (17.9 - 29.5)	85.1 \pm 0.71 (33.7 - 100)	0	251.4 \pm 15.15 (0.6 - 988.1)	5	P
Nov	ND	ND	ND	ND	0	P
Dez	25.3 \pm 0.06 (19.8 - 35.7)	96.9 \pm 0.29 (50.2 - 100)	135.2	196.7 \pm 5.25 (0.6 - 1276.9)	31	P
Jan	25.2 \pm 0.06 (19.8 - 35.7)	99.0 \pm 0.24 (54.2 - 100)	12.6	191.7 \pm 5.17 (0.6 - 1276.9)	31	V
Fev	25.7 \pm 0.06 (20.5 - 35.7)	97.0 \pm 0.28 (53.7 - 100)	13.2	207.3 \pm 5.56 (0.6 - 1166.9)	29	V
MÉDIA	23.1 \pm 0.08 (14.8 - 37.8)	90.9 \pm 0.36 (33.7 - 100)	26.4	171 \pm 6.4 (0.6 - 1276.9)	217	

Tabela 2. Subdivisões das estações do ano (baseada nas datas do calendário do Hemisfério Sul) utilizadas para delineamento dos padrões termorregulatórios em *Bothrops insularis*.*

Subdivisões das estações do ano	Data das subdivisões das estações
OUTONO	
Início do outono	21 mar - 21 abr
Metade do outono	22 abr - 21 mai
Final do outono	22 mai - 21 jun
INVERNO	
Início do inverno	22 jun - 21 jul
Metade do inverno	22 jul - 21 ago
Final do inverno	22 ago - 22 set
PRIMAVERA	
Início da primavera	23 set - 21 out
Metade da primavera	22 out - 21 nov
Final da primavera	22 nov - 21 dez
VERÃO	
Início do verão	22 dez - 21 jan
Metade do verão	22 jan - 21 fev
Final do verão	22 fev - 20 mar

* Extraído de Kasperoviczus (2009), com permissão.

Tabela 3. Valores médios (\pm erro padrão), máximos e mínimos das temperaturas ($^{\circ}\text{C}$) ambientais operativas (T_e) registradas em quatro microhábitats disponíveis para as jararacas-ilhoa na Ilha da Queimada Grande nas diferentes estações do ano (outono, inverno e primavera de 2007 e verão de 2008). Desvios médios (\pm erro padrão) e máximos ($de = T_e - T_{pref}$) e porcentagem das médias horárias da temperatura ambiental operativa dentro (quando $T_e = T_{pref}$) e acima ($T_e > T_{pref}$) da amplitude da temperatura corpórea preferida pelas jararacas-ilhoa.

Habitat	T_e			de			
	Média	Máximo	Mínimo	Média	Máximo	% = 0	% > 0
Outono							
Área aberta	21.1 \pm 1.28	33.5	16.1	4.73 \pm 1.16	11.82	0	33.3
Floresta - chão	19.6 \pm 0.17	21.5	18.5	0.87 \pm 0.12	1.86	20.8	0
Floresta - 1 m	19.4 \pm 0.17	21.1	18.1	1.09 \pm 0.14	2.24	16.6	0
Floresta - 7 m	19.4 \pm 0.21	21.5	18.1	1.07 \pm 0.15	2.29	25	0
Inverno							
Área aberta	19.5 \pm 1.2	30.5	14.5	4.91 \pm 1.08	8,83	0	29.1
Floresta - chão	16.9 \pm 0.17	18.6	16.0	3.41 \pm 0.17	4.37	0	0
Floresta - 1 m	16.6 \pm 0.19	18.5	15.5	3.79 \pm 0.19	4.83	0	0
Floresta - 7 m	16.8 \pm 0.27	19.5	15.4	3.06 \pm 0.27	4.98	0	0
Primavera							
Área aberta	26.9 \pm 0.79	33.5	22.8	2.63 \pm 0.67	7.18	4.1	45.8
Floresta - chão	24.2 \pm 0.29	26.9	22.6	1.13 \pm 0.20	2.28	20.8	12.5
Floresta - 1 m	23.7 \pm 0.25	27.5	22.3	1.34 \pm 0.18	2.54	16.6	0
Floresta - 7 m	22.7 \pm 0.21	24.5	21.3	2.13 \pm 0.21	3.56	0	0
Verão							
Área aberta	27.5 \pm 1.09	39.6	23.0	3.31 \pm 0.98	13.32	12.5	37.5
Floresta - chão	27.3 \pm 0.24	26.2	22.6	1.32 \pm 0.18	2.27	20.8	0
Floresta - 1 m	23.4 \pm 0.23	25.7	22.3	1.56 \pm 0.19	2.56	16.6	0
Floresta - 7 m	24 \pm 0.36	27.5	22.3	1.49 \pm 0.26	2.57	8.3	20.8

Tabela 4. Temperaturas corpóreas (T_c) cloacais e superficiais, temperaturas do ar, substrato e temperatura ambiental operativa (T_e) onde foram encontrados os indivíduos de *Bothrops insularis*. Valores de média \pm erro padrão; mínimo e máximo dentro dos parênteses; n = número de registros; *dig* = medida com termômetro digital e *iv* = medida com termômetro infravermelho; N.A. = não-aplicável. % indica proporção de indivíduos encontrados no chão, vegetação e total de alimentados.

Período	T_c cloacal (<i>dig</i>)	T_c superficial (pele dorsal) (<i>iv</i>)	T_a (<i>dig</i>)	T_s (<i>dig</i>) (<i>iv</i>)	T_e	No chão	Na vegetação	Em digestão
Outono	21.1 \pm 0.15 (18.8 - 23.6)	20 \pm 0.24 (17.2 - 22.5)	20.5 \pm 0.15 (18.3 - 23)	20.4 \pm 0.16 (17.8 - 23.3)	19.9 \pm 0.04 (9 - 46.4)	72%	28%	4%
	(n = 50)	(n = 45)		NA		(15 ♂, 21 ♀)	(8 ♂, 6 ♀)	(0♂, 2♀)
Inverno	17.9 \pm 0.21 (15.8 - 20.9)	16.9 \pm 0.22 (13.6 - 21)	17.6 \pm 0.29 (15 - 23.5)	17.6 \pm 0.27 (15.1 - 23.2)	17.5 \pm 0.04 (9.9 - 44)	67%	33%	0%
	(n = 45)	(n = 44)		17.0 \pm 0.23 (14.9 - 20.5)		(13 ♂, 17 ♀)	(6 ♂, 9 ♀)	(0♂, 0 ♀)
Primavera	23.4 \pm 0.22 (22.4 - 27.1)	21.5 \pm 0.16 (20.3 - 24.6)	23 \pm 0.11 (22.4 - 24.7)	22.9 \pm 0.11 (22.2 - 24.7)	25.5 \pm 0.08 (14.8 - 55.6)	71%	29%	16%
	(n = 29)	(n = 31)		21.5 \pm 0.17 (19.7 - 24.5)		(13 ♂, 9 ♀)	(4 ♂, 5 ♀)	(1♂, 4♀)
Verão	25.7 \pm 0.3 (22.2 - 30.1)	23.9 \pm 0.3 (20.6 - 28.5)	24.6 \pm 0.28 (22.3 - 30)	24.6 \pm 0.28 (22.1 - 30)	24.7 \pm 0.04 (19.5 - 50.9)	49%	51%	24,5%
	(n = 49)	(n = 47)		23.8 \pm 0.3 (20.5 - 28.4)		(14 ♂, 10 ♀)	(13 ♂, 12 ♀)	(7♂, 5♀)

Tabela 5. Resultados das análises estatísticas comparando os registros de temperatura corpórea (T_c) das jararacas-ilhoa e dos microambientes em que foram encontradas. T_c = temperatura corpórea, T_a = temperatura do ar, T_s = temperatura do substrato. *dig* = temperatura medida com termômetro digital e *iv* = temperatura medida com termômetro infravermelho N.A. = Não-aplicável.

<i>Período</i>	<i>Classes</i>	<i>Nível de significância</i>	<i>Teste estatístico</i>
Outono	T_c cloacal no chão x T_c cloacal na vegetação (dig)	U = 70, P = 0.425	Teste U de Mann-Whitney
	T_c superficial no chão x T_c superficial na vegetação (iv) (T_c x T_c)	U = 68.5, P = 0.609	
	T_c cloacal no chão x T_a prox. ao chão (dig)	Z = 2.62, P < 0.05	Teste dos Sinais de Postos de Wilcoxon
	T_c cloacal na vegetação x T_a prox. a vegetação (dig) (T_c x T_a)	Z = 3.52, P < 0.05	
	T_c cloacal no chão x T do chão (dig)	Z = 2.55, P < 0.05	Teste dos Sinais de Postos de Wilcoxon
	T_c cloacal na vegetação x T da vegetação (dig) (T_c x T_s)	Z = 1.88, P = 0.059	
	T_c superficial no chão x T do chão (iv) T_c superficial na vegetação x T da vegetação (iv) (T_c x T_s)	N.A.	N.A.
Inverno	T_c cloacal no chão x T_c cloacal na vegetação (dig)	U = 208, P = 0.682 U = 198.5, P = 0.771	Teste U de Mann-Whitney
	T_c superficial no chão x T_c superficial na vegetação (iv) (T_c x T_c)		
	T_c cloacal no chão x T_a prox. ao chão (dig)	Z = 1.36, P = 0.173 Z = 2.55, P < 0.05	Teste dos Sinais de Postos de Wilcoxon
	T_c cloacal na vegetação x T_a prox. a vegetação (dig) (T_c x T_a)		
	T_c cloacal no chão x T do chão (dig)	Z = 1.47, P = 0.139 Z = 2.6, P < 0.05	Teste dos Sinais de Postos de Wilcoxon
	T_c cloacal na vegetação x T da vegetação (dig) (T_c x T_s)		
	T_c superficial no chão x T do chão (iv) T_c superficial na vegetação x T da vegetação (iv) (T_c x T_s)	Z = 0.53, P = 0.592 Z = 0.67, P = 0.498	Teste dos Sinais de Postos de Wilcoxon
Primavera	T_c cloacal no chão x T_c cloacal na vegetação (dig)	U = 73, P = 0.591	Teste U de Mann-Whitney
	T_c superficial no chão x T_c superficial na vegetação (iv) (T_c x T_c)	U = 0.38, P = 0.36	
	T_c cloacal no chão x T_a prox. ao chão (dig)	Z = 2.58, P < 0.05	Teste dos Sinais de Postos de Wilcoxon
	T_c cloacal na vegetação x T_a prox. a vegetação (dig) (T_c x T_a)	Z = 1.82, P = 0.068	
	T_c cloacal no chão x T do chão (dig)	Z = 3.06, P < 0.05	Teste dos Sinais de Postos de Wilcoxon
	T_c cloacal na vegetação x T da vegetação (dig) (T_c x T_s)	Z = 2.1, P < 0.05	
	T_c superficial no chão x T do chão (iv) T_c superficial na vegetação x T da vegetação (iv) (T_c x T_s)	Z = 2.91, P < 0.05 Z = 0.28, P = 0.779	Teste dos Sinais de Postos de Wilcoxon
Verão	T_c cloacal no chão x T_c cloacal na vegetação (dig)	U = 274, P = 0.603	Teste U de Mann-Whitney
	T_c superficial no chão x T_c superficial na vegetação (iv) (T_c x T_c)	U = 273, P = 0.949	
	T_c cloacal no chão x T_a prox. ao chão (dig)	Z = 4.28, P < 0.0001	Teste dos Sinais de Postos de Wilcoxon
	T_c cloacal na vegetação x T_a prox. a vegetação (dig) (T_c x T_a)	Z = 3.67, P < 0.05	
	T_c cloacal no chão x T do chão (dig)	Z = 4.04, P < 0.0001	Teste dos Sinais de Postos de Wilcoxon
	T_c cloacal na vegetação x T da vegetação (dig) (T_c x T_s)	Z = 3.83, P < 0.05	
	T_c superficial no chão x T do chão (iv) T_c superficial na vegetação x T da vegetação (iv) (T_c x T_s)	Z = 1.03, P = 0.29 Z = 2.63, P < 0.05	Teste dos Sinais de Postos de Wilcoxon

Tabela 6. Resultados das análises estatísticas comparando as temperaturas corpóreas (T_c) cloacais e superficiais das serpentes entre os períodos diurno (6:00-18:00h) e noturno (18:00-6:00h) nas diferentes estações do ano.

Estação	Período	Nível de significância	Teste estatístico
Outono	Dia x Noite	U = 147, P = 0.358	Mann-Whitney
Inverno	Dia x Noite	U = 120.5, P = 0.294	Mann-Whitney
Primavera	Dia x Noite	U = 5, P < 0.001	Mann-Whitney
Verão	Dia x Noite	U = 3, P < 0.0001	Mann-Whitney

Apêndice 1. Distribuição mundial das localidades onde a termorregulação foi estudada quantitativamente, permitindo o teste do modelo de custo-benefício da termorregulação. Disponível em ESA's Electronic Data Archive: Ecological Archives E086-029-A3. <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/04-1403?cookieSet=1&journalCode=ecol>. Compilado por Blouin-Demers and Nadeau (2005). Atualizado por R. P. Bovo.

Família	Gênero	Espécie	Subordem	Massa	CRC	Atividade	Habitat	Clima	T _{pref}	50	T _e	T _b	db	de	de-db	E	Ex	
Polychrotinae	<i>Anolis</i>	<i>cooki</i>	lagarto	5	65	diurna	deserto	caribenho	29.6/31.6		29.9	30.8	1.05	2.25	1.2	0.53	xx	
Polychrotinae	<i>Anolis</i>	<i>cristatellus</i>	lagarto	5	70	diurna	deserto e mésico	caribenho	28.6/30.9		29.9	27.3	2.48	4.13	1.65	0.35	xx	
Polychrotinae	<i>Anolis</i>	<i>gundlachi</i>	lagarto	6	70	diurna	mésico	caribenho	24.3/26.1		19	19.4	3.55	4.05	0.5	0.15	xx	
Agamidae	<i>Hypsilurus</i>	<i>spinipes</i>	lagarto	58	110	diurna	floresta pluvial	tropical	xx		xx	xx	2.59	2.81	0.22	0.08	xx	
Agamidae	<i>Chlamydosaurus</i>	<i>kingii</i>	lagarto	330	200	diurna	savana florestada	monções	34.1/36.6		36.5	34.3	1.43	3.96	2.53	0.64	61	
Lacertidae	<i>Podarcis</i>	<i>hispanica</i>	lagarto	7	65	diurna	arbustivo	mediterrâneo	31.9/36.8**		30.3	33.9	0.3	6.3	6	0.95	92	
Varanidae	<i>Varanus</i>	<i>scalaris</i>	lagarto	70	170	diurna	savana florestada	monções	36.7/39.5		36.1	35.4	1.79	3.15	1.37	0.42	66	
Varanidae	<i>Varanus</i>	<i>gouldii</i>	lagarto	1500	550	diurna	bosque	monções	34.0/36.3		xx	35.9	0.85	6.51	5.66	0.87	96	
Varanidae	<i>Varanus</i>	<i>mertensi</i>	lagarto	1500	550	diurna	charco	monções	33.1/35.5		xx	34	1.66	6.51	5.12	0.64	73	
Varanidae	<i>Varanus</i>	<i>panoptes</i>	lagarto	1500	550	diurna	bosque e planície aluvial	monções	35.8/37.6		xx	35.2	2.28	6.55	4.28	0.65	40	
Lacertidae	<i>Psammotromus</i>	<i>alginus</i>	lagarto	10	75	diurna	arbustivo e bosque	temperado	32.4/37.4**		xx	36.3	0.82	8.2	7.39	0.91	73	
Phrynosomatinae	<i>Phrynosoma</i>	<i>douglassi</i>	lagarto	25	75	diurna	deserto	temperado	33.0/36.0		33.4	35.5	0.25	1.69	1.44	0.85	96	
Agamidae	<i>Pogona</i>	<i>barbata</i>	lagarto	475	400	diurna	floresta aberta	subtropical	29.2/33.1		39.8	34.6	3.25	5.3	2.05	0.33	xx	
Elapidae	<i>Hoplocephalus</i>	<i>bungaroides</i>	serpente	70	640	noturna	floresta aberta	temperado	28.1/31.1		26.8	25.6	3.7	3.4	-0.30	-0.09	34	
Agamidae	<i>Lophognathus</i>	<i>temporalis</i>	lagarto	35	130	diurna	savana florestada	monções	33.7/35.8		37.2	34	3.48	5.1	1.65	0.46	37	
Natricinae	<i>Nerodia</i>	<i>sipedon</i>	serpente	250	900	diurna	charco	temperado	25.0/30.0		21.7	24	2.35	4.04	1.69	0.42	44	
Gekkonidae	<i>Christinus</i>	<i>marmoratus</i>	lagarto	3	50	noturna	floresta aberta	temperado	23.6/26.0		16.6	19	3.5	7.4	3.9	0.54	xx	
Lacertidae	<i>Podarcis</i>	<i>murais</i>	lagarto	6	60	diurna	pasto	mediterrâneo	31.9/36.5**		21.6	30.4	2	10.4	8.4	0.81	40	
Lacertidae	<i>Zootoca</i>	<i>vivipara</i>	lagarto	7	65	diurna	pasto	temperado	29.1/33.8		33.5	31.1	1.18	4.93	3.75	0.58	xx	
Colubridae	<i>Elaphe</i>	<i>obsoleta</i>	serpente	600	1300	diurna	floresta decídua	temperado	26.5/29.8		xx	xx	4.79	8.09	3.3	0.41	22	
Phrynosomatinae	<i>Sceloporus</i>	<i>arenicolus</i>	lagarto	7	65	diurna	arbustivo seco	temperado	33.9/37.2		36.1	34.1	1.6	7.66	6.06	0.79	88	
Phrynosomatinae	<i>Uta</i>	<i>stansburiana</i>	lagarto	3	50	diurna	arbustivo seco	temperado	32.9/38.3		35.1	36.5	0.41	6.98	6.57	0.94	100	
Lacertidae	<i>Lacerta</i>	<i>oxycephala</i>	lagarto	6	60	diurna	paredões	mediterrâneo	31.1/34.4		31.2	31.6	0.84	3.78	2.94	0.77	100	
Lacertidae	<i>Podarcis</i>	<i>melisellensis</i>	lagarto	6	60	diurna	paredões	mediterrâneo	32.9/35.2		33.3	34.1	1.04	6.27	5.23	0.83	83	
Trogonophidae	<i>Trogonophis</i>	<i>wiegmanni</i>	anfísbena	6	142	diurna	arbustivo seco	mediterrâneo	21.7/23.4		21.5	22	1.5	3.5	2	0.57	xx	
Gekkonidae	<i>Hoplodactylus</i>	<i>maculatus</i>	lagarto	10	75	noturna	pradaria	temperado	26.0/28.0		xx	22	4.32	6.75	2.35	0.25	xx	
Elapidae	<i>Hoplocephalus</i>	<i>stephensii</i>	serpente	200	800	noturna	floresta costeira	temperado	27.8/29.3		21.6	24	8.05	9.21	1.16	0.1	xx	
Colubridae	<i>Lampropeltis</i>	<i>triangulum</i>	serpente	xx	xx	diurna	floresta aberta	temperado	29.0/31.0		22.4	xx	xx	9.35	xx	xx	xx	
Emydidae	<i>Chrysemys</i>	<i>picta</i>	tartaruga	301	136	diurna	baía pantanosa	temperado	21.3/25		18.9	21.6	2.4	4.8	2.4	xx	41	
Viperidae	<i>Bothrops</i>	<i>insularis</i>	serpente	204	563	> diurna	floresta baixo montana	tropical	24.9/26.3(verão*)		21.6	21.9	1.35	1.48	0.13	0.09		
																		20.4/21.7(inverno*)



Apêndice 2. Distribuição mundial das localidades onde a termorregulação foi estudada quantitativamente até 2005, permitindo o teste do modelo de custo-benefício de termorregulação. Disponível em ESA's Electronic Data Archive: *Ecological Archives* E086-029-A3. Compilado por G.Blouin-Demers e P. Nadeau (2005). A seta indica o local do presente estudo.

Submitted to JOURNAL OF HERPETOLOGY

LRH: R. P. BOVO et al.

RRH: Thermoregulation in the golden lancehead

Does Gestation or Feeding Affect the Body Temperature of the Golden Lancehead,
Bothrops insularis, Under Field Conditions?

Rafael P. Bovo^{1,2}, Otávio A. V. MARQUES², and Denis V. Andrade³

*¹Departamento de Zoologia e Botânica, Ibilce, UNESP - São José do Rio Preto, SP
15054-000, Brazil*

²Laboratório Especial de Ecologia e Evolução - Instituto Butantan, SP 05503-900, Brazil

*³Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Fisiologia Comparada, Depto de Zoologia, IB,
UNESP - Rio Claro, SP 13506-900, Brazil*

Key Words: Gestation, Post-prandial Thermophilic Response, Thermoregulation,
Digestion, Golden Lancehead

¹Corresponding Author. E-mail: rpbovo@yahoo.com.br

ABSTRACT. — We measured body temperature (T_b) in free-ranging golden lanceheads, *Bothrops insularis*, in nature at the Queimada Grande island, southeast Brazil. We tested for alteration in selected body temperatures associated with feeding or gestation. All fed snakes were found during the summer and had consumed a migrant bird that visits the island seasonally. Gravid females were found during spring and summer and contained 4–5 embryos. We were unable to identify any evidence that fed or gravid snakes altered their thermal conductance. Also, there was no identifiable evidence that these conditions were associated to the selection of higher and/or less variable T_b s. *Bothrops insularis* is a strict forest dweller rarely, if ever, basking in open areas. Apparently this holds even when benefits of elevated T_b s, presumably by basking, could be anticipated.

Ectothermic organisms, such as snakes, are particularly sensitive to changes in environmental temperature since they depend mainly on external heat sources for the regulation of body temperature (T_b). Metabolic heat production in snakes, except in a few particular situations (Van Mierop and Barnard, 1976; Marcellini and Peters, 1982; Tattersall et al., 2004), is so low that its contribution to the control of T_b is usually negligible (Ruben, 1976). As a result, snake's T_b is mainly determined by the exploitation of temperature niches available in the environment at any given time (Peterson et al., 1993). Preferred T_b can be altered during the performance of different activities. Thus, since the performance in distinct activities may reach its maximum level at dissimilar temperature intervals, snakes are able to improve their performance in a given activity by changing transitorily their preferred T_b (Stevenson et al., 1985; Van Damme et al., 1991). Well known examples of such plasticity is the increment of T_b following the ingestion of food (Regal, 1966; Sievert and Andreadis, 1999; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001), referred as the post-

prandial thermophilic response, and the maintainance of higher and less variable body temperatures by gravid females (Charland and Gregory, 1990; Brown and Weatherhead, 2000; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001).

Herein, we report on the effects of feeding and gestation on T_b of the golden lancehead, *Bothrops insularis*, sampled under field conditions. The golden lancehead is a critically endangered (IUCN, 2009) pitviper endemic from the Queimada Grande Island (QGI), located 33 km off the coast of southeast Brazil (24° 29' S, 46° 40' W), with a total area of 0.43 km². In this island, a population of no more than 2,500 individuals dwell in a lowland forest that covers about 55% of the island (Martins et al., 2008). The data presented here was collected within a broader thermoregulatory study currently carried out in this island, which, in its own turn, is a part of a long term research program devoted to the study and conservation of the species (see www.jararacailhoa.com). Thus, despite the fact that our sampling was dependent of the rare eventuality of finding a fed or pregnant individual in the field, in every instance that this happened we were able to insert our punctual observation into a broad and detailed body of information provided by concurrent studies.

MATERIAL AND METHODS

Cloacal T_b of free-ranging snakes were measured within 30 s of capture with a thermal quick-response sensitive probe ($\pm 1\%$ precision and 0.1 °C resolution) inserted into the snake's cloaca. Snout-vent-length (SVL), body mass, reproductive stage, posture, time of the day, height of substrate, and activity (moving or resting) were also recorded for every snake found. At the location where the snake was found we recorded air temperature and humidity, kind of substrate and its temperature, wind speed, and vegetation cover. We also sampled the operative environmental temperatures (T_e) using copper models filled with water (see Brown and

Weatherhead, 2000; Row and Blouin-Demers 2006) distributed at random at the QGI.

Temperature of the models were recorded continuously throughout the study period once every 16 min using temperature dataloggers (StowAway[®], TidbiT[®]); models were previously tested and reflected snake's thermal properties with great accuracy ($r^2=0.973$; $F_{1,90}=3205.9$; $P<0.001$). We assumed that the range of sampled T_e represented the available thermal niches to the snakes at the QGI.

Body temperature of fed or gravid individuals was initially compared to a “null model” provided by all non-gravid and fasting individuals recorded at the same season the measurements were taken. This was initially done by fitting the data points of fed or pregnant individuals into a linear regression between T_b and T_e and checking whether or not they would fit within the 95% confidence interval calculated for this regression. Thereafter, we performed a t-test on the calculated residuals for the regression line comparing fed vs. unfed individuals within the appropriate season to test whether differences in T_b would occur independently of T_e . To this same aim, we also selected fasting or non-gravid individuals recorded under identical conditions (microhabitat, posture, daytime, season) and tested for significant differences between their T_b s and those recorded for fed or gravid snakes using a t-test. Whenever necessary to attend premises of normality and homoscedascity, data were log10 transformed before statistical analysis. Fasting and non-gravid measurements were taken from a broad database on the thermoregulatory behavior for the species (unpubl. data, R. P. Bovo, O. A. V. Marques, and D. V. Andrade) and were deliberately chosen to provide the most similar data set (in all the parameters considered), in which we could contrast the effect of feeding or gestation.

Gravid females were examined by palpation and were included in our analysis if they were bearing embryos. Fed individuals were induced to regurgitate the prey and, if the prey body was

still conserving its structural integrity (for at least 95% of their extension), we considered that ingestion had occurred within the previous 24-48 h and, then, these snakes entered our analysis. All values are presented as mean \pm SE, and differences were accepted to be statistically significant when $P\leq 0.05$. Procedures were approved by the ICMBio-IBAMA (SISBIO license number to management 16189).

RESULTS

We found 9 individuals of the golden lancehead fed recently (Table 1). From all of them, we recovered the ingested prey and found that they had eaten, in all cases, the seasonal migrant bird *Elaenia mesoleuca* (average meal mass equaling to 18% of the snake body mass). All fed snakes were found during the summer (February/March) within the forested area, as is the rule for *B. insularis* (Martins et al. 2008). None of the fed individuals were found to deviate significantly from the general relationship between T_b and T_e for the season (Fig. 1A), i.e., all of their T_b values fell within the 95% confidence interval for the regression. Corroborating this, the test on the residual values for this regression failed to reveal any significant difference between fed and unfed snakes ($P=0.06$). Finally, the direct comparison between fed and fasting individuals, recorded under similar conditions, also revealed no significant difference in the mean T_b values ($P=0.84$).

Four gravid females of the golden lancehead had their body temperature sampled (Table 1). Two of them were found in late spring (December) and contained 4 and 5 embryos, while the other two were found in late summer (March) and contained 4 embryos each. In none of these cases, body temperature deviated from the general relationship between T_b and T_e for the two seasons combined (Fig. 1B) or for each of them considered separately (not shown). The comparison between T_b values recorded for gravid snakes compared to those recorded for non-gravid

individuals, found under similar conditions, did not reveal a significant difference ($P=0.46$). All gravid females were found in the forested area of the QGI.

DISCUSSION

We found that the golden lancehead did not exhibit an identifiable postprandial thermophilic response under field conditions. Thus, mean body temperature for fed snakes fitted the general relationship observed between T_b and T_e . In general, this indicates that fed snakes did not modify their heat conductance (by changing posture or selecting sheltered retreat sites, for example), or had their T_b affected by a potential post-prandial thermogenesis neither (see Tattersall et al., 2004). Corroborating our conclusion, the residual analysis and the direct comparison of fed and fasting individuals (under similar conditions) also failed to identify any significant difference in T_b that could be associated to a postprandial thermophilic response. Indeed, T_b values for fed and fasting snakes were found to completely overlap to each other (see Fig.2).

One possible explanation for the lack of the post-prandial thermophilic response in *B. insularis* may be related to meal mass. Indeed, the magnitude of the post-prandial thermophilic response is known to be influenced by meal size (Huey, 1982), and it is uncertain that the 18% relative meal mass consumed by our fed snakes would elicit a noticeable thermophilic response. Contrary to what is reported in other snake species (Blouin-Demers and Weatherhead, 2001), fed golden lancehead snakes, a forest dweller, did not explore open areas or forest edge zones more often than fasting individuals. Although, the habitat of *B. insularis* provides thermoregulatory opportunities for T_b to be elevated, this possibility would imply in shuttling behavior, which is constrained by the hindered locomotor ability of fed snakes (Ford and Shuttlesworth, 1986). Also, we have consistently observed that *B. insularis* is rarely found basking in open areas of the

QGI. In approximately 15 years of fieldwork at the QGI only in one occasion one of us (O.A.V. Marques) observed a gravid female basking in the sun in an open area. Since three hawk species, *Rupornis magnirostris* (Accipitridae), *Caracara plancus*, and *Milvago chimachima* (Falconidae) are found in the QGI (A. Macarrão, pers. comm.), the exposure of *B. insularis* in open areas may increase predation risk. Besides, the potential prey consumed by the golden lanceheads are more abundant inside the lowland forest (O.A.V. Marques and A. Macarrão, pers. comm.).

On the other hand, it could be the case that, under natural conditions, the post-prandial thermophilic response is simply absent in the golden lancehead. In fact, while this response is commonly reported by studies performed indoors in thermal gradients (Wall and Shine, 2008), in the wild, where animals are faced with many other constraints/factors besides temperature (e.g., predators presence, prey availability, environmental factors including humidity, wind, rain regimes), the post-prandial thermophilic response seems considerably more elusive. In fact, for the colubrid snake *Pantherophis obsoletus*, a postprandial thermophilic response was observed in laboratory but not in the field (*Elaphe obsoleta*, Blouin-Demers and Weatherhead, 2001).

Thermoregulatory changes associated to reproductive stage are relative well documented in squamates (Beuchat, 1986; Charland and Gregory, 1990; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001). Particularly, the elevation and the relative stability of T_b during the gestational period have been pointed out as an important mechanism ensuring the proper development of the embryos (Schwarzkopf and Shine, 1991; Brown and Weatherhead, 2000), and, ultimately, improved fitness (Rock et al., 2000). Nonetheless, while this response holds for some snakes species (e.g. Brown and Weatherhead, 2000; Ladyman et al., 2003), it is absent in others (Sanders and Jacob, 1981; Isaac and Gregory, 2004). For *B. insularis* we found that the T_b of gravid females conformed to the general relationship between T_b and T_e , which indicates no

change in thermal conductance. However, 3 out of 4 gravid selected temperatures toward to the high end for the species (the remaining one being found at night at a considerably colder temperature), which could be interpreted as gravid females selecting relatively warmer sites. This idea, however, was not supported by the direct comparison between the T_b 's of gravid and non-gravid individuals found under identical conditions. Therefore, the logical conclusion would be that gestation had no identifiable effect on the thermoregulation of free-ranging golden lancehead. Due to our limited sample size, however, such conclusion should be taken with the outmost caution because the power of our statistical test was far below (0.05) the desired level (0.8).

In summary, we did not found any evidence that gestation or feeding cause *B. insularis* to modify its thermoregulatory behavior. The proximal determinants/constraints involved on this are yet to be determined, but golden lanceheads seems not to rely on the exploitation of forest edges or open areas as basking sites. We are fully aware that our conclusions rests on a fragile data base, however, fieldwork opportunities at the QGI is very limited due to costs and to the inhospitality of the location (Amaral, 1921). Furthermore, we report on situations that are quite improbable to come across in nature and for which there is few and controversial reports available. Finally, because the endemic and insular nature of the golden lancehead, the fact that it is critically endangered (IUCN, 2009, Machado et al., 2005), and have its population decreasing in recent years (Martins et al., 2008), it is urgent that any biological information about this species to be made available.

Acknowledgements. — We are grateful to S. M. Almeida-Santos for discussions about the reproductive biology of snakes and K. Kasperoviczus and QGI research team for help during

fieldwork. This study was supported by grants from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (DVA), from the Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (DVA, RPB, and OAVM), and Fundação para o Desenvolvimento da Unesp (FUNDUNESP) (DVA).

LITERATURE CITED

- AMARAL, A. 1921. Contribuição para o conhecimento dos ophidios do Brasil. A. Parte II. Biologia da nova espécie, *Lachesis insularis*. Anexos das Memórias do Instituto Butantan 1:39-44.
- BEUCHAT, C. A. 1986. Reproductive influences on the thermoregulatory behaviour of a live bearing lizard. *Copeia* 1986:971–979.
- BLOUIN-DEMERS, G., AND P. J. WEATHERHEAD. 2001. Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology* 82:3025–3043.
- BROWN, G. P., AND P. J. WEATHERHEAD. 2000. Thermal ecology and sexual size dimorphism in northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *Ecological Monographs* 70:311–330.
- CHARLAND, M. B., AND P. T. GREGORY. 1990. The influence of female reproductive status on thermoregulation in a viviparous snake, *Crotalus viridis*. *Copeia* 1990:1089–1098.
- FORD, N. B., AND G. A. SHUTTLESWORTH. 1986. Effects of variation in food intake on locomotor performance of juvenile snakes. *Copeia* 1986:999–1001.
- HUEY, R. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In C. Gans and F. H. Pough (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 12, pp. 25-91. *Physiology C*. Academic Press, London.
- ISAAC, L. A., AND P. T. GREGORY. 2004. Thermoregulatory behavior of gravid and non-gravid female grass snakes (*Natrix natrix*) in a thermally limiting high-latitude environment. *Journal of Zoology*:264: 403-409.

IUCN 2009. 2009 IUCN Red List of Threatened Species. <[http:// www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>.

Downloaded on 10 June 2009.

LADYMAN, M., B. X. O. LOURDAIS, D. BRADSHAW, , AND G. NAULLEAU. 2003. Gestation, thermoregulation, and metabolism in a viviparous snake, *Vipera aspis*: evidence for fecundity-independent costs. *Physiological Biochemical Zoology* 76:497-510.

MACHADO, A. B. M., C. S. MARTINS, AND G. M. DRUMMOND. 2005. Lista da fauna brasileira ameaçada de extinção: incluindo as espécies quase ameaçadas e deficientes em dados. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.

MARCELLINI, D. L., AND A. PETERS. 1982. Preliminary observations on endogenous heat production after feeding in *Python molurus*. *Journal of Herpetology* 16:92-95.

MARTINS, M., R. J. SAWAYA, AND O. A. V. MARQUES. 2008. A first estimate of the population size of the critically endangered lancehead, *Bothrops insularis*. *South American Journal of Herpetology* 3:168-174.

PETERSON, C. R., A. R. GIBSON, M. E. AND DORCAS. 1993. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation. *In* R. A. Seigel and J. T. Collins (eds.), *Snakes: Ecology and Behavior*, pp. 241-314. McGraw-Hill, Inc. New York.

REGAL, P. J. 1966. Thermophilic response following feeding in certain reptiles. *Copeia* 1966:588-590.

ROCK, J., R. M. ANDREWS, AND A. CREE. 2000. Effects of reproductive condition, season, and site on selected temperatures of a viviparous gecko. *Physiological Biochemical Zoology* 73:344-355.

ROW, J.R. AND G. BLOUIN-DEMERS. 2006. Thermal quality influences effectiveness of thermoregulation, habitat use, and behavior in milk snakes. *Oecologia* 148:1-11.

- RUBEN, J. A. 1976. Aerobic and anaerobic metabolism during activity in snakes. *Journal of Comparative Physiology* 109:147-157.
- SANDERS, J. S., J. S. AND JACOB. 1981. Thermal ecology of the copperhead (*Agkistrodon contortrix*). *Herpetologica* 37:264-270.
- SCHWARZKOPF, L., AND R. SHINE. 1991. Thermal biology of reproduction in viviparous skinks, *Eulamprus tympanum*: why do gravid females bask more? *Oecologia* 88:562-569.
- SIEVERT, L. M., AND P. ANDREADIS. 1999. Specific dynamic action and postprandial thermophily in juvenile northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *Journal of Thermal Biology* 24:51-55.
- STEVENSON, R. D., C. R. PETERSON, J. S. AND TSUJI. 1985. Thermal dependence of locomotion, tongue flicking, digestion, and oxygen consumption in the wandering garter snake. *Physiological Zoology* 58:46-57.
- TATTERSALL, G. J., W. K. MILSOM, A. S. ABE, S. P. BRITO, AND D. V. ANDRADE. 2004. The thermogenesis of digestion in rattlesnakes. *Journal of Experimental Biology* 207:579-585.
- VAN DAMME, R., D. BAUWENS, AND F. VERHEYEN. 1991. The thermal dependence of feeding behavior, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Functional Ecology* 5:507-517.
- VAN MIEROP, L. H. S., AND S. M. BARNARD. 1976. Thermoregulation in a brooding female Python molurus bivittatus (Serpentes: Boidae). *Copeia* 1976:398-401.
- WALL, M., AND R. SHINE. 2008. Post-feeding thermophily in lizards (*Lialis burtonis* Gray, Pygopodidae): laboratory studies can provide misleading results. *Journal of Thermal Biology* 33:274-279.

TABLE 1. Body temperature of free-ranging golden lanceheads, *Bothrops insularis*. Fasting and gravid snakes were compared to fasting and non-gravid individuals found under similar conditions. Median \pm Standard Error.

Variable	Fed	Fasting	Gravids	Non-gravids
Body Mass (g)	77 \pm 16.3	83.2 \pm 15.9	217 \pm 9.5	82 \pm 16.2
Snout-vent-length (mm)	615 \pm 23.3	633. \pm 27.7	729 \pm 27.8	661 \pm 27.1
Body temperature, T _b (°C)	24.1 \pm 0.4	24.1 \pm 0.3	27 \pm 1.1	25.4 \pm 0.5
Operative Environmental Temperature, T _e (°C)	22.9 \pm 0.3	22.9 \pm 0.5	25.2 \pm 1	24.9 \pm 0.3
n	9	9	4	15

FIGURE LEGENDS

FIG. 1. Least square regression lines (solid) and 95% prediction intervals (dotted) for the relationship between body temperature and operative environmental temperature for free-ranging golden lanceheads, *Bothrops insularis*. Open symbols depict data for all individuals sampled during the summer (A) and spring/summer (B) compared to fed (closed symbols on A) and gravid snakes (closed symbols in B). Notice that body temperature values of fed and gravid individuals always fell within the 95% confidence intervals for the respective season.

FIG. 2. Body temperature comparison between fed and fasting (left) and gravid and non-gravid (right) individuals of free-ranging golden lanceheads, *Bothrops insularis*, found under identical conditions. Columns=Median; Bars=Standard Deviation.

FIGURE 1

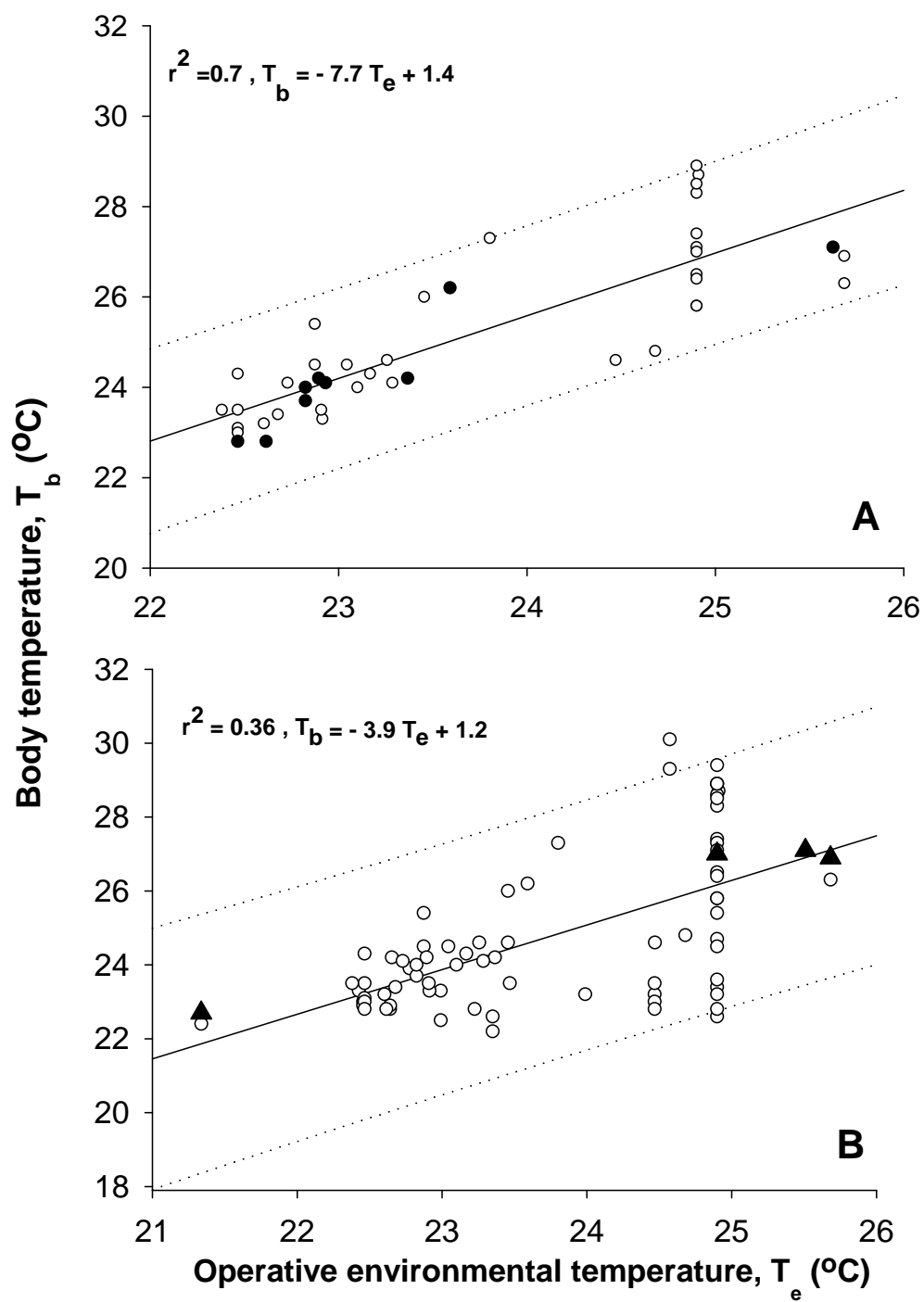


FIGURE 2

