

Biologia reprodutiva de serpentes brasileiras

Lígia Pizzatto¹, Selma Maria de Almeida-Santos²
& Otávio Augusto Vuolo Marques²

Resumo

O estudo da reprodução de serpentes neotropicais tem recebido maior atenção nas últimas décadas, especialmente pelo uso de material de coleções científicas. Esta revisão pretende reunir as principais informações a respeito de aspectos reprodutivos das serpentes brasileiras. Para isso, são definidos, discutidos e exemplificados com espécies de nossa fauna: (1) formas de dimorfismo sexual, (2) tipos de ciclos reprodutivos, estocagem de esperma, ciclos hormonais e de gordura, (3) modos reprodutivos (partenogênese, oviparidade, ovo-retenção e viviparidade), (4) fecundidade, (5) padrões comportamentais de combate, corte e cópula, (6) cópulas múltiplas e (7) relações entre atividade e reprodução.

Palavras-chave: Reprodução, Fecundidade, Comportamento Reprodutivo, Hormônios, Dimorfismo Sexual, Serpentes.

Abstract

Study on reproduction of neotropical snakes has received more attention in the last decades, mainly by using preserved specimens on scientific collections. This brief revision intends to assemble main information about reproduction in brazilian snakes. Thus, we described discussed and exemplified using brazilian snakes: (1) types of sexual dimorphism (2) patterns on reproductive cycles, sperm storage, hormonal and fat cycles; (3) reproductive modes (parthenogenesis, oviparity, egg-retention and viviparity), (4) fecundity, (5) patterns of male-male combat, courtship and mating, (6) multiple mating and (7) relationship between activity and reproduction.

Key words: Reproduction, Fecundity, Reproductive Behavior, Hormones, Sexual Dimorphism, Snakes.



O conhecimento sobre a reprodução de serpentes é devido basicamente aos estudos realizados na América do Norte e Europa durante várias décadas e com elapídeos australianos nos últimos 25 anos (SHINE 1977, 1980a; SEIGEL & FORD, 1987). A diferença na quantidade de

Aceito em janeiro de 2006.

¹ Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Zoologia, IB, Universidade Estadual de Campinas, CP 6109, 13083-970, Campinas, SP. ligia_oceanica@yahoo.com.

² Laboratório de Herpetologia, Instituto Butantan, Av. Dr. Vital Brazil, 1500, 005503-900, São Paulo, SP. otaviomarques@butantan.gov.br; selmabutantan@uol.com.br

informações entre os continentes sempre foi considerável. De modo geral, os padrões e tendências ecológicas em serpentes foram delineados com base em informações de estudos realizados em regiões temperadas. Ao longo do século passado a maior parte do conhecimento sobre reprodução de serpentes neotropicais foi gerada a partir de dados de cativeiro ou registros pontuais (e.g., LAPORTA-FERREIRA *et al.*, 1986; PONTES & DI-BERNARDO, 1988). Porém, nos últimos 15 anos, diversos estudos realizados com exemplares preservados em coleções científicas possibilitaram um incremento do conhecimento sobre a biologia reprodutiva das serpentes brasileiras, estabelecendo um novo cenário onde é possível determinar novas tendências e padrões entre as serpentes neotropicais. Esta revisão pretende reunir as principais informações a respeito de aspectos reprodutivos das serpentes brasileiras.

Dimorfismo sexual

O dimorfismo sexual pode se manifestar de diferentes formas entre as serpentes, como por exemplo, em relação às dimensões e proporções corporais e ao número ou formas das escamas, posição e/ou tamanho de órgãos ou glândulas (SHINE, 1993; KISSNER *et al.*, 1998; KEOGH & WALACH, 1999).

Os sexos também podem diferir em relação a coloração. Há poucos relatos de dicromatismo sexual, havendo alguns registros em viperídeos como *Bothrops atrox*, *B. moojeni* e *B. jararacussu* e em colubrídeos como *Drymarchon corais* e *Philodryas nattereri* (LELOUP, 1975; SHINE, 1993; MARQUES & SAZIMA, 2003). O significado adaptativo do dicromatismo sexual, se

de fato ocorre, permanece incerto. É possível que em alguns casos, diferenças de coloração entre os sexos estejam relacionadas a divergências no uso do ambiente (SHINE, 1993).

Diferenças no tamanho corporal entre machos e fêmeas foram descritas em várias espécies brasileiras. Na maioria das espécies, a fêmea apresenta o corpo maior que os machos. Isso ocorre porque quanto maior o tamanho corporal, maior é a capacidade da fêmea de produzir e estocar os ovos (maior fecundidade, ver abaixo) (DARWIN, 1874). Como o sucesso reprodutivo da fêmea depende primariamente do número de filhotes, a seleção natural tende a favorecer fêmeas maiores (DARWIN, 1874; SHINE, 1994).

O menor tamanho corporal facilita a locomoção da serpente (aumentando sua capacidade de fuga e encontro de abrigos) e supostamente diminui seu custo metabólico para a manutenção corporal (DARWIN, 1874; ANDERSSON, 1994). Assim, a seleção deve favorecer o menor tamanho corporal entre os machos. Entretanto, machos de algumas espécies de serpentes engajam-se em combates rituais durante a época do acasalamento. Nas espécies em que isso ocorre, os machos podem ter tamanho corporal equivalente ou maior ao das fêmeas (SHINE, 1994).

O dimorfismo no tamanho da cauda é freqüente entre as serpentes. Machos geralmente possuem a cauda mais longa, a qual acomoda internamente o hemipênis e seus músculos retratores (KING, 1989). Entretanto, em determinadas espécies, a cauda grande dos machos pode ter significado adaptativo durante a cópula (e.g. auxiliando no afastamento de outros machos em agregações reprodutivas ou auxiliando na

retenção das fêmeas, ver KING, 1989; ALMEIDA-SANTOS *et al.*, 1998; RIVAS, 1999). Entre as espécies arborícolas esse tipo de dimorfismo pode estar ausente (FOWLER & SALOMÃO, 1994; PIZZATTO, 2006) e isto, provavelmente, está relacionado à maior aptidão de indivíduos com cauda de maior tamanho entre as espécies arborícolas, uma vez que a cauda permite maior equilíbrio e facilita a locomoção sobre a vegetação (LILLYWHITE & HENDERSON, 1993). Em serpentes arborícolas, a seleção deve atuar favorecendo o aumento acentuado no tamanho da cauda, o que deve ocorrer nos dois sexos.

O dimorfismo sexual, em termos de tamanho e forma da cabeça, pode estar associado à divergência sexual na dieta, com o sexo de maior tamanho da cabeça alimentando-se de presas de maiores dimensões (e.g. HOUSTON & SHINE, 1993; VINCENT *et al.*, 2004). Algumas espécies apresentam esse tipo de dimorfismo, mas as evidências de divergência na dieta são poucas ou ausentes (JORDÃO, 1996; LUISELLI *et al.*, 2002; NOGUEIRA *et al.*, 2003; BIZERRA *et al.*, 2005). LUISELLI *et al.* (2002) sugerem que a seleção sexual pode ser responsável por essas diferenças (i.e. fêmeas acasaliariam preferencialmente com machos com cabeça de menor tamanho), porém tal explicação parece pouco plausível, não havendo qualquer evidência concreta de que isso ocorra.

Entre os boídeos, o dimorfismo sexual ocorre também em relação ao tamanho dos esporões, que são estruturas pélvicas vestigiais, maiores em machos do que em fêmeas (HOGE, 1947; PIZZATTO, 2006). O tamanho dos esporões varia entre as espécies (obs. pess., mas veja SCHUETT & SCHUETT, 1995). Seu uso pelo

macho, para estimulação das fêmeas durante a corte e cópula ou machos rivais durante o combate foi verificado em algumas espécies que apresentam essa estrutura bem desenvolvida (HOGE, 1947; CARPENTER *et al.*, 1978). Entretanto, em espécies como *Epicrates cenchria*, que apresentam esporões pouco desenvolvidos, não há evidências de sua utilização em rituais de combate ou cópula (SCHUETT & SCHUETT, 1995; PIZZATTO *et al.* 2006).

Estrutura dos órgãos reprodutivos

Os órgãos reprodutivos em serpentes (assim como demais órgãos pareados) dispõem-se assimetricamente, sendo os do lado direito mais craniais e maiores em relação aos do lado esquerdo.

Em fêmeas maduras, os ovários apresentam folículos transparentes ou esbranquiçados, sem deposição de vitelo em fase quiescente (vitelogênese primária) e/ou amarelos com deposição de vitelo (vitelogênese secundária). Nas fêmeas imaturas são encontrados apenas folículos em vitelogênese primária. Os ovidutos, paralelos aos ovários, são divididos em infundíbulo, útero e vagina (Fig.1). O infundíbulo (localizado mais cranialmente) é uma estrutura fina em forma de funil com muitas dobras e recebe os folículos durante a ovulação. O útero é responsável pelo desenvolvimento embrionário e possui diversas câmaras onde permanece cada ovo/embrião. Em alguns viperídeos (e.g. *Bothrops* e *Crotalus*) há uma região uterina anterior à vagina, longa e sem pregas, chamada útero posterior, que exibe contração após a cópula e dilata-se durante a prenhez (ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 1997, 2002; ver Fig.1). Essa contração no útero posterior (conhecida como

“UMT - uterine muscular twist”) permite a retenção e estocagem dos espermatozoides pelas fêmeas (ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 1997; Fig.2).

Nos machos, os testículos se comunicam com a cloaca pelos ductos deferentes, que se apresentam com tubos enovelados (em espécimes sexualmente maduros e lisos em imaturos) que terminam nas papilas genitais (Fig.3). Ductos eferentes distribuem-se ao longo de todo o

comprimento do testículo dirigindo-se para o epidídimo (VOLSØE, 1944), que está intimamente conectado ao testículo, ao longo do seu lado dorso-medial. Tanto eferentes como epidídimo são estruturas microscópicas que necessitam de técnicas histológicas para serem visualizados. Os órgãos copulatórios nos machos (um par) são denominados de hemipênis e ficam localizados no interior da cauda quando o macho não está em cópula (Fig.4).

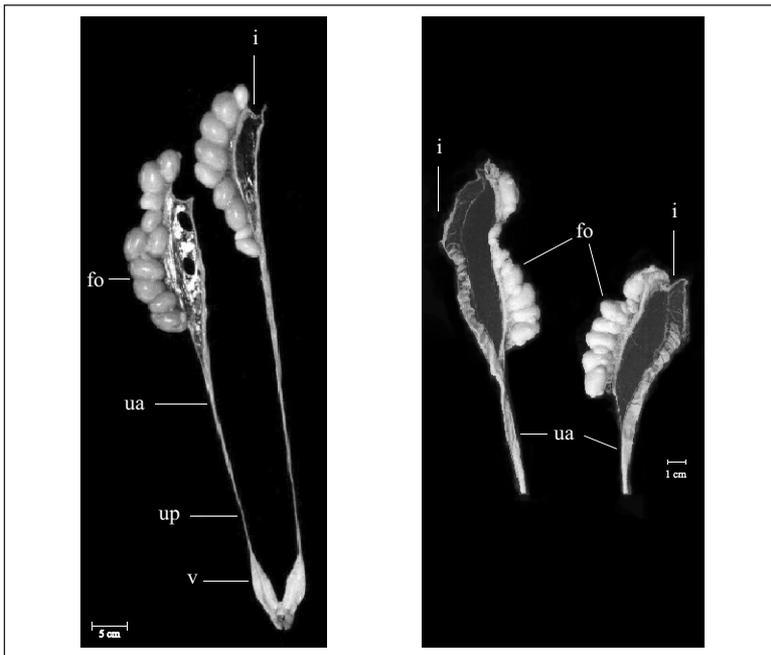


Figura 1: Aparelho reprodutor feminino de serpente, evidenciando os ovários com folículos ovarianos (fo) em vitelogênese secundária, infundíbulo (i), útero anterior (ua), útero posterior (up), que compõem os ovidutos e a vagina (v). A figura da direita evidencia a região do infundíbulo.

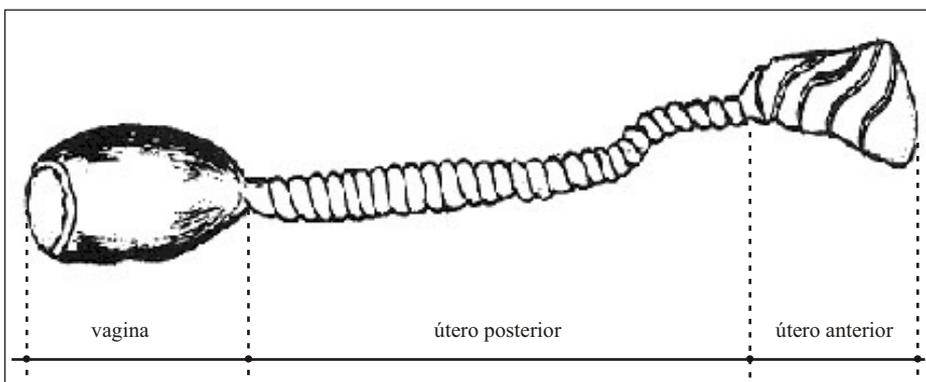


Figura 2: Torção muscular uterina (“uterine muscular twist” - UTM) em *Crotalus durissus*.

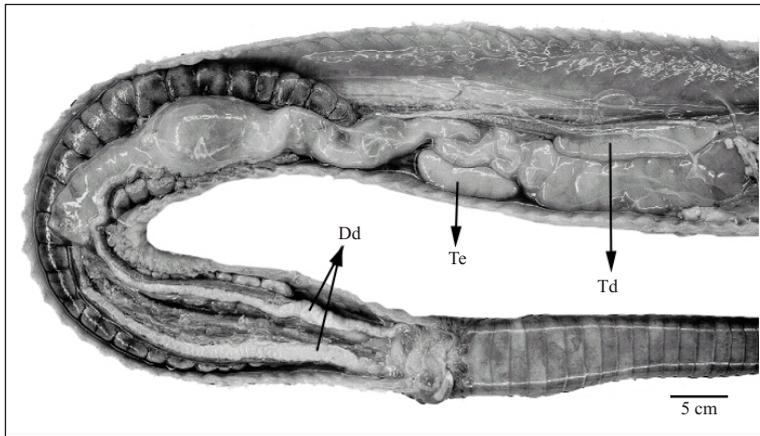


Figura 3: Aparelho reprodutor masculino de serpente. Te=testículo esquerdo, Td=testículo direito, Dd=Ducto deferente.

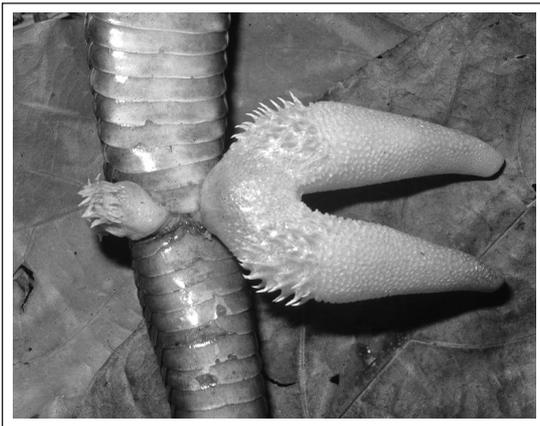


Figura 4: Hemipênis de serpente.

Ciclos reprodutivos nas fêmeas

A transformação dos oócitos em folículos recebe o nome de vitelogênese, a qual pode ser classificada em primária e secundária. A vitelogênese primária geralmente é muito lenta e produz os folículos quiescentes a partir dos oócitos (ALDRIDGE, 1979). Durante a vitelogênese secundária há um rápido depósito de vitelo sobre os folículos quiescentes, os quais sofrem grande aumento de seu volume (Fig.1). É esse vitelo que irá garantir o desenvolvimento do embrião até a formação e o nascimento do filhote. O processo de vitelogênese secundária pode estar restrito a determinado período do ano (reprodução não

contínua) ou ocorrer em qualquer época (reprodução contínua). No Brasil, espécies vivíparas e parte das ovíparas possuem ciclo reprodutivo não contínuo (e.g. PONTES & DI-BERNARDO, 1988; MARQUES & SAZIMA, 2004). Entre as serpentes com reprodução contínua, os processos de vitelogênese e de formação de ovos podem ocorrer predominantemente em certos períodos do ano e, assim, também apresentam certa sazonalidade reprodutiva. Vários fatores físicos, como a temperatura, a umidade e o fotoperíodo podem modular a extensão reprodutiva de uma espécie de serpente (SEIGEL & FORD, 1987). Nos ciclos que são considerados sazonais, a vitelogênese e gestação geralmente ocorrem nas épocas mais quentes e úmidas (primavera/verão). O aumento da temperatura ambiental leva ao aumento do metabolismo das serpentes, favorecendo a gametogênese e o desenvolvimento dos embriões (VINEGAR, 1974). O fotoperíodo pode servir como estímulo para o desencadeamento de processos comportamentais relacionados à reprodução (CREWS & GARRICK, 1980). Devido à influência ambiental, os ciclos de uma mesma espécie podem variar de acordo com a área de

ocorrência das populações. Assim, podem ser pouco sazonais ou contínuos em áreas com clima quente e úmido ao longo do ano e sazonais onde há sazonalidade climática (cf. PONTES & DI-BERNARDO, 1988; JORDÃO, 1996; MACIEL, 2001; PINTO & FERNANDES, 2004; PIZZATTO & MARQUES, no prelo).

O tipo de recurso alimentar utilizado também pode ser determinante na extensão do ciclo reprodutivo das serpentes tropicais. Assim, espécies que se alimentam de presas abundantes ao longo de todo ano teriam capacidade de se reproduzir continuamente (VITT, 1983; SEIGEL & FORD, 1987). Ao contrário, serpentes que consumiriam presas que são escassas em determinados períodos, apresentariam ciclo reprodutivo mais restrito (ver VITT, 1983). Atributos ecológicos contemporâneos podem ser insuficientes para explicar a extensão do ciclo reprodutivo, pois tal característica pode estar historicamente vinculada a determinadas linhagens filogenéticas (MARQUES, 1996a, b, 1998). Na subfamília Xenodontinae, por exemplo, os representantes da tribo Xenodontini que utilizam diferentes tipos de recursos (e.g. *Erythrolamprus*, *Liophis*, *Waglerophis*, *Xenodon*) podem se reproduzir continuamente (JORDÃO, 1996; MARQUES, 1996a, 1998). Por outro lado, os representantes da tribo Philodryadini (e.g. *Philodryas* spp., *Pseudablabes*, *Tropidodryas*), os quais possuem modos de vida distintos entre si e vivem em diferentes regiões, sempre apresentam ciclo reprodutivo não contínuo (Quadro 1). Entretanto, na maioria dos grupos há poucas espécies estudadas (e.g. *Pseudoboini*, *Elapomorphini*) e portanto a escassez de informações ainda não permite avaliar com

segurança a importância da filogenia na reprodução de diversas serpentes.

Contrariamente, na região sul do país, onde o clima é temperado, a reprodução é sazonal para todas espécies estudadas, independentemente da linhagem filogenética a qual pertencem (q.v. DI-BERNARDO *et al.*, neste livro).

Ciclos reprodutivos nos machos

Nos machos, o aumento das dimensões e massa dos testículos reflete espermatogênese (VOLSØE 1944) e o aumento no diâmetro dos ductos deferentes reflete estocagem de esperma (YOKOYAMA & YOSHIDA, 1993; ALMEIDA-SANTOS *et al.*, no prelo). Quanto à sazonalidade na produção de esperma, existem espécies com produção contínua (e.g. *Liophis miliaris*, *Oxyrhopus guibei*, *Xenodon newwiedi* no sudeste do Brasil) e outras com produção estritamente sazonal (*Bothrops*, *Crotalus*, *Waglerophis*; ver Quadro 1).

Os ciclos sazonais podem ser classificados como pré-nupcial (ou associado), em que a produção de gametas coincide ou precede a época de acasalamento, e pós-nupcial (ou dissociado), em que a produção de gametas é posterior à época de cópula e os machos têm, necessariamente, que estocar esperma nos ductos deferentes até a época de cópula (e.g. SAINT-GIRONS, 1982; SEIGEL & FORD, 1987). Logo após a época de produção de esperma e anteriormente à de cópula, a porção mais distal dos ductos deferentes apresenta-se com diâmetro aumentado, devido ao acúmulo de espermatozoides (ALMEIDA-SANTOS *et al.*, 2004; ALMEIDA-SANTOS *et al.*, no prelo; ver Fig.3). Dentre as espécies estudadas, aquelas com espermatogênese pós-nupcial têm pico de massa

Quadro 1: Tipos de ciclos reprodutivos (C= contínuo, N= não contínuo) registrados em espécies brasileiras.

Família/Sub-família	Espécie	Ciclo	Referência
Leptotyphlopidae	<i>Leptotyphlops koppesi</i>	N	SAWAYA, 2004
Boidae	<i>Boa constrictor</i>	N	PIZZATTO, 2006
	<i>Corallus caninus</i>	N	PIZZATTO, 2006
	<i>Corallus hortulanus</i>	N	PIZZATTO, 2006
	<i>Epicrates cenchria</i>	N	PIZZATTO, 2006
	<i>Eunectes murinus</i>	N	PIZZATTO, 2006
Colubridae/Colubrinae	<i>Philodryas</i> spp.	N	FOWLER <i>et al.</i> , 1998
	<i>Tantilla melanocephala</i>	N	MARQUES & PUORTO, 1998
Colubridae/Dispadinae	<i>Dipsas albifrons</i> (SE)	N	HARTMANN <i>et al.</i> , 2002
	<i>Dipsas catesbyi</i>	C	ALVES <i>et al.</i> , 2005
	<i>Dipsas neivai</i>	C	ALVES <i>et al.</i> , 2005
	<i>Sibynomorphus</i> spp.	N	LAPORTA-FERREIRA <i>et al.</i> , 1986; OLIVEIRA, 2001
Colubridae/Xenodontinae	<i>Boiruna maculata</i>	C	PIZZATTO, 2005
	<i>Clelia plumbea</i>	C	PIZZATTO, 2005
	<i>Clelia rustica</i>	N	PIZZATTO, 2005
	<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	C	MARQUES 1996a
	<i>Gomesophis brasiliensis</i>	N	OLIVEIRA <i>et al.</i> , 2003
	<i>Helicops infrataeniatus</i>	N	AGUIAR & DI-BERNARDO, 2005
	<i>Helicops modestus</i>	N	ALBOLEA, 1998
	<i>Liophis j. jaegeri</i>	N	FROTA, 2005
	<i>Liophis miliaris</i> (BA)	C	PIZZATTO & MARQUES, no prelo
	<i>Liophis miliaris</i> (S/SE)	N	PIZZATTO & MARQUES, no prelo
	<i>Liophis poecilogyrus</i> (RS)	N	MACIEL, 2001
	<i>Liophis poecilogyrus</i> (RJ)	C	PINTO & FERNANDES, 2004
	<i>Lystrophis natereri</i>	N	SAWAYA, 2004
	<i>Oxyrhopus guibei</i>	C	PIZZATTO & MARQUES, 2002
	<i>Pseudablables agassizi</i>	N	MARQUES <i>et al.</i> , 2006
	<i>Ptycophis flavovirgatus</i>	N	SCARTOZZONI & MARQUES, 2004
	<i>Simophis rhinostoma</i>	N	JORDÃO & BIZERRA, 1996
	<i>Sordellina punctata</i>	N	MARQUES, 2001
	<i>Thamnodynastes hypoconia</i>	N	SAWAYA, 2004
	<i>Tomodon dorsatus</i>	N	BIZZERRA <i>et al.</i> , 2005
<i>Xenodon newwedii</i>	C	JORDÃO, 1996	
<i>Waglerophis merremii</i>	N	JORDÃO, 1996	
Elapidae	<i>Micrurus</i> spp.	N	MARQUES, 1996b, 2002; ALMEIDA-SANTOS <i>et al.</i> , no prelo; Marques <i>et al.</i> , não publ.
Viperidae/Crotalinae	<i>Bothrops atrox</i>	N	OLIVEIRA, 2003
	<i>Bothrops jararaca</i>	N	JANEIRO-CINQUINI <i>et al.</i> , 1993, ALMEIDA-SANTOS & ORSI, 2002
	<i>Bothrops jararacussu</i>	N	MARQUES, 1998; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002
	<i>Bothrops moojeni</i>	N	NOGUEIRA <i>et al.</i> , 2003
	<i>Bothrops neuwiedi pauloensis</i>	N	VALDUJO <i>et al.</i> , 2002
	<i>Bothrops n. pubescens</i>	N	HARTMANN <i>et al.</i> , 2004

testicular no outono (atividade espermatogênica máxima no fim do verão, início do outono). A cópula ocorre na primavera, com machos utilizando espermatozoides estocados nos ductos deferentes (SAINT-GIRONS, 1982; SEIGEL & FORD, 1987).

Sincronia reprodutiva entre os sexos

A época de gametogênese pode diferir entre os sexos de uma mesma espécie ou população. Por exemplo, fêmeas de *Micrurus corallinus* apresentam vitelogênese secundária e cópula na primavera (MARQUES, 1996a), ao passo que machos produzem espermatozoides principalmente no outono (ALMEIDA-SANTOS *et al.*, no prelo). Neste caso, os machos estocam o esperma na porção distal dos ductos deferentes até a cópula (ALMEIDA-SANTOS *et al.*, no prelo). No caso das cascavéis, a cópula ocorre no outono, após a espermatogênese as fêmeas necessitam estocar o esperma no útero anterior, até a primavera, quando então ocorre a vitelogênese (ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 1997). Nesses casos, a estocagem de esperma, em ambos os sexos, é essencial para coordenar os ciclos de machos e de fêmeas.

Ciclos hormonais

As relações entre níveis de testosterona, espermatogênese e comportamento reprodutivo, não são claras nas serpentes e foram pouco estudadas em espécies brasileiras. Quantidades de testosterona podem ser altas durante espermatogênese, mas também quando os testículos estão quiescentes (BONA-GALLO *et al.*, 1980; GORMAN *et al.*, 1981; WEIL & ALDRIDGE, 1981). Similarmente, em algumas espécies corte e cópula são independentes do nível de testosterona

(CREWS, 1984) e, em outras, esses comportamentos estão associados a elevados níveis do hormônio (WEIL & ALDRIDGE, 1981; SCHUETT *et al.*, 1997). Na cascavel, *Crotalus durissus terrificus*, basófilos precursores de gonadotrofina são encontrados na hipófise anterior durante o ciclo espermatogênico, sugerindo que os níveis de testosterona aumentem nessa época (SALOMÃO & ALMEIDA-SANTOS, 2002). Além disso, foram encontrados níveis de testosterona mais elevados nessa espécie durante a época de acasalamento (ZACARIOTTI, 2004).

No caso das fêmeas, o estradiol é secretado pelos ovários durante a vitelogênese. Esse hormônio é o responsável pelo preparo do oviduto para a gravidez e tem sido descrito como um promotor de mobilização de reservas maternas na vitelogênese (BONNET *et al.*, 1994, 2001). O hormônio progesterona é secretado primariamente pelo corpo lúteo e implica na manutenção da gestação (GIRLING, 2002) e tem sido visto como antagonista do estradiol, inibindo a vitelogênese via “feedback” negativo (BONNET *et al.*, 2001). A ovulação e a prenhez parecem estar relacionadas a altos níveis de progesterona (NAULLEAU & FLEURY, 1990).

Nas cascavéis, observam-se níveis altos de estradiol no sangue durante a vitelogênese (final do outono e inverno no hemisfério sul) e de progesterona do fim do inverno até o verão, principalmente durante a gestação (ALMEIDA-SANTOS *et al.*, 2004).

Ciclos de gordura e reprodução

Poucos estudos enfocam o ciclo de gordura. Em algumas espécies brasileiras, a

gametogênese é precedida por grande quantidade de gordura abdominal que vai sendo consumida e chega a um mínimo no final da estação reprodutiva (JANEIRO-CINQUINI *et al.*, 1993; JORDÃO, 1996; BIZERRA, 1998). Após a oviposição ou parto, as fêmeas necessitam repor essa energia gasta e, muitas vezes, isso impossibilita a reprodução anual.

Modos reprodutivos

Partenogênese

A partenogênese em serpentes é pouco conhecida. Foi primeiramente descrita em *Ramphotyphlops braminus* (Typhlopidae; DAREVSKY *et al.*, 1985) e em cativeiro foi registrada para *Crotalus horridus*, *C. unicolor* (Viperidae), *Thamnophis elegans*, *T. marcianus* (Colubridae; SCHUETT *et al.*, 1997) e *Acrochordus arafurae* (Acrochordidae; DUBACH *et al.*, 1997). Os nascimentos em cativeiro de fêmeas mantidas isoladas de machos por muito tempo (de quatro a sete anos) foram registrados em pelo menos duas espécies brasileiras: *Bothrops moojeni* e *B. insularis* (ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002). Isso pode indicar partenogênese facultativa e não estocagem de esperma por longo prazo. No entanto, são necessárias análises mais criteriosas para confirmar ou não a existência dessa estratégia reprodutiva nessas espécies (q.v. DUBACH *et al.*, 1997; SCHUETT *et al.*, 1997).

Oviparidade, ovo-retenção e viviparidade: evolução e ocorrência nos grupos

Dentre os chamados “répteis”, apenas os Squamata (exceto na subordem Sphenodontia) adquiriram estágios de transição entre oviparidade e

viviparidade (SHINE, 1985). Durante a evolução muitas espécies gradualmente passaram a reter, por cada vez mais tempo, os ovos no interior dos ovidutos, propiciando o desenvolvimento das relações nutricionais materno-fetais, culminando na viviparidade (SHINE, 1985).

Durante muito tempo, classificaram-se os modos reprodutivos das serpentes em ovíparo (para as que depositam os ovos no ambiente), ovovivíparo (para as que retêm os ovos, com casca, no útero e depois parem filhotes já formados) e vivíparo (para as que parem filhotes sem a formação de ovos com casca no útero). Entretanto, viviparidade (do latim, *vivus pario*) significa parir vivo. Desta forma, o termo ovovivíparo caiu em desuso e estabeleceu-se que oviparidade implica na postura de ovos com casca, contendo embriões relativamente pouco desenvolvidos, ao passo que viviparidade caracteriza-se pelo parto do filhote totalmente formado, independente da retenção de ovos no útero (ovo-retenção) (SHINE, 1985).

Aproximadamente 20% das espécies de lagartos, serpentes e anfisbênias são vivíparas (SHINE, 1985). Essa estratégia reprodutiva surgiu pelo menos em 35 ocasiões independentes entre as serpentes (BLACKBURN, 1982). A viviparidade trouxe vantagens para as espécies que vivem em regiões de clima frio (SHINE, 1985), uma vez que a baixa temperatura ambiental seria prejudicial para o desenvolvimento do embrião (TINKLE & GIBBONS, 1977; SHINE, 1995). Tal modo reprodutivo possibilita que embriões se desenvolvam em temperaturas mais adequadas. Isto é possível graças às atividades termorregulatórias das fêmeas que carregam os embriões no interior de seu corpo. A maior parte das espécies vivíparas ocorre

em áreas afastadas da linha do Equador, onde as temperaturas são mais baixas, como é constatado no Brasil. Um exemplo disso pode ser verificado entre os Thachymenini, grupo exclusivamente vivíparo, com maior riqueza de gêneros e espécies em altas latitudes (obs. pess.). Deste modo, acredita-se que o clima (baixas temperaturas) tenha sido o principal fator determinante da origem da viviparidade. Entretanto, outros fatores podem ter sido responsáveis pela origem da viviparidade. As serpentes aquáticas brasileiras da tribo Hydropsni (*Helicops*, *Hydrops*, *Pseudoeryx*) são todas vivíparas (com exceção de *Helicops angulatus* e *H. hagmanni*). A serpente *Sordellina punctata* também é aquática, mas é ovípara (MARQUES, 2001). Possivelmente, *S. punctata* tem uma posição basal em relação aos Hydropsini (Ferrarezzi, com. pess.). Assim, a viviparidade poderia ser interpretada como adaptação ao ambiente aquático, uma vez que o surgimento desse modo reprodutivo teria sido posterior à conquista desse ambiente neste grupo (Ferrarezzi, com. pess.).

A viviparidade também ocorre em todos os Boinae e Viperidae brasileiros (exceto *Lachesis muta*, onde a oviparidade pode representar uma reversão).

Fecundidade

O termo fecundidade inclui características reprodutivas como: o tamanho da ninhada (número de ovos ou filhotes), o tamanho dos filhotes, a massa relativa da ninhada (“relative clutch mass”, RCM), a frequência reprodutiva e as relações dessas características com o tamanho corporal, massa ou idade das fêmeas ou a fatores ambientais (SEIGEL & FORD, 1987). Informações sobre fecundidade

podem ser obtidas a partir de estudos de campo (apalpação de fêmeas) ou de cativeiro (oviposições e parturições) ou por meio da dissecação de animais preservados em coleções.

Dentre os parâmetros de fecundidade, o tamanho da ninhada e dos filhotes é, geralmente, o mais fácil de ser obtido e, portanto, o mais estudado. O número de ovos e o tamanho de filhotes estão geralmente relacionados positivamente ao tamanho corporal da fêmea. Para a maioria das espécies, a fecundidade parece ser a principal pressão seletiva responsável pelo incremento evolutivo do tamanho corpóreo das fêmeas (SHINE, 1994). Entre as espécies brasileiras, as aquáticas tendem a possuir prole mais numerosa em relação às terrestres e as serpentes arborícolas parecem produzir, em média, menor número de filhotes (DUELLMAN, 1978; MARQUES, 1998; PIZZATTO 2006). A fecundidade também pode variar em uma mesma espécie de acordo com a área de ocorrência (ver VITT, 1983; JORDÃO, 1996), o que pode estar relacionado à disponibilidade de alimento e clima.

Outro parâmetro bastante estudado em relação à fecundidade é a frequência reprodutiva, a qual pode ser estimada avaliando a porcentagem de fêmeas prenhes durante o período reprodutivo de determinada espécie (ver SEIGEL & FORD, 1987). Isto pode ser feito analisando uma amostra de exemplares de coleção e em alguns casos no campo, com auxílio de dados de marcação e recaptura. A frequência reprodutiva pode estar relacionada ao modo reprodutivo, espécies ovíparas possuem ciclos anuais ou mais curtos [e.g. *Liophis miliaris*, *Oxyrhopus guibei*, *Erythrolamprus aesculapii* (PIZZATTO & MARQUES, 2002; MARQUES, 1996a; obs. pess.)] ou variar ao longo da idade (ou

tamanho) da serpente (MADSEN & SHINE, 1996; PIZZATTO & MARQUES, 2006). Fêmeas maiores podem se reproduzir mais freqüentemente (PIZZATTO & MARQUES, 2006), mas serpentes excessivamente grandes podem apresentar menor freqüência reprodutiva devido à senescência (MADSEN & SHINE, 1996). Tais relações também podem ocorrer em termos de RCM e do tamanho da ninhada.

A massa relativa da ninhada (RCM) é uma relação entre a massa de ovos/filhotes e a massa da mãe, sendo o parâmetro mais difícil de ser estudado, uma vez que depende da massa de ovos/filhotes e da mãe, logo após a oviposição/parto. De forma geral, a RCM tende a ser menor em serpentes vivíparas (SEIGEL & FITCH, 1984; SEIGEL *et al.*, 1986; MARQUES, 1998).

Comportamento reprodutivo

Combate

O combate ritual entre machos, durante a época de cópula, é freqüente em muitas serpentes. A presença ou ausência deste comportamento é conservativa em vários grupos (ver SHINE, 1994) e sua ocorrência é comum entre as serpentes que constroem e/ou envenenam suas presas (SCHUETT *et al.*, 2001). É possível distinguir quatro padrões básicos de combates rituais, resultantes de observações para serpentes, na maioria dos casos de áreas temperadas (CARPENTER & FERGUSON, 1977): (1) os machos entrelaçam a maior parte do corpo e mantêm as cabeças próximas, levemente acima do solo - registrado em alguns colubrídeos, incluindo *Drymarchon* (CARPENTER & FERGUSON, 1977; Fig.5A), e no elapídeo *Micrurus frontalis*

(ALMEIDA-SANTOS *et al.* 1998; Fig.5B), (2) os machos entrelaçam o corpo e elevam a cabeça paralelamente ao chão - ocorre em elapídeos como *Bungarus*, *Pseudonaja* e no colubrídeo *Elaphe* (CARPENTER & FERGUSON, 1977; Fig.5C); (3) os machos elevam e entrelaçam a parte anterior do tronco, mantêm a cabeça orientada verticalmente e as caudas levemente entrelaçadas ou livres - observado nas mambas *Dendroaspis*, *Ophiophagus* e no colubrídeo *Coronella* (CARPENTER & FERGUSON, 1977; Fig.5D); (4) os troncos permanecem elevados e frouxamente entrelaçados, as cabeças na vertical; os oponentes se orientam face a face ou na mesma direção e a parte anterior dos troncos se entrelaçam esporadicamente - típico de viperíneos e crotalíneos como *Bothrops moojeni* e *Crotalus durissus* (LELOUP, 1975; ALMEIDA-SANTOS *et al.*, 1990; Fig.5E). Entretanto, as observações recentes do combate de algumas serpentes brasileiras como *Chironius bicarinatus* (ALMEIDA-SANTOS & MARQUES, 2002) e *Epicrates cenchria crassus* (PIZZATTO *et al.*, 2006) descrevem padrões intermediários aos descritos por CARPENTER & FERGUSON (1977). Embora autores tenham sugerido que o repertório do combate ritual em Boidae tenha perdido o componente vertical (GUILLINGHAM, 1987; GREENE, 1997), em *Epicrates c. crassus* os combatentes elevam cerca de um terço do tronco anterior, além de permanecerem entrelaçados no chão, constringindo fortemente um ao outro (PIZZATTO *et al.*, 2006). Possivelmente, os combates rituais possuem elementos muito comuns em todas as espécies com diversas variações, não estando restritos a apenas quatro padrões (ver ALMEIDA-SANTOS & MARQUES, 2002;

PIZZATTO *et al*, 2006). *Chironius bicarinatus*, por exemplo, apresenta posições típicas de mais de um padrão (ALMEIDA-SANTOS & MARQUES, 2002; Fig.5F).

Existem poucos registros de combate ritual entre as serpentes brasileiras e os relatos publicados resultam de observações em cativeiro ou fortuitas no campo, sendo registrado em pelo menos 11 espécies das famílias Boidae, Colubridae, Viperidae e Elapidae (Quadro 2).

Corte e cópula

As serpentes geralmente são animais solitários, na maior parte do tempo. Assim, para que ocorra o acasalamento os machos devem localizar as fêmeas que freqüentemente estão dispersas pelo ambiente. Para isso os machos utilizam trilhas de feromônios deixadas pelas fêmeas (GUILLINGHAM, 1987). Os feromônios são substâncias derivadas da vitelogenina (GARSTKA & CREWS, 1981) e possuem componentes que

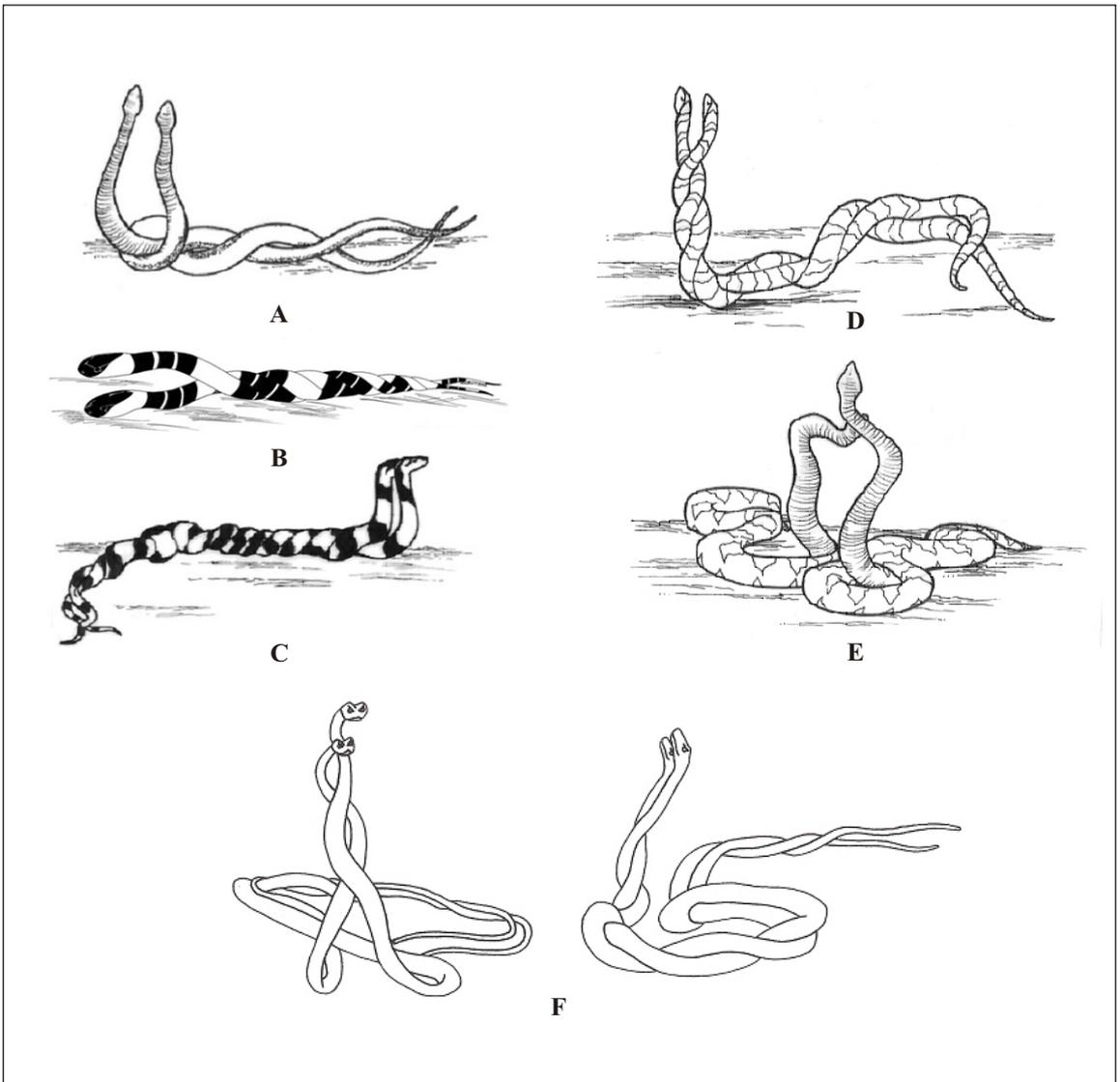


Figura 5: Posturas características durante o combate ritual: A. *Drymarchon corais*; B. *Micrurus frontalis*; C. *Bungarus fasciatus*; D. *Ophiophagus hannah*; E. *Crotalus durissus* (adaptado de CARPENTER & FERGUSON, 1977); F. *Chironius bicarinatus*.

Quadro 2: Ocorrência de combate entre machos e dimorfismo sexual de tamanho (SSD) nas serpentes brasileiras.

Família/Sub-família	Espécie	SSD	Referências
Boidae/Boinae	<i>Epicrates c. cenchria</i>	Ausente	SCHUETT & SCHUETT, 1995; PIZZATTO, 2006
	<i>Epicrates c. crassus</i>	Ausente	PIZZATTO <i>et al.</i> , 2006
	<i>Corallus caninus</i>	♀♀ >	OSBORNE, 1984; PIZZATTO, 2006
	<i>Corallus hortulanus*</i>	♀♀ >	HENDERSON, 2002; PIZZATTO, 2006
Viperidae/Crotalinae	<i>Crotalus durissus</i>	♂♂ >	ALMEIDA-SANTOS <i>et al.</i> , 1990
	<i>Bothrops moojeni</i>	♂♂ >	LELOUP, 1975; NOGUEIRA <i>et al.</i> , 2003
	<i>Bothrops atrox</i> (Amazônia oriental)	♀♀ >	FERNANDES <i>et al.</i> , 1993 WÜSTER, com. pess.
Colubridae/Colubrinae	<i>Chironius bicarinatus</i>	♂♂ >	ALMEIDA-SANTOS & MARQUES, 2002
	<i>Spilotes pullatus</i>	?	MarqueS, obs. pes.
	<i>Drymarchon corais</i>	?	SHINE, 1994
Elapidae	<i>Micrurus altirostris</i>	♂♂ >	ALMEIDA-SANTOS <i>et al.</i> , 1998; Marques <i>et al.</i> , não publ.

* Contexto do combate é duvidoso, veja em HENDERSON, 2002.

permitem o macho localizar a fêmea (FORD & LAW, 1984). A corte nas serpentes apresenta características bastante conservativas entre os diferentes grupos, mas é composta basicamente de três fases: perseguição táctil, alinhamento e cópula. (GUILLINGHAM, 1987). Durante a perseguição táctil o macho utiliza as pistas químicas deixadas pela fêmea para reconhecê-la e localizá-la, portanto, nesta fase, freqüentemente o macho está dardejando a língua. Assim que encontra a fêmea, o macho posiciona-se sobre o seu dorso emitindo ondulações laterais e ântero-posteriores. Em seguida emite ondulações caudo-cefálicas e céfalo-caudais, pressionando ou esfregando a região gular no dorso da fêmea (GUILLINGHAM, 1987). Alguns podem morder o corpo da fêmea - certos Colubridae como *Tomodon dorsatus* (BIZERRA, 1998) (Fig.6) e Pythonidae (BARKER *et al.*, 1979) - ou estimulá-la com os esporões (Boidae)

(GUILLINGHAM, 1987). O alinhamento ocorre quando o macho está sobre o dorso da fêmea, com sua cabeça posicionada em direção à dela e, então, começa a emitir vibrações caudais. As caudas entrelaçam e a fêmea deve abrir a cloaca para que ocorra a introdução do hemipênis; após a cópula freqüentemente o macho abandona a fêmea (GUILLINGHAM, 1987).

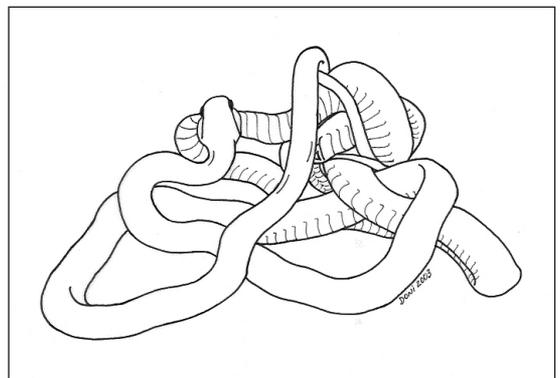


Figura 6: Comportamento de cópula em *Tomodon dorsatus* mostrando a mordida do macho na fêmea.

Agregações reprodutivas

Algumas serpentes tendem a se agregar na época reprodutiva, o que resulta em sistema de acasalamento altamente poligâmico. Geralmente essas agregações compreendem uma fêmea atrativa (não necessariamente em vitelogênese secundária, já que ela pode copular e guardar o esperma) cercada de vários machos. Esse comportamento, também registrado em espécies de áreas temperadas, foi observado em *Eunectes murinus* (MURPHY & HENDERSON, 1997; RIVAS, 1999), *Chironius flavolineatus* (FEIO *et al.*, 1999), *Lystrophis dorbignyi* (OLIVEIRA, 2005), *Micrurus corallinus* (ALMEIDA-SANTOS *et al.*, no prelo) e *Boa constrictor occidentalis* (BERTONA & CHIARAVIGLIO, 2003). Nessas agregações não há luta ritualística como no combate ritual, mas os machos competidores podem tentar deslocar uns aos outros (RIVAS, 1999). Esse tipo de comportamento é ainda pouco estudado em serpentes tropicais e depende de observações diretas, de preferência na natureza.

Cópulas múltiplas

O sucesso reprodutivo dos machos depende do número de cópulas, portanto, é esperado que a maioria das serpentes possua sistema de acasalamento poliginico (ver DUVALL *et al.*, 1992). Por outro lado, o sucesso reprodutivo da fêmea depende do número e qualidade de seus filhotes. Nesse contexto, copular com mais de um macho pode garantir maior variabilidade genética e, no interior do corpo da fêmea, ocorrerá seleção dos melhores espermatozoides, ou seja, a chamada escolha crítica da fêmea via seleção sexual pós-copulatória, que resultará em melhor qualidade dos filhotes (MADSEN *et al.*, 1992). Ainda é

desconhecido como a seleção sexual pós-copulatória ocorre em serpentes. Entretanto, estudos indicam que múltiplas cópulas são comuns e seu resultado é a múltipla paternidade em diversas espécies (SCHUETT & GUILLINGHAM, 1986; STILE *et al.*, 1986; SCHWARTZ *et al.*, 1989). Cópulas múltiplas são esperadas em espécies em que a estratégia reprodutiva envolve agregações. Nesses casos, a tendência seria a fêmea copular com os diversos machos agregados. Em algumas espécies as cópulas múltiplas das fêmeas não envolvem interações agonísticas de nenhuma natureza (e.g. *Morelia spilota*, SLIP & SHINE, 1988), mas em outras, como *Thamnophis sirtalis* e *Eunectes murinus*, os machos empurram uns aos outros e depositam nas fêmeas um tampão copulatório (“plug”) (RIVAS, 1999, SHINE *et al.*, 2000). Embora os machos procurem garantir a paternidade dos filhotes, essas estratégias não são totalmente eficientes, pois as fêmeas que conseguem expelir os tampões podem copular com mais machos (SHINE *et al.*, 2000). Aparentemente, não há relatos na literatura sobre cópulas múltiplas e múltiplas paternidades em espécies brasileiras, à exceção do que foi registrado por OLIVEIRA (2005) para *Lystrophis dorbignyi*. Entretanto, é possível que essa estratégia seja amplamente difundida entre as espécies, ocorrendo naquelas com agregações reprodutivas e também em espécies solitárias via estocagem de esperma no infundíbulo. Este campo da ecologia reprodutiva em serpentes necessita de estudos que envolvem observações comportamentais na natureza ou mesmo em cativeiro, análises genéticas de paternidade e análises histológicas do trato reprodutivo das fêmeas.

Reprodução, atividade e alimentação

A atividade das serpentes está intimamente relacionada à reprodução. Durante o período de combate, corte e cópula, os machos estão mais ativos, procurando por fêmeas (DUVALL *et al.*, 1992). Desta forma, observa-se aumento no número de machos coletados nessa época, em relação às outras épocas (MARQUES, 1996b; MARQUES *et al.*, 2001; ALMEIDA-SANTOS & SALOMÃO, 2002; HARTMANN *et al.*, 2004 - mas veja MACIEL *et al.*, 2003 e OLIVEIRA, 2005). A coleta de machos também pode aumentar na época de espermatogênese, especialmente nas áreas temperadas, quando os machos necessitam termorregular por mais tempo (DUVALL *et al.*, 1992) e, portanto, estão mais expostos à coleta. No caso das fêmeas observa-se aumento das coletas na época de vitelogênese, oviposição e gestação (MARQUES, 1996a, b; PIZZATTO & MARQUES, 2002; HARTMANN *et al.*, 2004 - mas veja MACIEL *et al.*, 2003 e OLIVEIRA, 2005). Isso ocorre porque na época reprodutiva as fêmeas termorregulam por mais tempo e ficam menos ágeis (devido ao aumento de massa corporal), portanto mais expostas à coleta (SHINE, 1980a, b).

Alimentação é outro fator relacionado à reprodução. Fêmeas grávidas ou em final de vitelogênese secundária raramente se alimentam (SHINE, 1977, 1980a, b). Isto ocorre provavelmente devido à diminuição do espaço na cavidade corporal e à diminuição na agilidade das serpentes nessa fase do ciclo reprodutivo (SHINE, 1980b). Após a oviposição ou o parto, as fêmeas devem aumentar a frequência alimentar para repor a energia gasta, primariamente na forma de gordura, durante a reprodução. Da mesma forma, nos

machos a frequência alimentar tende a aumentar previamente ou simultaneamente à espermatogênese.

Agradecimentos

Somos gratos a Antonio Carlos Orlando Ribeiro da Costa, Gisela Pizzatto do Prado e Donizetti Neves Pereira pelas ilustrações, a Ermelinda Oliveira pelo convite de participação e à Alessandra Bizerra por ceder o desenho da corte em *Tomodon dorsatus*.

Referências bibliográficas:

- AGUIAR, L.F.S & DI-BERNARDO, M. Reproduction of the water snake *Helicops infrataeniatus* (Colubridae) in southern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, v.26: 527-533. 2005.
- ALBOLEA, A.B.P. *Padrões de atividade em serpentes não peçonhentas de interesse médico: Helicops modestus* (Colubridae: Xenodontinae) e *Liophis miliaris* (Colubridae: Xenodontinae) e sua relação com a epidemiologia. Guarulhos, 1998. 70p. Dissertação (Mestrado) - Universidade de Guarulhos, São Paulo.
- ALDRIDGE, R.D. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. *Herpetologica*, v.35: 256-261. 1979.
- ALMEIDA-SANTOS, S.M. & SALOMÃO, M.G. Long-term sperm storage in the neotropical rattlesnake *Crotalus durissus terrificus* (Viperidae: Crotalinae). *Japanese Journal of Herpetology*, v.17: 46-52. 1997.
- ALMEIDA-SANTOS, S.M. & MARQUES, O.A.V. Male-male ritual combat in the colubrid snake *Chironius bicharinatus* in the Atlantic forest, southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, v.23: 528-533. 2002.
- ALMEIDA-SANTOS, S.M. & ORSI, A.M. Ciclo reprodutivo de *Crotalus durissus* e *Bothrops*

- jararaca* (Serpentes, Viperidae): morfologia e função dos ovidutos. *Revista Brasileira de Reprodução Animal*, v.26: 109-112. 2002.
- ALMEIDA-SANTOS, S.M. & SALOMÃO, M.G. Reproduction in neotropical pitvipers, with emphasis on species of the genus *Bothrops*. In: SCHUETT, G.W.; HÖGGREN, M.; DOUGLAS, M.E & GREENE, H.W. (eds.). *Biology of the vipers*. 1ªed. Utah: Eagle Publ. Mountain, 2002. p.445-462.
- ALMEIDA-SANTOS, S.M.; LAPORTA-FERREIRA, I.L. & PUORTO, G. Ritual de combate em *Crotalus durissus*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 62: 418. 1990.
- ALMEIDA-SANTOS, S.M.; AGUIAR, F.L.S & BALESTRIN, R.L. *Micrurus frontalis*. *Combat. Herpetological Review*, v.29: 242. 1998.
- ALMEIDA-SANTOS, S.M.; PIZZATTO, L. & MARQUES, O.A.V. Intra-sex synchrony and inter-sex coordination in the reproductive timing of the coral snake *Micrurus corallinus* (Elapidae). *Herpetological Journal*, no prelo.
- ALMEIDA-SANTOS, S.M.; SALOMÃO, M.G.; PENETI, E.A.; SENA, P.S. & GUIMARÃES, E.S. Predatory combat and tail wrestling in hierarchical contests of the neotropical rattlesnake *Crotalus durissus terrificus* (Serpentes: Viperidae). *Amphibia-Reptilia*, v. 20: 88-96. 1998.
- ALMEIDA-SANTOS, S.M.; ABDALLA, F.M.F.; SILVEIRA, P.F.; YAMANOUYE, N.; BRENO, M.C. & SALOMÃO, M.G. Reproductive cycle of the neotropical *Crotalus durissus terrificus*: I. Seasonal levels and interplay between steroid hormones and vasotocinase. *General and Comparative Endocrinology*, v.139: 143-150. 2004.
- ALVES, F.Q, ARGÔRLO, A.J.S. & JIM, J. Biologia reprodutiva de *Dipsas neivai* Amaral e *D. catesby* (Sentzen) (Serpentes, Colubridae) no sudeste da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v.22: 573-579. 2005.
- ANDERSSON, M. *Sexual selection*. New Jersey: Princeton University Press. 599p.
- BARKER, D.G.; MURPHY, J.B. & SMITH, K.W. Social behavior in a captive group of indian pythons, *Python molurus* (Serpentes, Boidae) with formation of a linear social hierarchy. *Copeia*, v.1979: 466-471. 1979.
- BERTONA, M. & CHIARAVIGLIO, M. Reproductive biology, mating aggregations and sexual size dimorphism of the argentine *Boa constrictor* (*Boa constrictor occidentalis*). *Journal of Herpetology*, v.37: 510-516. 2003.
- BIZERRA, A.F. *História natural de Tomodon dorsatus* (Serpentes: Colubridae). São Paulo, 1998. 102p. Dissertação (Mestrado, Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- BIZERRA, A.F.; MARQUES, O.A.V. & SAZIMA, I. Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, v.26: 33-38. 2005.
- BLACKBURN, D.G. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Sauria. *Amphibia-Reptilia*, v.3: p.185-205, 1982.
- BONA-GALLO, A; LICHT, P; MACKENZIE, D.S. & LOFTS, B. Annual cycles in levels of pituitary and plasma gonadotropin, gonadal steroids, and thyroid activity in the chinese cobra (*Naja naja*). *General and Comparative Endocrinology*, v.42: 477-493. 1980.
- BONNET, X.; NAULLEAU, G. & MAUGET, R. The influence of body condition on 17 β estradiol levels in relation to vitellogenesis in female *Vipera aspis* (Reptilia, Viperidae). *General and Comparative Endocrinology*, v.93: 424-437. 1994.
- BONNET, X.; NAULLEAU, G.; BRADSHAW, D. & SHINE, R. Changes in plasma progesterone in relation to vitellogenesis and gestation in the viviparous snake *Vipera aspis*. *General and Comparative Endocrinology*, v.121: 84-94. 2001.
- CARPENTER, C.C. & FERGUSON, G.W. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. In: GANS, C. (ed.). *Biology of Reptilia. Vol. 7. Ecology and behavior A*. London: Academic Press Inc., 1977. P.335-354.
- CARPENTER, C.C.; MURPHY, J.B. & MITCHEL, L.A. Combat bouts with spur use in the Madagascan boa (*Sanzinia madascariensis*). *Herpetologica*, v.34: 207-212. 1978.

- CREWS, D. Gamete production, sex hormone secretion, and mating behavior uncoupled. *Hormones and Behavior*, v.18:2228. 1984.
- CREWS, D. & GARRICK, D.L. Methods of inducing reproduction in captive reptiles. In: MURPHY, J.B. & COLLINS, J.T. (co-eds.) *SSAR Contributions to Herpetology number 1. Reproductive biology and diseases of captive reptiles*. The Society for Study of Amphibians and Reptiles, 1980. p.49-70.
- DAREVSKY, I.S.; KUPRIYANOVA, L.A. & UZZELL, T. Parthenogenesis in reptiles. In: GANS, C. & BILLET, F. (eds.). *Biology of the Reptilia*. v.15. 1st ed. New York: John Wiley and Sons. 1985. p.411-526.
- DARWIN, C.R. *The descent of man, and selection in relation to sex*. 2nd ed. New York: Appletown. 1874. 688p.
- DUBACH, J.; SAJEWICZ, A. & PAWLEY, R. Parthenogenesis in the Arafuran file snake (*Acrochordus arafurae*). *Herpetological Natural History*, v.5: 11-18. 1997.
- DUELLMAN, W.E. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications*, v.65: 1-352. 1978.
- DUVALL, D.; ARNOLD, S.J. & SCHUETT, G.W. Pitviper mating systems: ecological potential, sexual selection, and microevolution. In: CAMPBELL, J.A & BRODIE, E.D. Jr. (eds). *Biology of the pitvipers*. 1st ed. Tyler, Texas: Selva, 1992. p.321-336.
- FEIO, R.N.; SANTOS, P.S.; FERNANDES, R. & FREITAS, T.S. *Chironius flavolineatus*. Courtship. *Herpetological Review*, v. 30: 99. 1999.
- FERNANDES, W.S.; CARDOSO, S.R.T.; CHAVES, M.M.G.; MIYAJI, C.K.; SANT'ANA, S.S. & LULA, L.A.B. Aspectos reprodutivos de *Bothrops atrox*: período de cópula e dados sobre a ninhada (Serpentes, Viperidae). In: II CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE HERPETOLOGIA, 1993. Campinas. Universidade Estadual de Campinas, 1993. p.68.
- FORD, N.B. & LAW, J.R. Sex pheromone source location by garter snakes: a mechanism for detection of direction in nonvolatile trails. *Journal of Chemical Ecology*, v.10: 1193-1199. 1984.
- FOWLER, I.R. & SALOMÃO, M.G. A study of sexual dimorphism in six species from the colubrid snake genus *Philodryas*. *The Snake*, v.26: 117-122. 1994.
- FOWLER, I.R.; SALOMÃO, M.G. & JORDÃO, R.S. A description of the female reproductive cycle in four species from the neotropical colubrid snake *Philodryas* (Colubridae, Xenodontinae). *The Snake*, v.28: 71-78. 1998.
- FROTA, J.G. História natural de *Liophis jaegeri jaegeri* (Serpentes, Colubridae). Porto Alegre, 2005. 52p. Dissertação (Mestrado, Zoologia) - Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.
- GARSTKA, W.R. & CREWS, D. Female sex pheromones in the skin and circulation of a garter snake. *Science*, v.214: 681-683. 1981.
- GIRLING, J.E. The reptilian oviduct: a review of structure and function and directions for future research. *Journal of Experimental Zoology*, v.293: 141-170. 2002.
- GORMAN, G.C.; LICHT, P. & MCCOLLUM, F. Annual reproductive patterns in three species of marine snakes from the central Phillippines. *Journal of Herpetology*, v.15: 335-354. 1981.
- GREENE, H.W. *Snakes, the evolution of mystery in nature*. Berkley and London: University of California Press, 1997. 351p.
- GUILLINGHAM, J.C. Social behavior. In: SEIGEL, R.A.; COLLINS, J.T. & NOVAK, S.S. (eds.). *Snakes, ecology and evolutionary biology*. New York: McMillan Publishing Company, 1987. p.184-209.
- HARTMANN, M.T.; DEL GRANDE, M.L.; GONDIM, M.J.; MENDES, M.C. & MARQUES, O.A.V. Reproduction and activity of the snail-eating snake, *Dipsas albifrons* (Colubridae), in the southeastern Atlantic Forest in Brazil. *Studies on Neotropical Fauna Environment*, v.37: 11-114. 2002.
- HARTMANN, M.T.; MARQUES, O.A.V. & ALMEIDA-SANTOS, S.M. Reproductive biology

- of the southern Brazilian pitviper *Bothrops meuwiedi pubescens* (Serpentes: Viperidae). *Amphibia-Reptilia*, v.25: 77-85. 2004.
- HENDERSON, R.W. *Neotropical tree boas. Natural History of the Corallus hortulanus complex*. Florida: Krieger Publishing Co. 2002. 197p.
- HOGUE, A.R. Notas erpetológicas. 2. Dimorfismo sexual nos boideos. *Memórias do Instituto Butantan*, v.20: 181-188. 1947.
- HOUSTON, D. & SHINE, R. Sexual dimorphism and niche divergence: feeding habits of the Arafura filesnake. *Journal of Animal Ecology*, v.62: p.737-748. 1993.
- JANEIRO-CINQUINI, T.R.F.; LEINZ, F.F. & FARIAS, E.C. Seasonal variation in weight and length of testicles and the quantity of abdominal fat of the snake *Bothrops jararaca*. *Memórias do Instituto Butantan*, v.55: 15-19. 1993.
- JORDÃO, R.S. *Estudo comparativo da alimentação e da reprodução de Waglerophis merremi e Xenodon neuwiedii* (Serpentes: Colubridae). São Paulo, 1996. 93p. Dissertação (Mestrado, Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- JORDÃO, R.S. & BIZERRA, A.F. Reprodução, dimorfismo sexual e atividade de *Simophis rhinostoma* (Serpentes, Colubridae). *Revista Brasileira de Zoologia*, v.56: 507-512. 1996.
- KEOGH, J.S. & WALLACH, V. Allometry and sexual dimorphism in the lung morphology of prairie rattlesnakes *Crotalus viridis viridis*. *Amphibia-Reptilia*, v.20: 377-389. 1999.
- KING, R.B. Sexual dimorphism in snake tail length: sexual selection, natural selection, or morphological constraint? *Biological Journal of Linnean Society*, v.38: 133-154. 1989.
- KISSNER, K.J.; FORBES, M.R. & SECOY, D.M. Sexual dimorphism in size of cloacal glands of garter snake, *Thamnophis radix haydeni*. *Journal of Herpetology*, v.32: 268-270. 1998.
- LAPORTA-FERREIRA, I.L; SALOMÃO, M.G. & SAWAYA, P. Biologia de *Sibynomorphus* (Colubridae - Dipsadinae) - Reprodução e hábitos alimentares. *Revista Brasileira de Biologia*, v.46: 793-799. 1986.
- LILLYWHITE, H.B. & HENDERSON, R.W. Behavioral and functional ecology of arboreal snakes. In: SEIGEL, R.A. & COLLINS, J.T. (eds.). *Snakes: ecology and behavior*. New York: McGraw-Hill Inc., 1993. p.1-48.
- LELOUP, P. Observations sur la reproduction de *Bothrops moojeni* Hoge en captivite. *Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia*, v.62: 173-201. 1975.
- LUISELLI, L.; AKANI, G.C.; CORTI, C. & ANGELICI, F.M. Is sexual size dimorphism in relative head size correlated with intersexual dietary divergence in West African forest cobras, *Naja melanoleuca*? *Contributions to Zoology*, v.71: 141-145. 2002.
- MACIEL, A.P. *Ecologia e história natural da "cobra-capim" Liophis poecylogyrus* (Serpentes: Colubridae) no litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. Porto Alegre, 2001. 88p. Dissertação (Mestrado, Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- MACIEL, A.P.; DI-BERNARDO, M.; HARTZ, S.M.; OLIVEIRA, R.B. & PONTES, G.M.F. Seasonal and daily activity patterns of *Liophis poecylogyrus* (Serpentes: Colubridae) on the north coast of Rio Grande do Sul, Brazil. *Amphibia-Reptilia*, v.24: 189-200. 2003.
- MADSEN, T. & SHINE, R. Determinants of reproductive output in female water pythons (*Liasis fuscus*: Pythonidae). *Herpetologica*, v.52: 146-159. 1996.
- MADSEN, T.; SHINE, R.; LOMAN, J. & HÅKANSSON, T. Why do female adders copulate so frequently? *Nature*, v.355: 440-441. 1992.
- MARQUES, O.A.V. Biologia reprodutiva de *Erythrolamprus aesculapii* Linnaeus (Colubridae), no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v.13: 747-753. 1996a.
- MARQUES, O.A.V. Reproduction, seasonal activity and growth of the coral snake, *Micrurus corallinus* (Elapidae), in the southeastern Atlantic forest in Brazil. *Amphibia-Reptilia*, v.17: 277-285. 1996b.

- MARQUES, O.A.V. *Composição faunística, história natural e ecologia de serpentes da Mata Atlântica, na região da Estação Ecológica Juréia-Itatins*, SP. São Paulo, 1998. 135p. Tese (Doutorado, Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- MARQUES, O.A.V. *Sordellina punctata* (NCN). Reproduction. *Herpetological Review*, v.32: 51-52. 2001.
- MARQUES, O.A.V. Natural history of the coral snake *Micrurus decoratus* (Elapidae) from the Atlantic forest in southeast Brazil, with comments on possible mimicry. *Amphibia-Reptilia*, v.23: 228-232. 2002.
- MARQUES, O.A.V. & PUORTO, G. Feeding, reproduction and growth in the crowned snake *Tantilla melanocephala* (Colubridae), from southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, v.19: p.311-318. 1998.
- MARQUES, O.A.V. & SAZIMA, I. *Bothrops jararacussu* (Jararacussu). Sexual dichromatism. *Herpetological Review*, v.34: p.62. 2003.
- MARQUES, O.A.V. & SAZIMA, I. História natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins. In: MARQUES, O.A.V. & DULEBA, W. (org.). *Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna*. Ribeirão Preto: Holos Editora, 2004. p.257-277.
- MARQUES O.A.V.; ETEROVIC, A. & ENDO, W. Seasonal activity of snakes in the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, v.22: 103-111. 2001.
- MARQUES, O.A.V.; SAWAYA, R.J.; STENDER-OLIVEIRA, F. & FRANÇA, F.G.R. Ecology of the colubrid snake *Pseudablabes agassizii* in southeastern South America. *Herpetological Journal*, v.16: 37-45. 2006.
- MURPHY, C.J. & HENDERSON, W. *Tales of giant snakes: a historical natural history of Anacondas and Pythons*. Malabar: Krieger Publishing Company. 1997. 221p.
- NAULLEAU, G. & FLEURY, F. Changes in plasma progesterone in females *Vipera aspis* L. (Reptilia, Viperidae) during the sexual cycle in pregnant and nonpregnant females. *General and Comparative Endocrinology*, v.78: 433-443. 1990.
- NOGUEIRA, C; SAWAYA, R.J. & MARTINS, M. Ecology of the pitviper, *Bothrops moojeni*, in the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology*, v.37: 653-659. 2003.
- OLIVEIRA, J.L. *Ecologia de três espécies de dormideira, Sibynomorphus* (Serpentes: Colubridae). São Paulo, 2001. 60p. Dissertação (Mestrado, Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- OLIVEIRA, J.L.; BORGES, M. & MARQUES, O.A.V. *Gomesophis brasiliensis* (NHN). Reproduction and diet. *Herpetological Review*, v.34: 251-252. 2003.
- OLIVEIRA, M.E.E.S. *História natural de jararacas brasileiras do grupo Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae). Rio Claro, 2003. 131p. Tese (Doutorado: Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista.
- OLIVEIRA, R.B. *História natural da comunidade de serpentes de uma região de dunas do Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil*. Porto Alegre, 2005. 106p. Tese (Doutorado) - Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.
- OSBORNE, S.T. *Corallus canina* (Emerald Tree Boa). Behavior. *Herpetological Review*, v.15: 50. 1984.
- PINTO, R.R. & FERNANDES, R. Reproductive biology and diet of *Liophis poecilogyrus* (Serpentes, Colubridae) from southeastern Brazil. *Phyllomedusa*, v.3: 9-14. 2004.
- PIZZATTO, L. Body size, reproductive biology, and abundance of the rare pseudoboini snakes genera *Clelia* and *Boiruna* (Serpentes, Colubridae) in Brazil. *Phyllomedusa*, v.4: 111-122. 2005.
- PIZZATTO, L. *Ecomorfologia e estratégias reprodutivas nos Boidae* (Serpentes), com ênfase nas espécies neotropicais. Campinas, 2006. 151p. Tese (Doutorado, Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- PIZZATTO, L. & MARQUES, O.A.V. Reproductive biology of the false coral snake *Oxyrhopus guibei* (Colubridae) from southeastern

- Brazil. *Amphibia-Reptilia*, v.23: 495-504. 2002.
- PIZZATTO, L. & MARQUES, O.A.V. Interpopulational variation in sexual dimorphism, reproductive output, and parasitism in *Liophis miliaris* (Colubridae) in the Atlantic Forest in Brazil. *Amphibia-Reptilia*, v.27: 37-46. 2006.
- PIZZATTO, L. & MARQUES, O.A.V. Interpopulational variation in reproductive cycles and activity of the water snake *Liophis miliaris* (Colubridae) in Brazil. *Herpetological Journal*, no prelo.
- PIZZATTO, L.; HADDAD, R.M. & ALMEIDA-SANTOS, S.M. Male-male ritualized combat in the Brazilian rainbow boa *Epicrates cenchria crassus*. *Herpetological Bulletin*, v.95: 16-20. 2006.
- PONTES, G. & DI-BERNARDO, M. 1988. Registro sobre aspectos reprodutivos de serpentes ovíparas neotropicais (Serpentes: Colubridae e Elapidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoológica*, v.1: 123-149.
- RIVAS, J.A. *Life history of the green anaconda (Eunectes murinus) with emphasis on its reproductive biology*. Knoxville, 1999. 153p. Thesis (PhD) - University of Tennessee.
- SAINT-GIRONS, H. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica*, v.38: 5-16. 1982.
- SALOMÃO, M. G. & ALMEIDA-SANTOS, S.M. The reproductive cycle in male neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus terrificus*). In: SCHUETT, G.W.; HOGGREN, M.; DOUGLAS, M.E. & GREENE, H.W. (org.). *Biology of the vipers*. Indiana: Carmel, 2002. p.507-514.
- SAWAYA, R.J. *História natural e ecologia das serpentes de cerrado da região de Itirapina, SP*. Campinas, 2004. 145p. Tese (Doutorado, Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- SCARTOZZONI, R.R. & MARQUES, O.A.V. Sexual dimorphism, reproductive cycle, and fecundity of the water snake *Ptycophis flavovirgatus*. *Phyllomedusa*, v.3: 69-71. 2004.
- SCHUETT, G.W. & GUILLINGHAM, J.C. Sperm storage and multiple paternity in the copperhead, *Agkistrodon contortrix*. *Copeia*, v.3: 807-811. 1986.
- SCHUETT, G.W. & SCHUETT, S.P. *Epicrates cenchria cenchria*. Male combat. *Herpetological Review*, v.26: 101. 1995.
- SCHUETT, G.W.; FERNANDEZ, P.J.; GERGITS, W.F.; CASNA, N.J.; CHISZAR, D.; SMITH, H.M.; MITTON, J.B.; MACKESSY, S.P.; ODUM, R.A. & DEMLONG, M.J. Production of offspring in the absence males: evidence of facultative parthenogenesis in bisexual snakes. *Herpetological Natural History*, v.5: 1-10. 1997.
- SCHUETT, G.W.; GERGUS, E.W.A. & KRAUS, F. Phylogenetic correlation between male-male fight and mode of prey subjugation in snakes. *Acta Ethologica*, v.4: 31-49. 2001.
- SCHWARTZ, J.M.; MCCRACKEN, G.F. & BURGHARDT, G.M. Multiple paternity in wild populations of the garter snake, *Thamnophis sirtalis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v.25: 269-273. 1989.
- SEIGEL, R.A. & FITCH, H.S. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia*, v.61: 293-301. 1984.
- SEIGEL, R.A. & FORD, N.B. Reproductive ecology. In: SEIGEL, R.A.; COLLINS, J.T. & NOVAK, S.S. (eds.). *Snakes, ecology and evolutionary biology*. New York: McMillan Publishing Company, 1987. p.210-252.
- SEIGEL, R.A.; FITCH, H.S. & FORD, N.B. Variation in relative clutch mass in snakes among and within species. *Herpetologica*, v.42: 179-185. 1986.
- SHINE, R. Reproduction in Australian elapid snakes II. Female reproductive cycles. *Australian Journal of Zoology*, v.25: 655-666. 1977.
- SHINE, R. Comparative ecology of three Australian snake species of the genus *Cacophis* (Serpentes, Colubridae). *Copeia*, v.1980: 831-838. 1980a.
- SHINE, R. "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia*, v.1980: 92-100. 1980b.
- SHINE, R. The evolution of viviparity in reptiles: an

- ecological analysis. In: GANS, C. & BILLET, F. (eds.). *Biology of reptilian*, v.15. New York: Wiley, 1985. p.605-694.
- SHINE, R. Sexual dimorphism in snakes. In: SEIGEL, R.A. & COLLINS, J.T. (eds.). *Snakes, ecology and behavior*. New York: McGraw-Hill Inc., 1993. p.49-86.
- SHINE, R. Sexual dimorphism in snakes revised. *Copeia*, v.1994: 326-346. 1994.
- SHINE, R. A new hypothesis for evolution of viviparity in reptiles. *The American Naturalist*, v.145: 809-823. 1995.
- SHINE, R.; OLSSON, M.M. & MASON, R.T. Chastity belts in garter snakes: the functional significance of mating plugs. *Biological Journal of Linnean Society*, v.70: 377-390. 2000.
- SLIP, D.J. & SHINE, R. Reproductive biology and mating system of diamond pythons, *Morelia spilota* (Serpentes: Boidae). *Herpetologica*, v.44: 346-404. 1988.
- STILE, B.; MADSEN, T. & NIKLASSON, N. Multiple paternity in the adder, *Vipera berus*. *Oikos*, v.47: 173-175. 1986.
- TINKLE, D.W. & GIBBONS, J.W. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, v.154: 1-55. 1977.
- VALDUJO, P.H.; NOGUEIRA, C. & MARTINS, M. Ecology of *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology*, v.36: 169-176. 2002.
- VINCENT, S.E.; HERREL, A. & IRSCHICK, D.J. Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology*, v.264: 53-59. 2004.
- VINEGAR, A. Evolutionary implications of temperature induced anomalies of development in snake embryos. *Herpetologica*, v. 30: 72-74. 1974.
- VITT, L.J. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. *Herpetologica*, v.39: 52-66. 1983.
- VOLSØE, H. Seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spolia Zoology Museum Hauniensis*, v.5: 1-157. 1944.
- YOKOYAMA, F. & YOSHIDA, H. The reproductive cycle of the male habu, *Trimeresurus flavoviridis*. *The Snake*, v.25: 55-62. 1993.
- WEIL, M.R. & ALDRIDGE, R.D. Seasonal androgenesis in the male water snake, *Nerodia sipedon*. *General and Comparative Endocrinology*, v.44: 44-53. 1981.
- ZACARIOTTI, R.L. *Estudo longitudinal do espermograma e dos níveis de testosterona sérica de cascavel (Crotalus durissus terrificus Laurenti, 1768) proveniente da natureza do estado de São Paulo*. São Paulo. 2004. 80p. Dissertação (Mestrado, Reprodução Animal) - Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo.