
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE ZOOLOGIA (MESTRADO)

Adriana Fuga

DETERMINANTES DA RESPOSTA TERMOFÍLICA PÓS-PRANDIAL EM *CROTALUS DURISSUS*
TERRIFICUS (SQUAMATA: VIPERIDAE)



Rio Claro-SP
2012

Adriana Fuga

DETERMINANTES DA RESPOSTA TERMOFÍLICA PÓS-PRANDIAL EM *CROTALUS DURISSUS TERRIFICUS* (SQUAMATA: VIPERIDAE)

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração - Zoologia).

Orientador: Denis Otávio Vieira de Andrade

Rio Claro-SP
2012

598.1 Fuga, Adriana
F957d Determinantes da resposta termofílica pós-prandial em
Crotalus durissus terrificus (SQUAMATA: VIPERIDAE) /
Adriana Fuga. - Rio Claro : [s.n.], 2013
56 f. : il., figs., gráfs., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Denis Otávio Vieira de Andrade

1. Réptil. 2. Serpentes. 3. Temperatura corpórea. 4.
Ectotérmicos. 5. Temperatura preferida. 6. Termorregulação.
I. Título.

AGRADECIMENTOS

Dedico e agradeço com algumas palavras àqueles que fizeram parte direta ou indiretamente ou, ainda, pelo fato de simplesmente existirem.

À minha família, os mais profundos agradecimentos por sempre infundirem-me a confiança necessária para realizar os meus sonhos.

Ao Prof. Dr. Denis V. Andrade, referência profissional, pela orientação, por todos seus ensinamentos, paciência e dedicação durante a realização deste trabalho.

Ao Guilherme Gomes pela imensa solicitude em todas as fases do projeto, principalmente nas análises dos dados e resultados.

Ao Gui (Guilherme Gomes) amigo muito querido, por seu carinho, apoio e conselhos e por tudo que me ensina.

Agradeço muito por todas as discussões, bate-papos e camaradagem dos colegas dos Laboratórios de Herpetologia: Fernanda Centeno, Jussara Chaves, Manuel Gontero, Rafael Bovo, Marina Sartori, Rodrigo Gavira e Bruna França. Todos vocês tornaram essa experiência muito mais rica e agradável.

Ao Prof. Dr. Augusto Shinya Abe, pelas muitas oportunidades que me proporcionou, pelo apoio, pela amizade e carinho de tantos anos.

Ao Rodrigo Gavira e Rafael P. Bovo pela leitura do manuscrito e sugestões apresentadas.

Ao Rodrigo Gavira e Guilherme Gomes pela paciência e disposição em ajudar com os problemas de computador;

À FAPESP pela bolsa de mestrado (2010/03024-0)

FUNDUNESP pelo auxílio financeiro (00225/10 DFP), o qual foi fundamental para construção do gradiente térmico.

A todos os colegas e professores da pós-graduação em Zoologia pelo convívio e aprendizado.

À minhas amigas Jussara, Virgínia, Andreza, Chen, Fernanda, Carolzinha, Carolzona, Juliana, Lígia, Ciça, Dani, Ivana, Emili, Julieta, Paula, Sabrina e Andréia por todo carinho e amizade.

Finalmente ao programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Estadual Paulista – Júlio de Mesquita Filho, Unidade de Rio Claro, por toda assistência prestada durante meu mestrado.

SUMÁRIO

Página

RESUMO	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUÇÃO.....	3
OBJETIVO	6
MATERIAL E MÉTODOS.....	7
RESULTADOS.....	17
DISCUSSÃO.....	33
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	42

RESUMO

Virtualmente todos os processos biológicos são influenciados pela temperatura. Desta forma, os animais, em geral, investem tempo e energia para regular a temperatura corpórea (T_c) ao passo que os animais ectotérmicos, em particular, têm sua biologia fortemente moldada pela termorregulação comportamental. No caso das serpentes o desempenho em cada atividade em particular pode ser otimizado ou prejudicado em diferentes temperaturas. Como consequência, serpentes podem alterar a temperatura corpórea selecionada com base no tipo de atividade que está sendo exercida no momento e de acordo com a disponibilidade térmica do ambiente. Um exemplo bem conhecido é a seleção de micro-habitats com temperatura mais elevada levando a um aumento significativo da T_c após a ingestão do alimento, comportamento referido como “resposta termofílica pós-prandial”. Este aumento da T_c sabidamente acelera a digestão e, possivelmente, traz benefícios no orçamento de tempo e energia das serpentes. No entanto, a busca de sítios térmicos mais propícios deve acarretar em custos e riscos, especialmente em serpentes recentemente alimentadas que tem a capacidade de locomoção reduzida e, portanto, poderia torná-las mais vulneráveis à predação. Como as serpentes solucionam este conflito entre os benefícios providos por um aumento da T_c durante a digestão do alimento e os riscos envolvidos com a termorregulação é, atualmente, ignorado. Desta forma, o objetivo do presente estudo foi documentar a resposta termofílica pós-prandial da cascavel, *Crotalus durissus terrificus*, em condições de laboratório, disponibilizando ou não abrigos (tocas) em um gradiente térmico.

Nossos resultados permitem concluir que *C. d. terrificus* apresenta um ciclo circadiano de variação da T_c , com temperaturas mais altas registradas no final da tarde e início da noite. A alimentação causou um aumento da temperatura corpórea média de *C. d. terrificus* e este aumento foi primordialmente devido a um incremento das temperaturas mínimas nos dias iniciais da digestão. Com a disponibilização de abrigos, o comportamento termorregulatório de *C. d. terrificus* foi consideravelmente alterado levando à uma diminuição das T_c 's e um aumento da amplitude de variação diária.

Palavras chave: serpentes, temperatura corpórea, ectotérmicos, resposta termofílica pós-prandial.

ABSTRACT

Virtually all biological processes are influenced by temperature. Thus, animals generally invest time and energy to regulate body temperature (T_c) while ectotherms, in particular, have their biology strongly shaped by behavioral thermoregulation. In snakes, performance in each particular activity can be enhanced or impaired at different temperatures. Consequently, snakes can alter body temperature selected based on the type of activity being carried out at the time and according to the availability of the thermal environment. A well-known example is the selection of micro-habitats with higher temperature leads to a significant increase in T_c after ingestion of food, behavior referred to as “post-prandial thermophilic response”. This increase of T_c accelerates digestion and possibly brings benefits in the budget of time and energy of snakes. However, the search for thermal sites should result in more favorable costs and risks, especially recently fed into serpents which is capable of locomotion reduced and therefore could make them more vulnerable to predators. As snakes resolve this conflict between the benefits provided by an increase in T_c during the digestion of food and the risks involved with thermoregulation is currently ignored. Thus, the objective of this study was to document the post-prandial thermophilic response of rattlesnake, *Crotalus durissus terrificus*, under laboratory conditions, offering or not shelters (burrows) in a thermal gradient.

Our results suggest that *C. d. terrificus* has a circadian variation of T_c with higher temperatures recorded in the late afternoon and early evening. The feed caused an increase in mean body temperature of *C. d. terrificus* and this increase was primarily due to an increase in minimum temperatures in the early days of digestion. With the availability of shelters, the thermoregulatory behavior of *C. d. terrificus* was considerably modified leading to a decrease of T_c 's and an increased range of daily variation.

Keywords: Snakes, body temperature, ectotherms, postprandial thermophilic response.

INTRODUÇÃO

Serpentes possuem grande distribuição geográfica ocupando quase todos os ambientes do planeta (CADLE, 1987; LILLYWITHE & HENDERSON, 1993; REINERT, 1993; BAUCHOT, 1997; COGGER & ZWEIFEL, 1998; POUGH *et al.*, 2003). Isto reflete a grande irradiação adaptativa que esse grupo vem sofrendo desde sua origem no período Cretáceo (GREENE, 1997; POUGH, 1983; POUGH *et al.*, 1998), o que possibilita a exploração de diversos nichos ecológicos (FITZGERALD *et al.* 2002) e, conseqüentemente, uma vasta gama de ambientes térmicos.

Como todo vertebrado ectotérmico, as serpentes estão sujeitas às mudanças diárias e sazonais em sua temperatura corpórea, o que afeta significativamente suas funções biológicas. Para termorregularem, as serpentes utilizam fontes externas de calor, como por exemplo, a radiação solar (SCHMIDT-NIELSEN, 2002; POUGH *et al.*, 2003). A relação entre termorregulação ambiental e fisiologia térmica tem sido foco de estudo de diversos pesquisadores por várias décadas (HUEY, 1982; DORCAS, *et al.* 1997; ANGILLETTA, *et al.* 2002b; MARTIN & HUEY, 2008), sendo que muitos deles enfatizam a precisão e acurácia da regulação da temperatura corpórea (HUEY, 1974, 1991.; PETERSON *et al.*, 1993).

Em répteis, os primeiros estudos sobre a termorregulação foram realizados por COWLES & BOGERT (1944) que demonstraram que lagartos podiam regular a sua temperatura corporal de maneira precisa e que esta regulação variava entre diferentes espécies. Atualmente encontra-se bem estabelecido que animais ectotérmicos utilizam mecanismos comportamentais para reduzir o impacto da variação temporal e espacial da temperatura ambiental sobre a temperatura corpórea (CASEY, 1981; AVERY, 1982; HUTCHISON & DUPRÉ, 1992; POUGH *et al.*, 1998; POUGH *et al.*, 2003). No entanto, a precisão do controle da temperatura corpórea envolve a complexa combinação entre filogenia, tamanho corporal, custo ecológico e comportamental e os benefícios da termorregulação (HUEY, 1982; STEVENSON, 1985 a,b; DIAL & GRISMER, 1992; POUGH *et al.*, 1998; POUGH *et al.*, 2003). No caso dos répteis, a regulação da T_c se deve primordialmente a ajustes comportamentais e escolha de micro-habitats (COWLES & BOGERT, 1944; PATTERSON & DAVIES, 1982; HUEY & KINGSOLVER, 1989; KROHMER, 1989; PETERSON *et al.*, 1993), embora ajustes fisiológicos e morfológicos também ocorram (BARTHOLOMEW & LASIEWSKI, 1965; DZIALOWSKI & O'CONNOR, 1999; TATTERSALL *et al.*, 2004; SEEBACHER & FRANKLIN, 2005; TRULLAS *et al.*, 2007).

Dessa forma, a importância de estudos sobre o efeito da temperatura sobre aspectos do comportamento e da fisiologia (HUEY & STEVENSON, 1979; HUEY, 1982), locomoção (BENNETT, 1980; HIRANO & ROME, 1984), funções imunológicas (MONDAL & RAI, 2001) e sensoriais (WERNER, 1976; STEVENSON *et al.*, 1985), habilidade de forrageio (GREENWALD, 1974; AYERS & SHINE, 1997), reprodução (NAVAS & BEVIER, 2001) e taxas de alimentação e crescimento (DUTTON *et al.*, 1975; VAN DAMME *et al.*, 1991) em animais ectotérmicos, vêm ganhando muita importância, para melhor compreensão dos seus modos de vida e os mecanismos adaptativos envolvidos.

As atividades das serpentes são extremamente influenciadas pela temperatura e podem ser afetadas de modo dissimilar por variações da temperatura corpórea (GREENWALD & KANTER, 1979; STEVENSON *et al.*, 1985; SLIP & SHINE, 1988 a), de forma que o desempenho em cada atividade em particular (como por exemplo, a locomoção e a digestão) pode ser otimizado ou prejudicado em diferentes temperaturas. Como consequência, serpentes podem alterar a temperatura corpórea selecionada com base no tipo de atividade que está sendo exercida no momento e de acordo com a disponibilidade térmica do ambiente. Por exemplo, diversas espécies de serpentes são conhecidas por apresentarem um aumento significativo da temperatura corpórea após a ingestão do alimento, ou seja, por apresentarem uma resposta termofílica pós-prandial (REGAL, 1966; GREENWALD & KANTER, 1979; SLIP & SHINE, 1988 a, b; JAEGER & GABOR, 1993; SIEVERT & ANDREADIS, 1999). Este comportamento foi também observado em uma grande variedade de vertebrados ectotérmicos, como lagartos, crocodilos, tartarugas, peixes e anfíbios (WALL & SHINE, 2008) e, recentemente em invertebrados (PETERSEN *et al.*, 2011). A importância ecológica desse aumento pós-prandial da temperatura corpórea estaria ligada à aceleração do processo digestivo, à custa de uma elevação da taxa metabólica durante a digestão, conhecido como Ação Dinâmica Específica, ADE (KLEIBER, 1961; 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).

Estudos sobre a resposta termofílica pós-prandial em serpentes comumente são baseados em experimentos de curta duração, com poucos indivíduos experimentais e sem que a repetibilidade da resposta seja aferida (REGAL, 1966; GREENWALD & KANTER, 1979; SLIP & SHINE, 1988 a, b; JAEGER & GABOR, 1993; SIEVERT & ANDREADIS, 1999). Alguns estudos ainda apontam que a resposta termofílica pós-prandial pode variar de forma interespecífica entre as serpentes e também entre estudos de laboratório (em gradientes

térmicos) e estudos de campo (BLOUIN-DEMERS & WEATHERHEAD, 2001). Em geral, estudos realizados em gradientes térmicos em laboratório encontram uma resposta termofílica mais pronunciada do que os estudos de campo.

O papel das variáveis existentes no ambiente natural (complexidade estrutural do hábitat, disponibilidade de refúgios, risco de predação, etc.) raramente é considerado nos estudos sobre termorregulação desenvolvidos em laboratório. De forma que, pelo menos parte da diferença observada entre a resposta termofílica pós-prandial observada em uma situação natural e em laboratório, talvez se deva a simplificação inerente desta última condição. O investimento ideal na termorregulação depende da relação entre custos e benefícios associados (HUEY & SLATKIN, 1976). Os custos podem envolver o aumento do risco de predação associados à uma maior exposição (HERTZ *et al* 1982;. PIANKA & PIANKA, 1970) e a redução do tempo disponível para outras atividades (GREGORY *et al* 1999;. HUEY & SLATKIN, 1976). Tais custos são ainda mais relevantes se considerarmos que após a alimentação as serpentes têm sua capacidade de locomoção/defesa diminuídas (GARLAND & ARNOLD, 1983; FORD & SHUTTLESWORTH, 1986). Portanto, a utilização de locais abrigados durante o período pós-prandial pelas serpentes pode representar uma resposta de valor adaptativo ao minimizar os riscos de predação (COOPER, 1998; MARTIN & LOPEZ, 1999; DOWNES, 2001). Por outro lado, a exploração de áreas mais abertas e propícias à termorregulação parece ser bastante importante no período pós-prandial resultando, inclusive, na resposta termofílica pós-prandial e benefícios associados, discutidos acima. Como as serpentes resolvem este conflito entre os benefícios providos por um aumento da T_c durante a digestão do alimento e os riscos envolvidos com a termorregulação é, atualmente, totalmente ignorado.

Desta forma, o presente projeto foi concebido para investigar a resposta termofílica pós-prandial da cascavel, *Crotalus durissus terrificus*, em condições de laboratório, porém, com graus de complexidade espacial variável. Especificamente, nós tentamos avaliar: 1) se esta espécie exibe uma resposta termofílica pós-prandial quando colocada em um gradiente térmico, onde a temperatura constitui a única variável disponível e; 2) como esta resposta é influenciada pela introdução de uma segunda variável, com potencial relevância ecológica, no caso a disponibilidade de locais de abrigo.

OBJETIVO

O objetivo deste trabalho foi testar, em condições de laboratório, se a presença e a disposição de abrigos (tocas) dentro do gradiente térmico afetaria significativamente a resposta termofílica pós-prandial da cascavel, *Crotalus durissus terrificus*. Neste contexto, formulamos as seguintes hipóteses:

- As temperaturas selecionadas por *Crotalus durissus terrificus* em gradiente térmico são mais elevadas em animais alimentados em comparação com animais em jejum (i.e., resposta termofílica pós-prandial).

- A resposta termofílica pós-prandial é mais marcante nos dias imediatamente após a ingestão do alimento diminuindo em magnitude com o progresso da digestão.

- A resposta termofílica pós-prandial é afetada pelo ciclo circadiano.

- Com a disponibilização de abrigos dentro do gradiente térmico, as serpentes buscam estes abrigos mesmo que isto implique em custos termorregulatórios.

- Na presença de abrigos, as serpentes apresentam um aumento dos deslocamentos entre os abrigos e áreas de temperatura mais elevada, resultando em uma maior amplitude na variação da temperatura corpórea ao longo do dia.

- A utilização dos abrigos e o comportamento termorregulatório são afetados pelo ciclo circadiano e variam ao longo da digestão.

MATERIAL E MÉTODOS

Animais

A cascavel, *Crotalus durissus terrificus*, é uma serpente de médio porte (comprimento dos adultos variando entre 80 a 180 centímetros), peçonhenta e com dentição solenóglifa, vivípara, de hábitos crepusculares e noturnos, terrestre e natural de áreas abertas com clima seco e quente, como grande parte do cerrado. Esta espécie inclui basicamente roedores em sua dieta, os quais são mortos pela injeção de veneno durante o bote (ver BÜCHERL, 1979; SANTOS, 1981; FRANCISCO, 1997, BORGES, 1999, MARQUES *et al.* 2004; MARQUES *et al.* 2005).

No presente estudo foram utilizados indivíduos adultos de ambos os sexos de *Crotalus durissus terrificus*, provenientes de animais nascidos em cativeiro no Laboratório de Herpetologia e Fisiologia Animal da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", campus de Rio Claro, SP. As fêmeas que deram origem a estes animais foram coletadas em diversas localidades no Estado de São Paulo.

Os indivíduos experimentais foram mantidos individualmente em caixas de madeira (30 x 29 x 27 cm) forradas com papelão corrugado, com frente de vidro e furos laterais para ventilação. Tais serpentes foram alimentadas com ratos (*Rattus norvegicus*) e/ou camundongos (*Mus musculus*) em intervalos regulares de aproximadamente 20 dias. Um pequeno abrigo de madeira e um recipiente com água foram mantidos permanentemente dentro das caixas de manutenção.

Antes do início dos experimentos, as serpentes foram individualizadas por meio do implante de “microchips” para posterior identificação (Transponder ISO FDX-B, 134,2 Khz, AnimalTAG[®])

Protocolo Experimental

Todos os experimentos foram realizados em uma sala (5 x 5 m) localizada no Laboratório de Herpetologia e Fisiologia Animal da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", campus de Rio Claro, SP, onde foi construído um gradiente térmico (Fig. 1). Este gradiente (4 x 1 m) foi montado de forma a oferecer uma variação de temperatura de 17° a 45°C. Para isso, dois banhos termostáticos (TE 184) circularam a água aquecida/resfriada através de condutores construídos de chapa galvanizada (1 x 0,3 x 0,02 m). Estes condutores foram interligados de forma a formarem dois conjuntos independentes, um frio e outro quente.

A água circulada através de cada um destes conjuntos retornava ao respectivo banho termostático. Estes condutores foram arranjados na base do gradiente cobrindo cerca de 90% de seu comprimento e sobre eles foram posicionados duas chapas de cobre (1 x 2 m), as quais constituíram o substrato do gradiente. O ajuste da transferência de calor entre a água contida nos condutores e a chapa de cobre foi regulado pela interposição de material isolante (Manta para drenagem Bidim[®]) entre as duas estruturas. O arranjo destes materiais foi planejado no sentido de oferecer temperaturas extremas nas partes opostas do gradiente, mas com a formação de um gradiente térmico contínuo e regular entre estes extremos. Durante todos os experimentos a temperatura do ar na sala experimental foi mantida em 30°C com o uso de um aparelho de ar condicionado. As paredes que delimitaram o gradiente foram construídas em mdf e, para otimização da coleta de dados, o gradiente foi dividido por uma chapa dura de fibra de madeira (Eucatex) em duas partes iguais, lado direito e lado esquerdo (Fig. 2). Este procedimento permitiu a realização dos experimentos com dois indivíduos simultaneamente.

Uma câmera de vídeo com capacidade de captura de imagens noturnas foi adaptada a um computador (conjunto formado por: câmera com leds IR, adaptador Easycap e receptor de câmera wireless) e posicionada logo acima do gradiente para capturar fotos a cada 20 minutos ao longo de todo o experimento.

Os abrigos utilizados no tratamento das serpentes alimentadas com a disponibilização de abrigos, foram confeccionadas através de bacias de plástico de 4 litros, 28 cm de diâmetro e 10 cm de altura (Plastpremium). A lateral de cada bacia foi aberta por um orifício (7x7cm) para a entrada e saída dos animais. Na região superior da bacia, foram feitos 3 orifícios (7 cm de diâmetro) cobertos com tela (Tela Mosquiteiro Polyester, Elastobor) permitindo a visualização do posicionamento das serpentes (Fig. 2).

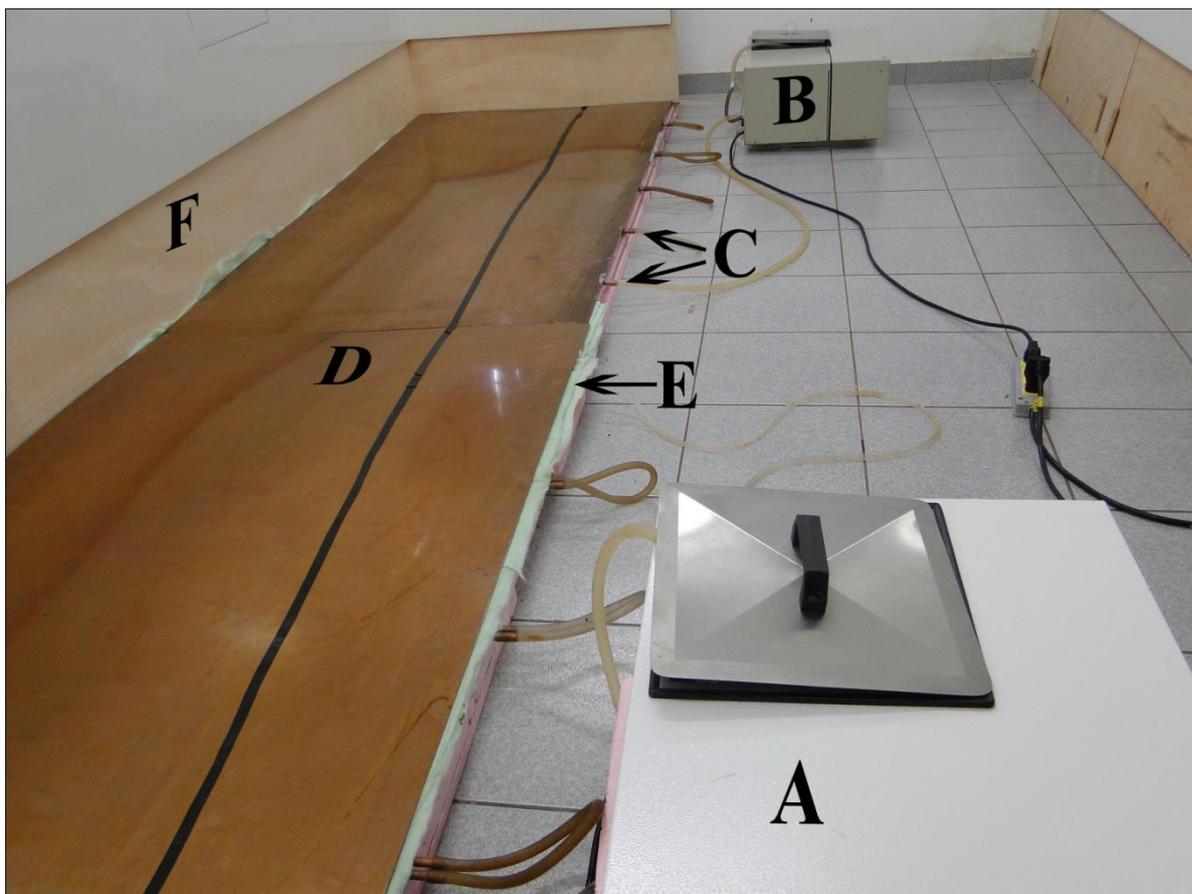


Fig. 1 – Foto do gradiente térmico em teste. Banhos termostatzados (A e B); condutores de chapa galvanizada (C); chapas de cobre (D); material isolante entre as duas estruturas (E); paredes que delimitam o gradiente (F). A parte frontal foi removida para obtenção da foto.

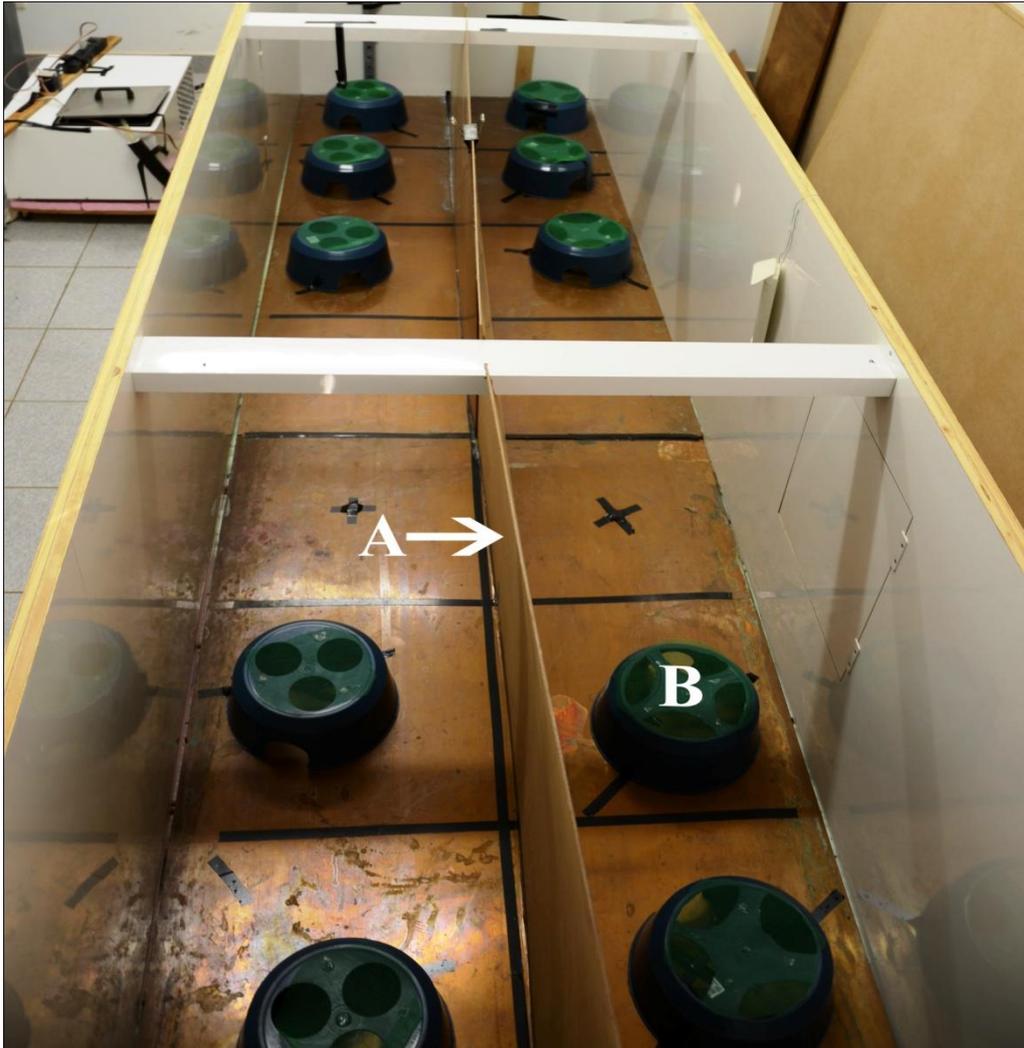


Fig. 2 – Foto do gradiente térmico. Divisória de madeira (A); abrigos (tocas) (B).

Tratamentos Experimentais

O estudo foi constituído de três tratamentos experimentais e cada indivíduo foi submetido a todos os tratamentos.

- Tratamento 1: (controle): As serpentes permaneceram em jejum por um período de dez dias consecutivos dentro do gradiente térmico sem a presença de abrigos (tocas).
- Tratamento 2: As serpentes permaneceram dentro do gradiente sem a presença de abrigos (tocas) por um período de 24 horas, para a determinação da temperatura preferida em jejum. Após, as serpentes foram alimentadas e imediatamente após a alimentação, foram retornadas ao gradiente térmico, onde foram acompanhadas por um período de 10 dias consecutivos.
- Tratamento 3: Repetição do tratamento 2, porém, com a presença de abrigos em áreas (i.e., zonas de temperatura) distintas daquelas (aprox. 0,5 m) selecionados pelas serpentes no

tratamento 2. Visamos, desta forma, criar um conflito entre termorregulação vs. exposição e investigar como as serpentes se comportam nesta situação.

Em todos os casos, as serpentes foram alimentadas com ratos (*Rattus norvegicus*) e/ou camundongos (*Mus musculus*) com massas equivalentes à $30\% \pm 2\%$ de suas massas corpóreas. Essas presas foram oferecidas vivas e o experimento só prosseguiu quando as serpentes capturavam e ingeriam as presas voluntariamente.

Registro da temperatura

Para o registro da temperatura corpórea das serpentes e da área de manutenção foram utilizados sensores e registradores integrados de temperatura (iButton[®]). Estes iButtons foram aferidos antes e após sua utilização contra um termômetro de mercúrio de precisão (Labortherm-N, 75 mm) em pelo menos 5 temperaturas diferentes. Após a calibração prévia, os iButtons foram conectados a um computador, via receptor Blue Dot e programados para a coleta de dados utilizando-se o programa BoxCar[®] Pro 4.0 for Windows (Onset Computer Co.). A coleta de dados foi programada para estender-se ao longo de 34 dias com leitura de temperatura a cada 20 min.

Os iButtons foram implantados cirurgicamente nas serpentes pelo menos uma semana antes da data programada para o início da coleta de dados. Após o implante dos iButtons as serpentes retornavam para o cativeiro no Laboratório de Herpetologia e, ao longo deste período de recuperação pós-cirúrgica, os animais foram inspecionados periodicamente para avaliação de suas condições gerais.

Quinze iButtons foram utilizados para amostragem do ambiente térmico disponível aos animais, desde a temperatura mais alta até a temperatura mais baixa em cada quadrante e entre os quadrantes de ambos os lados do gradiente (Fig. 3). No tratamento com a presença de abrigos (tocas), os iButtons também foram utilizados para o registro da temperatura no interior dos abrigos. Além disso, para melhor visualização da distribuição gradual das temperaturas ao longo da extensão do gradiente foram feitas imagens termográficas do gradiente em funcionamento por meio da utilização de uma câmera térmica (Flir SC-640, Fig. 4).

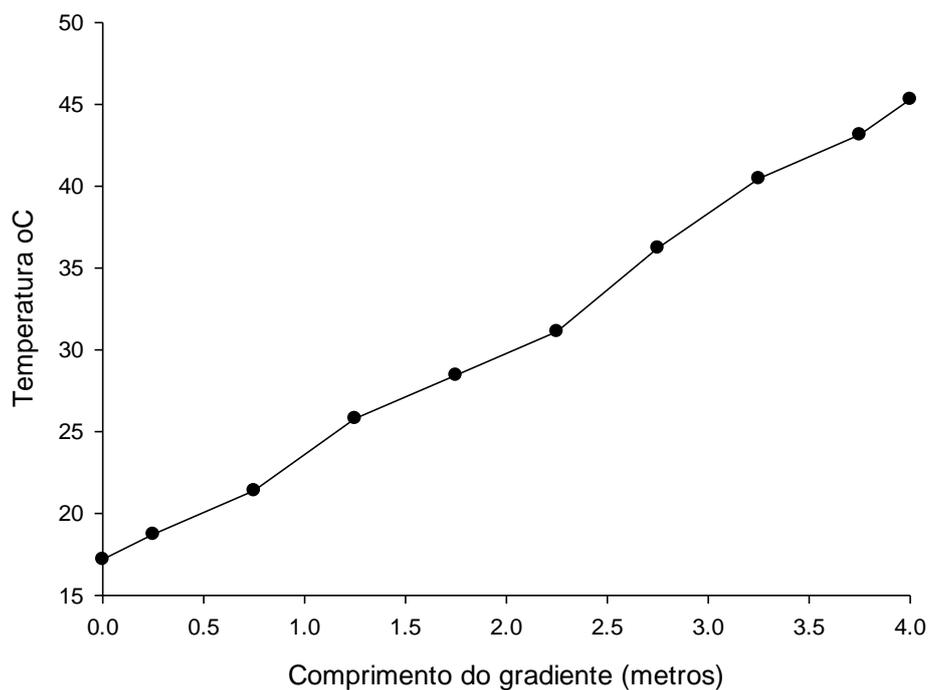


Fig 3. - Amostragem do ambiente térmico. Média da variação de temperaturas registradas ao longo do gradiente por um período de 30 dias consecutivos. Note a linearidade na distribuição de temperaturas. A temperatura foi registrada a cada 20 minutos por meio de iButtons posicionados a cada meio metro ao longo do gradiente térmico. O primeiro e o último registro da figura representam a temperatura mínima e máxima que o gradiente térmico atingiu.

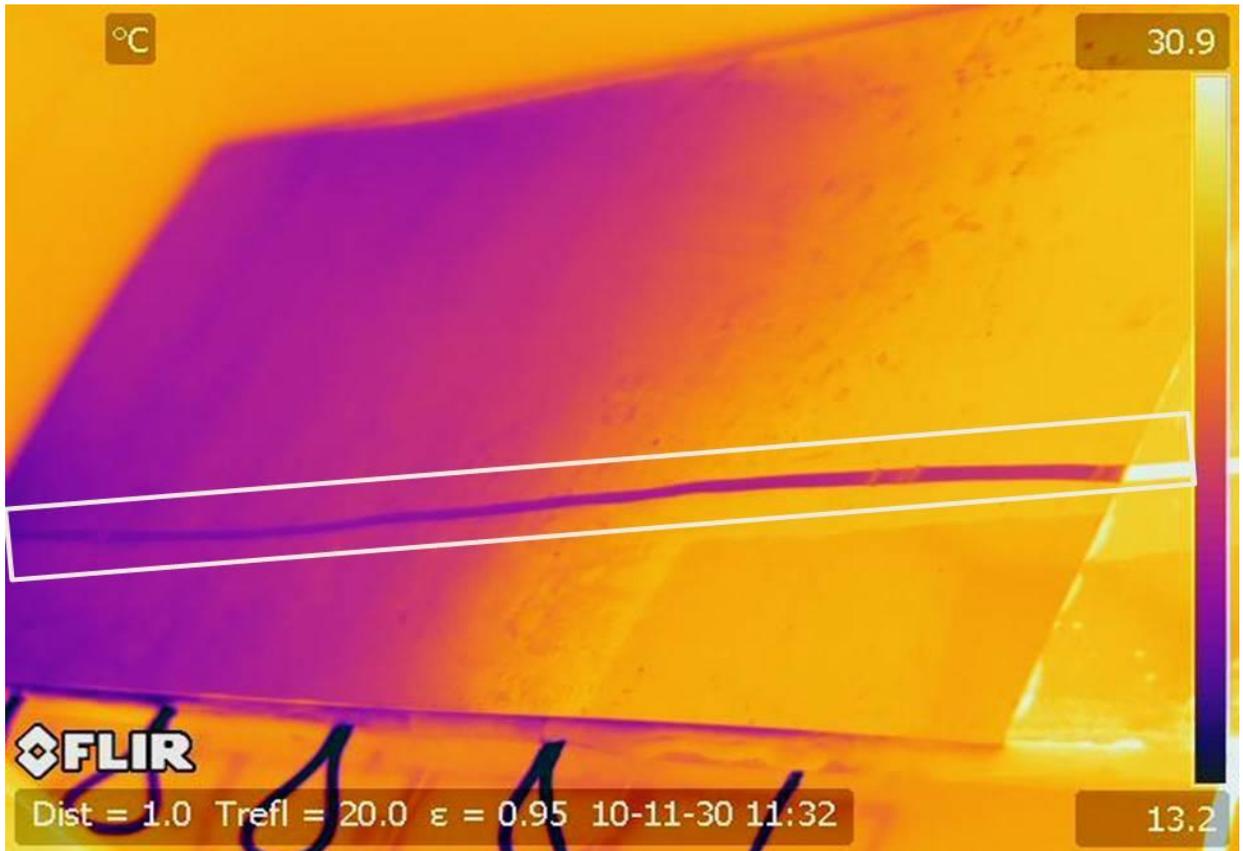


Fig. 4 – Imagem termográfica do gradiente em funcionamento. A área destacada (retângulo branco) indica a distribuição das temperaturas ao longo da extensão do gradiente. Notar como a variação de temperatura ocorre de maneira gradual e paulatina.

Posicionamento dos abrigos

As zonas de temperatura selecionadas pelas serpentes no tratamento 2 (animal alimentado sem a presença de abrigos) foram definidas por meio da análise de imagens seguidas do cálculo da porcentagem do tempo de permanência do animal nos quadrantes do gradiente. Após, três quadrantes que obtiveram maiores porcentagens de tempo de permanência dos animais seguiram durante o tratamento 3 ou seja, 5 abrigos foram introduzidos, no tratamento 3, a 22 cm um do outro, exceto nas zonas térmicas preferidas pelas serpentes durante o período pós-prandial no tratamento 2 (Fig. 5). Ou seja, para utilizarem-se dos abrigos durante o período pós-prandial no tratamento 3, as serpentes teriam que se deslocar para uma zona térmica que, na média, possuía diferença de aproximadamente 4°C do que aquelas selecionadas na ausência dos abrigos (estimada com base no tratamento 2).

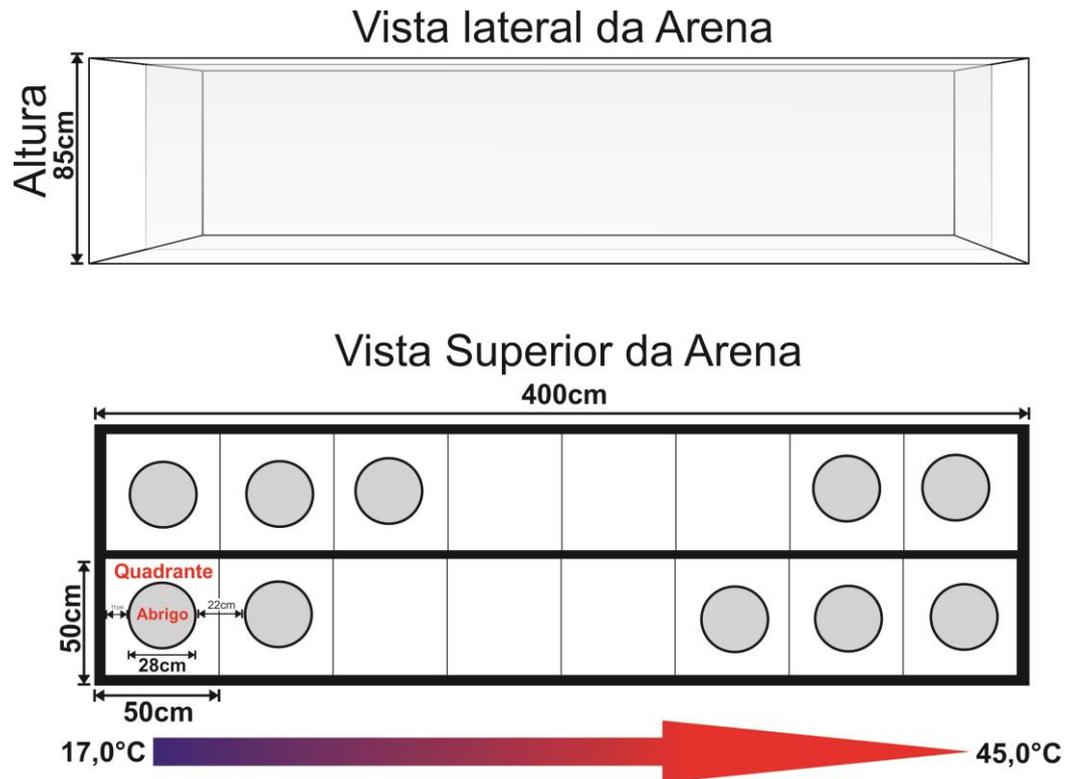


Fig. 5 – Representação do gradiente térmico e do posicionamento das tocas.

Cirurgia

As serpentes foram anestesiadas por meio da inalação de gás carbônico (CO_2) até a perda do controle motor, o que foi aferido pela incapacidade do animal de orientar seu corpo corretamente quando colocado em decúbito dorsal (WANG *et al.*,1993). Deste ponto em diante o fluxo de CO_2 foi interrompido e permitido que as serpentes voltassem a respirar ar atmosférico. Durante o procedimento cirúrgico, na dependência do grau de narcose desejado, foram intercalados períodos de exposição ao ar ou ao CO_2 . O local do implante foi tratado com anestésico local à base de cloridrato de lidocaína (Pearson Lab.) momentos antes da realização do procedimento cirúrgico.

O implante dos iButtons foi realizado através de uma incisão ventro-lateral na altura do estômago das serpentes. Os tecidos adjacentes foram rebatidos, a cavidade corpórea aberta e o dispositivo implantado intraperitonealmente. O máximo de cuidado foi observado no posicionamento do implante de forma a se evitar, ou pelo menos minimizar, um possível comprometimento de função em alguma estrutura interna. Ademais, para garantir que o dispositivo permanecesse na região desejada, o mesmo foi ancorado dorsalmente através de

uma sutura em torno a uma das costelas. Por fim, a incisão foi suturada e o animal tratado com antibiótico de amplo espectro (Baytril[®]).

Tratamento dos dados

Amostragem do ambiente térmico: A amostragem do ambiente térmico foi realizada no início de cada experimento e foi obtida pela média dos registros de cada iButton distribuídos ao longo do gradiente térmico desde a temperatura mais baixa até a temperatura mais alta.

Temperatura corpórea preferida (T_{pref}): Em geral, o primeiro passo para estudar a termorregulação é determinar o valor da T_c preferida (ROW & BLOUIN-DEMERS, 2006). A T_c preferida é normalmente reportada como uma temperatura corpórea ótima que maximiza a performance (ANGILLETTA *et al.*, 2002; BLOUIN-DEMERS *et al.*, 2003). A determinação da T_{pref} é realizada geralmente em laboratório, onde não existem custos termorregulatórios (HUEY 1991, HERTZ *et al.*, 1993). Sendo assim, a T_{pref} de *C. d. terrificus* foi definida por meio do cálculo dos quartis (25 e 75%) da distribuição das T_c 's selecionadas para cada indivíduo sob as diferentes condições experimentais.

Termofilia pós-prandial: A resposta termofílica pós-prandial foi estimada pela diferença entre a T_c dos animais submetidos ao tratamento controle e a T_c dos animais alimentados sem a presença de abrigos.

Efeito dos abrigos: Por meio das imagens capturadas a cada vinte minutos ao longo dos experimentos, foi possível identificar os locais selecionados e portanto avaliar o comportamento dos animais experimentados no tratamento 3. Para quantificar a influência desses abrigos as T_c 's dos indivíduos submetidos ao tratamento 2 foram posteriormente comparadas com as T_c 's dos indivíduos submetidos ao tratamento 3.

Análise estatística

Em todos os tratamentos, a variação de temperatura corpórea de *Crotalus durissus terrificus* foi estimada pela média dos valores registrados a cada 2 horas ao longo de todo o período experimental.

A análise estatística dos dados coletados durante os experimentos foi realizada no programa SAS[®]. Análises de variância fatorial (ANOVA) e testes *a posteriori* de comparação múltipla de Bonferroni foram utilizados para comparar as médias da temperatura corpórea dos indivíduos nos diferentes tratamentos realizados, utilizando-se nível global de significância de 5%. Diferença entre T_c 's foram utilizadas para a determinação da resposta

termofílica nas comparações entre os tratamentos, réplicas, tempo, fotoperíodo e suas interações. Todos os dados são apresentados como média \pm desvio padrão.

Além disto, por meio da localização dos indivíduos nos diferentes quadrantes do gradiente térmico, foram feitos gráficos de forma temporal (a cada 1 dia) da probabilidade de densidade de encontrar os indivíduos de acordo com a distribuição dos mesmos nos diferentes tratamentos, como proposto por WORTON (1989), com auxílio do programa MATLAB R2010[®]. Este procedimento envolve a estimativa de cálculo da área de vida animal por meio do método de Kernel, o qual é considerado como um dos mais eficientes métodos estatísticos para se calcular a área de vida animal (POWELL, 1993).

RESULTADOS

Os dados de temperatura corpórea foram avaliados para oito indivíduos submetidos aos três tratamentos experimentais (Jejum, Alimentado e Alimentado com toca). Deste total, 4 indivíduos eram machos ($MASSA_{média}=755\pm 80$ g) e 4 eram fêmeas ($MASSA_{média}=816,1\pm 54,4$ g). Nenhuma diferença associada ao sexo ou a massa corpórea pode ser identificada e, portanto, os dados de ambos os sexos foram agrupados para todas as análises posteriores.

Variações individuais: Nos três tratamentos experimentais os animais apresentaram variações individuais nos padrões de regulação da temperatura corpórea (Fig. 6).

Em geral, os animais submetidos ao tratamento controle, i.e., em jejum por toda a duração do experimento, apresentaram ao longo dos dez dias do experimento, uma variação de temperatura corpórea seguindo um padrão de movimentação, no qual alternavam entre zonas de temperatura próximas a 25°C e zonas de temperatura próximas a 35°C (Fig. 6, Jejum A). Os horários nos quais ocorreram as movimentações entre essas zonas de temperaturas, seguiram um padrão circadiano, no qual regiões mais quentes eram frequentadas geralmente no período noturno (19h00 às 7h00) e regiões mais frias no período diurno (7h00 às 19h00). Diferindo desse padrão, foram observadas variações da T_c 's com menor amplitude (min. $22,7^{\circ}\text{C}$ e máx. $27,4^{\circ}\text{C}$) sem influência do fotoperíodo (Fig. 6 Jejum B). Por outro lado, o indivíduo C (Fig. 6) permaneceu mais ativo e apresentou variações de temperatura corpórea maiores (min. $17,2^{\circ}\text{C}$ e máx. $36,1^{\circ}\text{C}$) sem influência do fotoperíodo.

No tratamento dos animais alimentados sem a presença de abrigos (Fig. 6 Alimentado) também ocorreram variações individuais e circadianas (ver Fig. 6, Alimentado A). Porém, em alguns casos, por exemplo no indivíduo “Alimentado B”, a serpente selecionou temperaturas mais baixas em comparação aos outros animais desse tratamento e não apresentou ritmo circadiano (Fig. 6). Ainda em outro caso (Fig. 6, Alimentado C), o animal permaneceu em zona de temperatura próxima à 30°C ao longo de todo experimento, sem apresentar qualquer relação com o fotoperíodo.

A totalidade dos animais no tratamento com a presença de abrigos (Fig. 6 Toca) utilizou-se dos abrigos ainda que estes estivessem localizados em regiões mais frias do que àquelas previamente selecionadas no Tratamento 2. Porém, as serpentes deslocavam-se regularmente do abrigo para as regiões mais quentes do gradiente (Fig. 6, Toca A). Como nos outros tratamentos, esta movimentação teve uma base circadiana, na qual regiões mais

quentes eram frequentadas geralmente no período noturno (19h00 às 7h00) e regiões mais frias durante o período diurno (7h00 às 19h00). Porém, como aqui os animais se deslocavam da região mais fria, onde o abrigo encontrava-se posicionado, para as regiões mais quentes, a amplitude da variação circadiana da T_c foi consideravelmente mais pronunciada em comparação com o Tratamento 2. Em um caso, uma serpente não buscou o abrigo ao longo de todo o experimento (Fig. 6, Toca B), embora ainda apresentasse o mesmo padrão de variação circadiana da T_c . Finalmente, um indivíduo permaneceu no interior de uma toca durante todo período (Fig. 6, Toca C) sem buscar zonas de temperatura mais elevada.

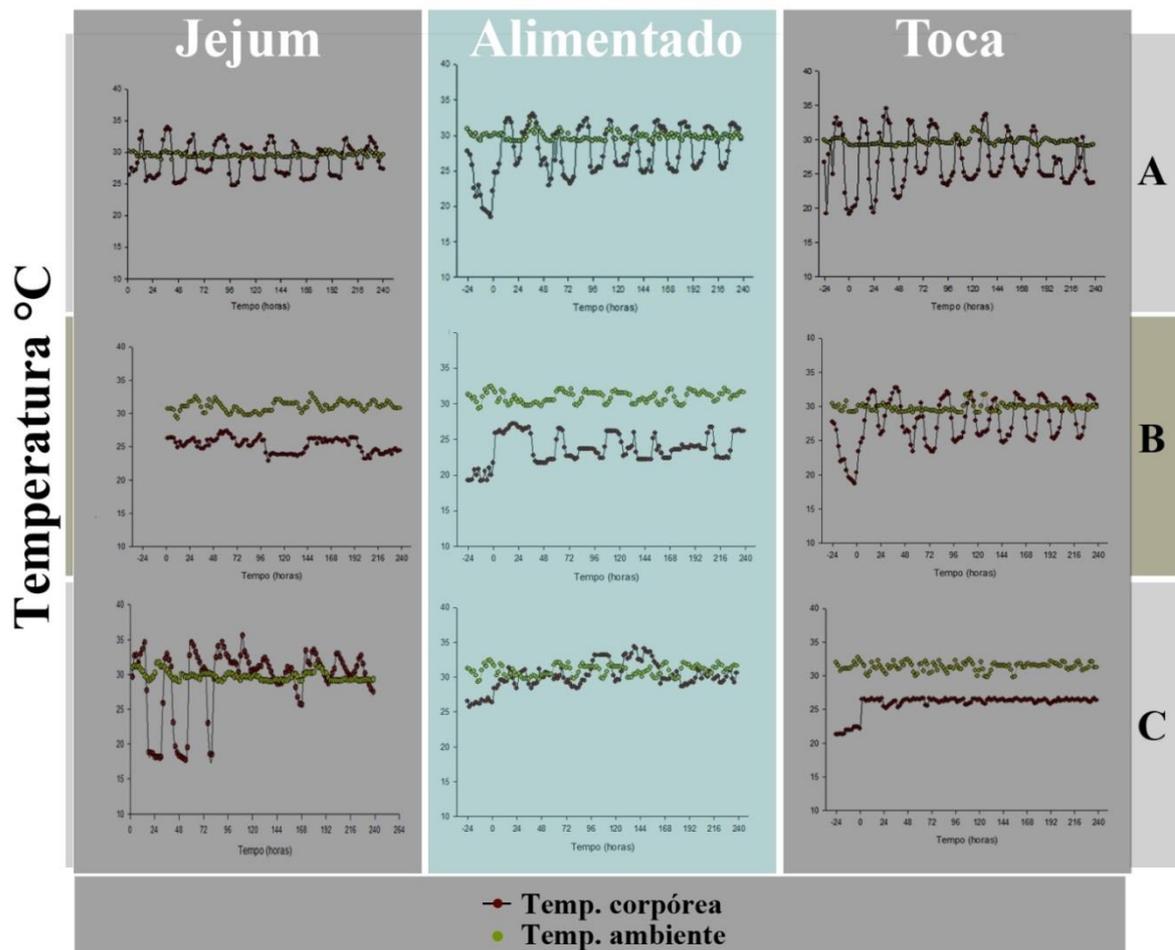


Fig. 6 - Variação da temperatura corpórea de *C. d. terrificus* nos três tratamentos experimentais. No tratamento 1 (JEJUM) os animais permaneceram em jejum pelo período de dez dias. Nos tratamentos 2 e 3 (ALIMENTADO e TOCA) os animais foram alimentados no tempo “zero” e, para o tratamento 3, tiveram acesso a abrigos (ver texto para detalhes). Em todos os tratamentos, os pontos indicam os valores médios a cada 2 horas.

Comparação da média da Tc entre os tratamentos: Foi calculado para cada tratamento a média das temperaturas dos indivíduos ao longo de todo experimento. A diferença entre as médias de temperatura corpórea foi significativa entre todos os tratamentos ($F=83,85$; g.l.=2; $N=2661$; $P<0,001$). Os animais alimentados sem a presença de abrigos apresentaram média de temperatura corpórea mais elevada ($27,7^{\circ}\text{C}$) do que os animais submetidos ao tratamento controle ($26,8^{\circ}\text{C}$) (Fig. 7). A média da temperatura corpórea dos animais alimentados com a disponibilização dos abrigos foi mais baixa que nos outros dois tratamentos ($25,3^{\circ}\text{C}$) (Fig. 7).

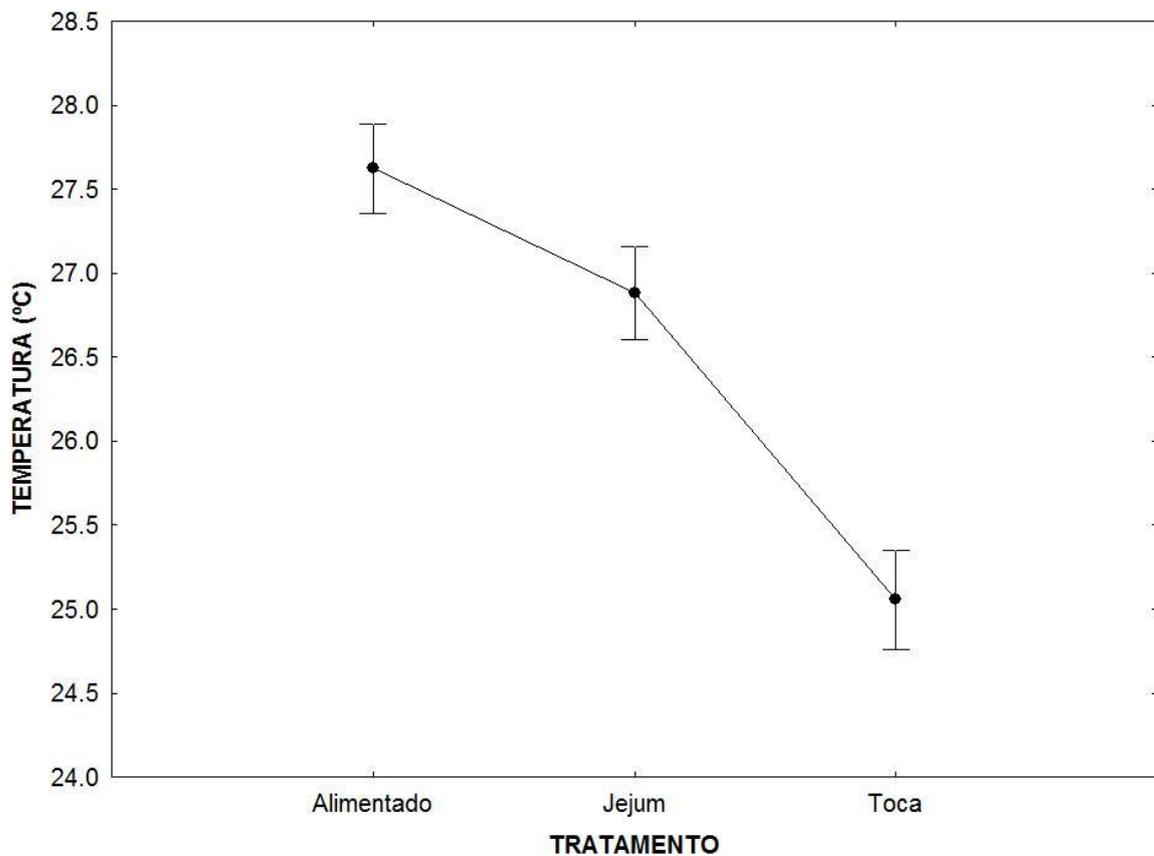


Fig. 7. Diferença nas variações temperaturas corpóreas de *C. d. terrificus* entre os tratamentos jejum, alimentado e toca (abrigo). Os pontos foram obtidos pela média da temperatura corpórea média de todos animais em cada tratamento.

Termofilia pós-prandial: Os animais do tratamento controle apresentaram picos diários de temperatura mais elevados, porém, o tempo de permanência em temperaturas mais baixas do gradiente foram mais longos em comparação ao tratamento dos animais alimentados sem a presença de abrigos, o que reduziu a Tc média desses animais (Fig. 8). Como consequência, os animais alimentados sem a presença de abrigos apresentaram Tc média significativamente maior que os animais controle ($F=21$; g.l.=1; $N=2014$; $P<0,001$) (Fig. 9). De fato, a

temperatura corpórea média dos animais submetidos ao tratamento controle foi $26,8 \pm 1,8^\circ\text{C}$, ao passo que os animais no Tratamento 2 (alimentado sem abrigo) a T_c média foi de $27,7 \pm 1,6^\circ\text{C}$ (Fig. 9).

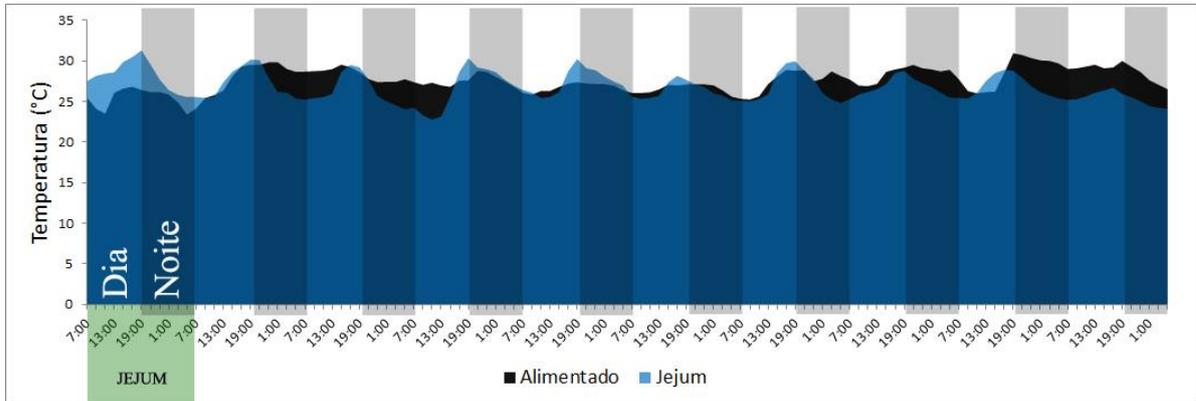


Fig. 8 - Média das variações de temperatura corpórea dos indivíduos do tratamento alimentado sem a presença de abrigos e dos indivíduos do tratamento controle (jejum).

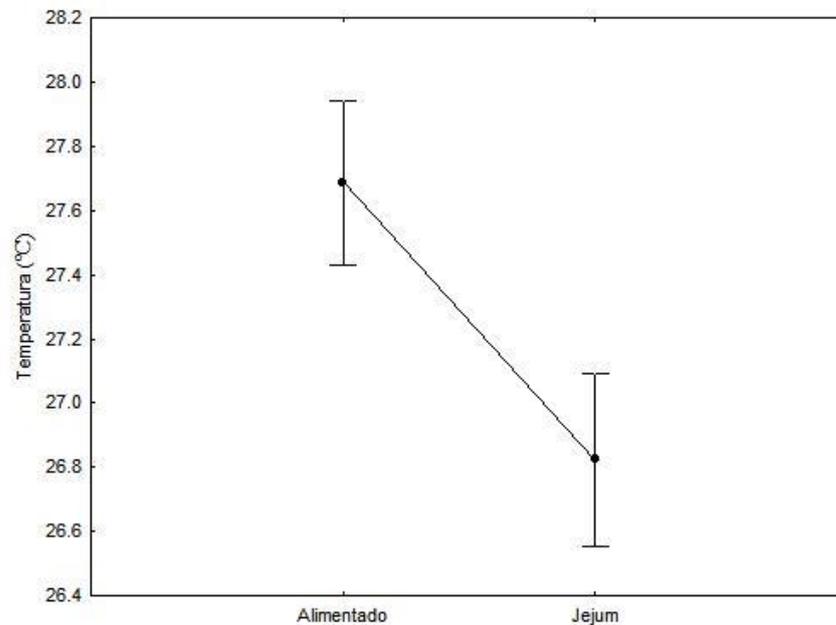


Fig. 9 - Diferença na temperatura corpórea (T_c) média de *C. d. terrificus* entre os tratamentos jejum e alimentado. Os pontos foram obtidos pela média da temperatura corpórea de todos os animais ao longo de toda a duração dos experimentos.

Tratamento com a disponibilização de abrigos: A Figura 10 ilustra as zonas (quadrantes) mais frequentadas pelas serpentes durante o período pós-prandial quando a temperatura constituiu a única variável estudada (i.e., Tratamento 2). Com base na definição destes quadrantes, os abrigos foram disponibilizados em todos os outros quadrantes (zonas definidas como aproximadamente $0,5\text{m}^2$ em área), excetuando-se obviamente os quadrantes previamente selecionados. Fica imediatamente aparente que, uma vez que os abrigos sejam disponibilizados, as serpentes passam a explorá-los significativamente ainda que em detrimento da obtenção de temperaturas corpóreas mais elevadas e propícias à digestão (Fig. 11). A T_c média geral dos animais submetidos ao tratamento sem a presença de tocas foi significativamente maior que a T_c dos animais submetidos ao tratamento com a presença de tocas ($F=209,57$; g.l.=1; $N=1062$; $P<0,001$), sendo que, a T_c média dos animais submetidos ao Tratamento 2 (alimentado sem abrigo) foi $27,7\pm 1,6^\circ\text{C}$, ao passo que os animais no Tratamento 3 (alimentado com abrigo) a T_c média foi de $25,6\pm 1,3^\circ\text{C}$ (Fig. 12).

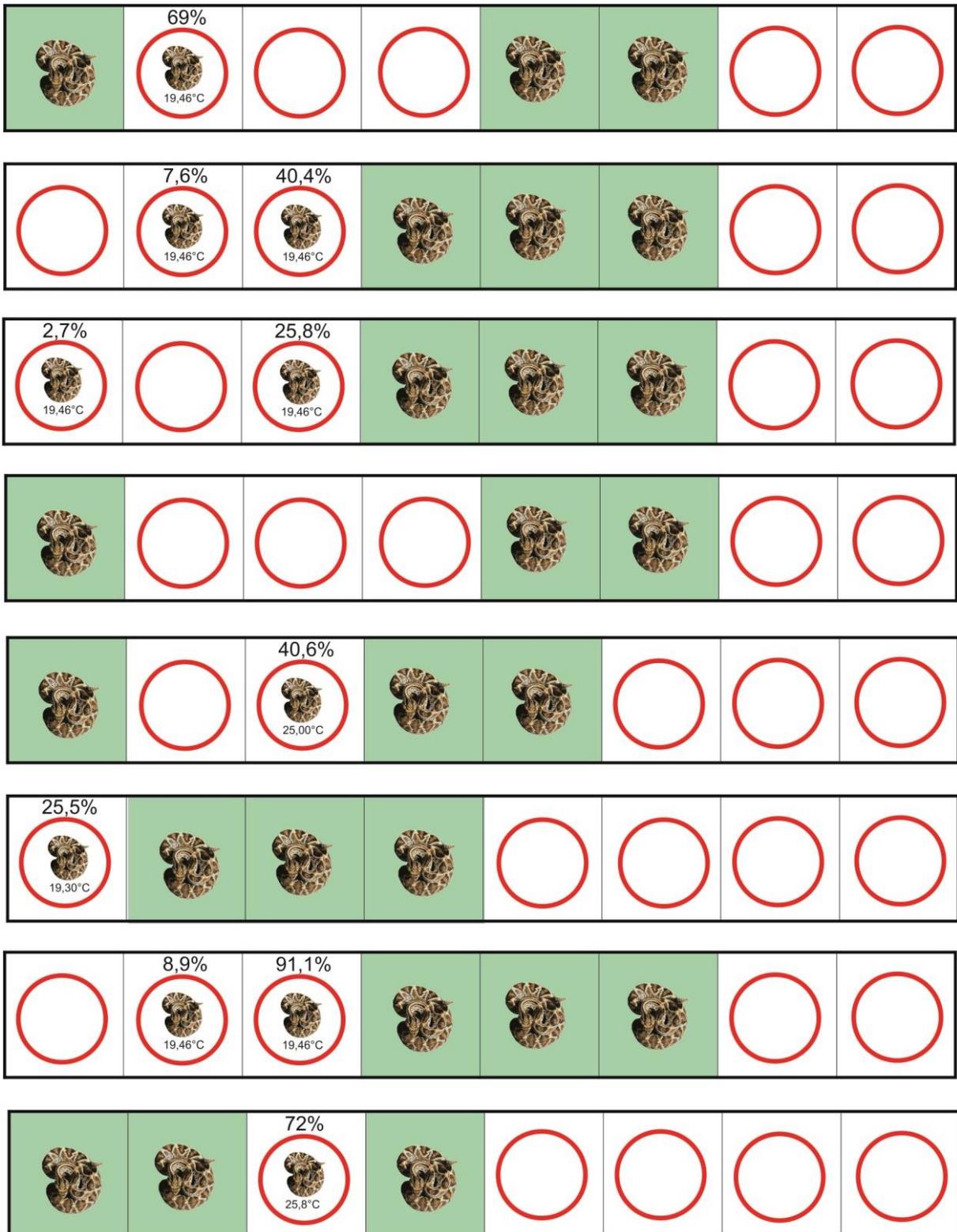


Fig. 10 - Posicionamento dos oito indivíduos em uma representação do gradiente térmico no tratamento 2 e 3. Cada arena, representa o posicionamento de cada um dos oito indivíduos. As figuras das serpentes isoladas (fundo verde) indicam os 3 quadrantes seleccionados durante o tratamento 2 (alimentado sem abrigos). Por exclusão, os círculos vermelhos indicam o posicionamento dos abrigos no tratamento 3 (alimentados com abrigos). Finalmente, as figuras das serpentes no interior dos círculos vermelhos indicam os abrigos frequentados e a porcentagem de ocorrência dentro deles nesse último tratamento.

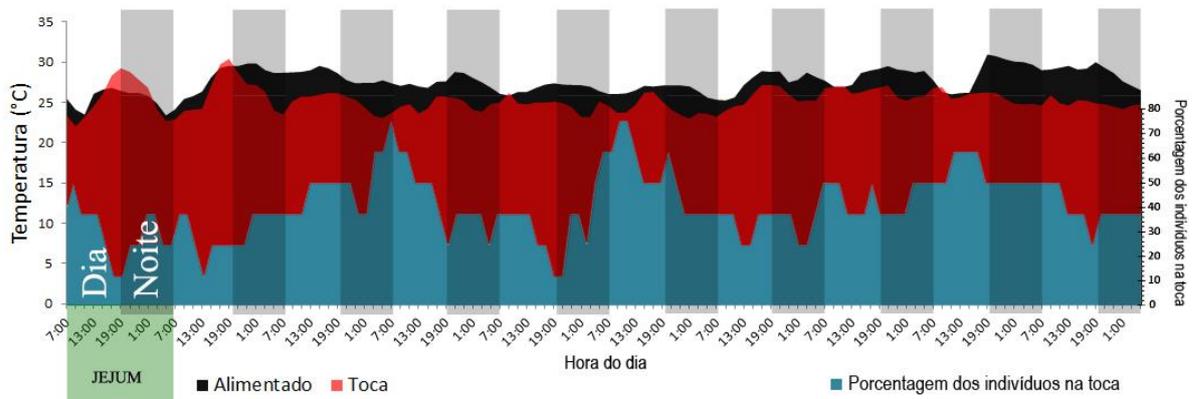


Fig. 11- -Porcentagem dos indivíduos que se abrigaram dentro de tocas (abrigos) e a média da temperatura corpórea dos indivíduos do tratamento alimentado sem a presença de tocas e dos indivíduos do tratamento alimentado com a presença de tocas. Os experimentos foram iniciados às 7h00am e durante as primeiras 24hs os animais permaneceram em jejum, sendo alimentados às 7h00am do dia seguinte.

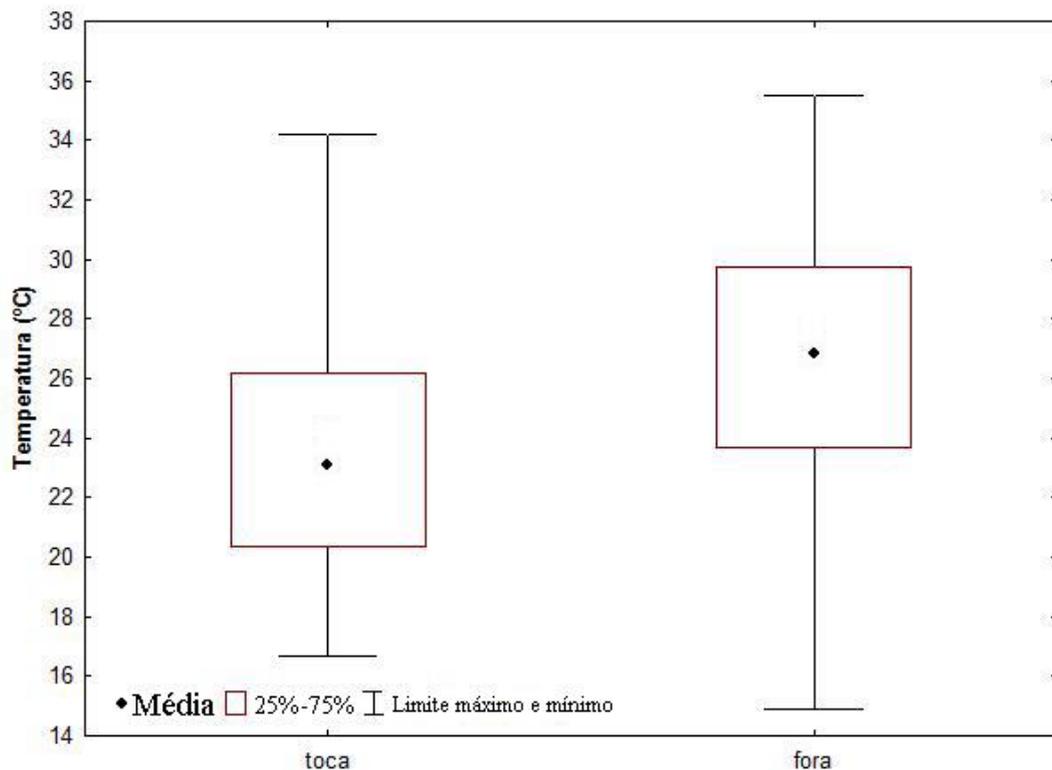


Fig. 12 - Média de temperatura corpórea de *C. d. terrificus* dentro e fora das tocas (abrigos) no tratamento 3.

Temperatura corpórea preferida (T_{pref}): a T_{pref} variou da seguinte forma: animais submetidos ao tratamento controle, de 24,6°C a 30,6°C; animais submetidos ao tratamento alimentado sem a presença de abrigos, de 24,5°C a 30,7°C; animais no tratamento alimentado com disponibilização de abrigos, de 21,6°C a 27,7°C (Fig. 13).

Retomando o fato de que a T_c preferida é definida por meio do cálculo dos quartis (25 e 75%) da distribuição das T_c 's selecionadas para cada indivíduo, podemos afirmar neste caso, que praticamente não houve diferenças na T_{pref} entre o tratamento controle e o tratamento 2 (alimentado sem abrigos) (Fig. 13 Jejum e Alimentado), ainda que algumas diferenças através da média da T_c dos indivíduos tenham sido encontradas (como citado no item 5.2).

A T_{pref} das serpentes submetidas ao tratamento 3 (alimentado com abrigos) foi menor que a T_{pref} das serpentes submetidas ao tratamento 2 (alimentado sem abrigos) (Fig. 13). Porém, calculando-se separadamente a T_{pref} para os períodos que os animais do tratamento 3 permaneciam no abrigo (20,4°C a 26,2°C) ou fora dele (23,7°C e 29,7°C) (Fig. 13, Entocados e Desentocados) fica evidente que a T_{pref} dos animais submetidos ao tratamento com a presença de abrigos apresentou valores gerais menores principalmente em virtude do seu uso.

A T_{pref} também variou ao longo dos experimentos dentro de um mesmo tratamento. Por exemplo, do primeiro ao quarto dia do tratamento controle, os animais geralmente frequentavam temperaturas entre aproximadamente 17°C e 35°C, permanecendo com maior frequência nas faixas de temperatura entre 25 °C e 30°C. A partir do quinto dia, os animais deixaram de frequentar os extremos mais frios e os extremos mais quentes em relação às temperaturas frequentadas nos primeiros dias, diminuindo, portanto, a amplitude de temperaturas selecionadas (Fig. 14).

No tratamento alimentado sem abrigo, os animais selecionaram principalmente a faixa de temperaturas entre 23°C e 33°C, durante os três primeiros dias pós-prandiais. No quinto e no sexto dia, os animais permaneceram mais ativos e frequentaram um número maior de zonas de temperaturas, variando entre 18°C e 36°C. Nos dias seguintes, observou-se uma tendência desses animais em migrar para regiões mais quentes (próximas a 30°C) em comparação às regiões selecionadas anteriormente (Fig.15).

No tratamento alimentado com a presença de abrigos, os animais permaneceram por longos períodos entocados especialmente a 26°C. Esporadicamente, esses animais saíam das tocas e aventuravam-se em regiões mais quentes, porém, por períodos mais curtos do que aqueles observados nos outros tratamentos. A partir do sétimo dia, esses animais passaram a abandonar as tocas com maior frequência e passaram a frequentar um número maior de zonas de temperaturas (Fig. 16).

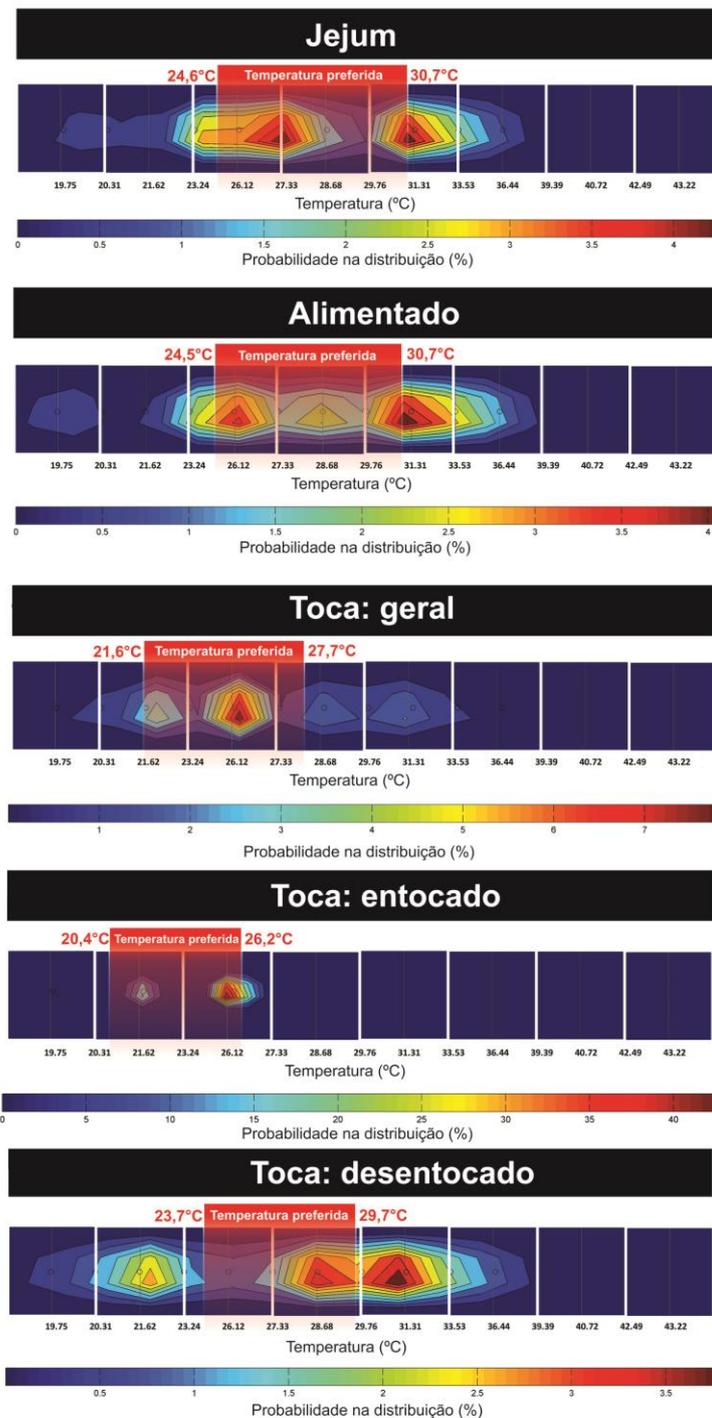


Fig. 13. - Índice de ocorrência dos animais dentro do gradiente térmico, como proposto por Worton (1989). A figura representa o gradiente térmico dividido em 15 zonas de temperatura, variando de 19,75^oC a 43,22^oC, que foram retiradas das médias das temperaturas do gradiente térmico obtidas no início de todos os experimentos. As áreas delimitadas pelas linhas correspondem, do centro para exterior, a diferenças na frequência de ocorrência das serpentes. A variação de cores indica a porcentagem de ocorrência dos indivíduos no gradiente. A faixa em vermelho localizada acima de cada figura representa a temperatura corpórea preferida dos animais para cada tratamento.

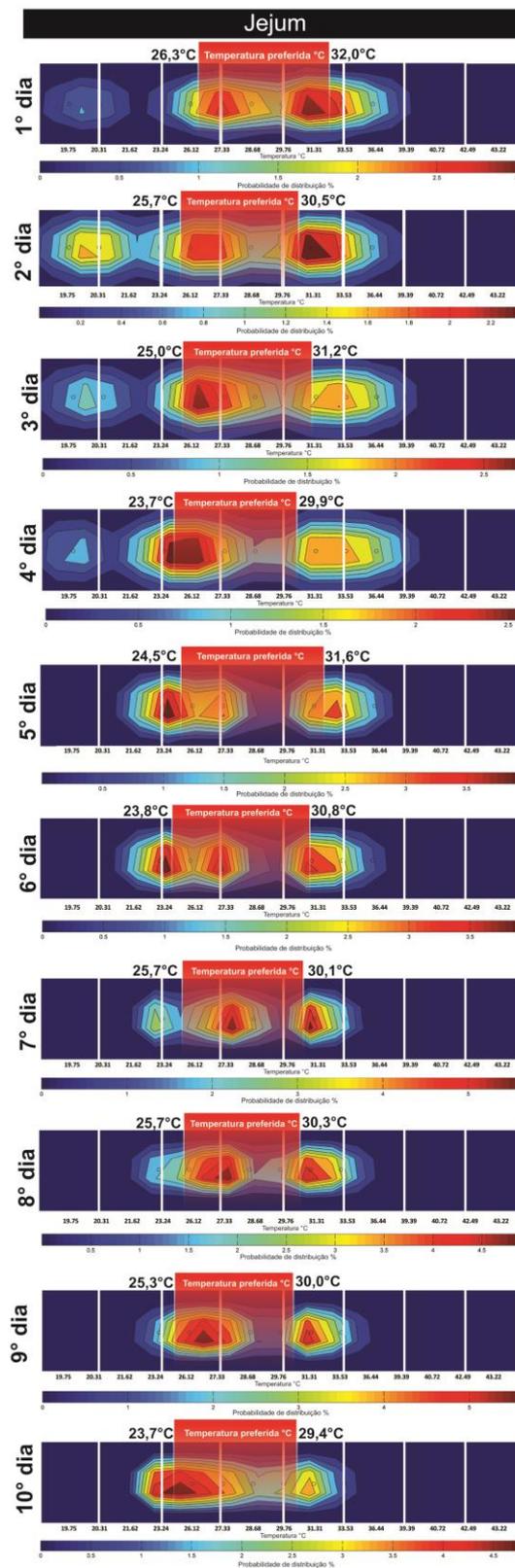


Fig. 14 - Índice de ocorrência dos animais dentro do gradiente térmico, como proposto por Worton (1989) dos dez dias do tratamento jejum. A faixa em vermelho localizada acima de cada figura representa a temperatura corpórea preferida.

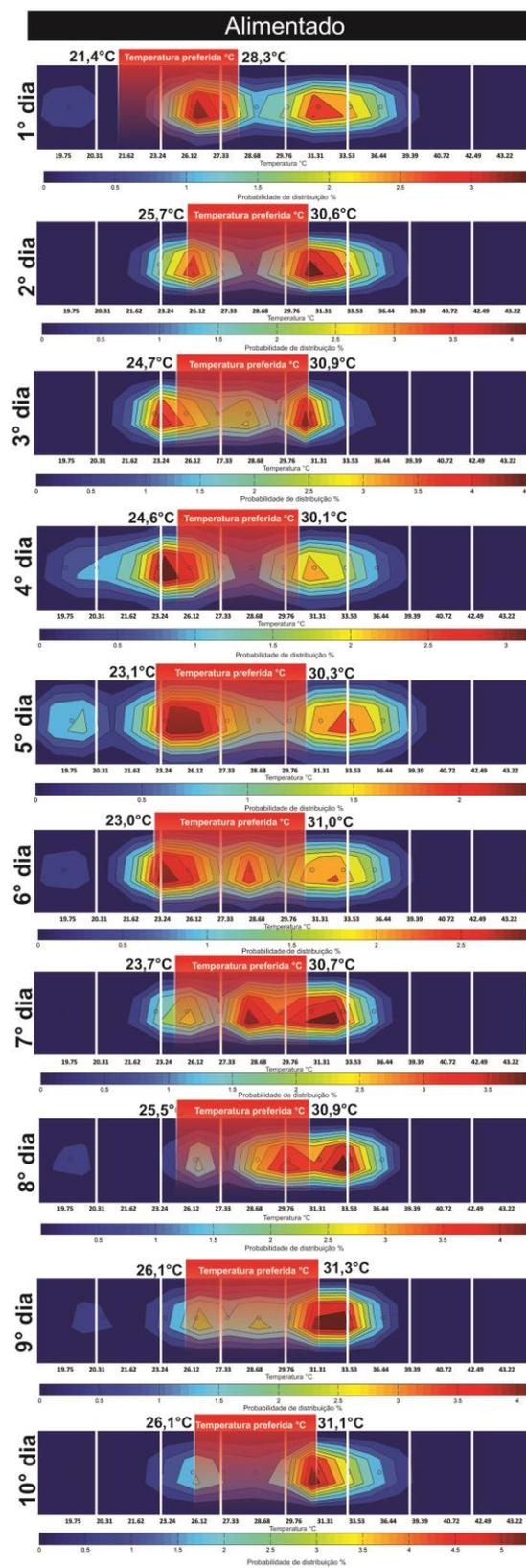


Fig. 15 - Índice de ocorrência dos animais dentro do gradiente térmico, como proposto por Worton (1989) dos dez dias do tratamento 2 (alimentado sem abrigo). A faixa em vermelho localizada acima de cada figura representa a temperatura corpórea preferida.

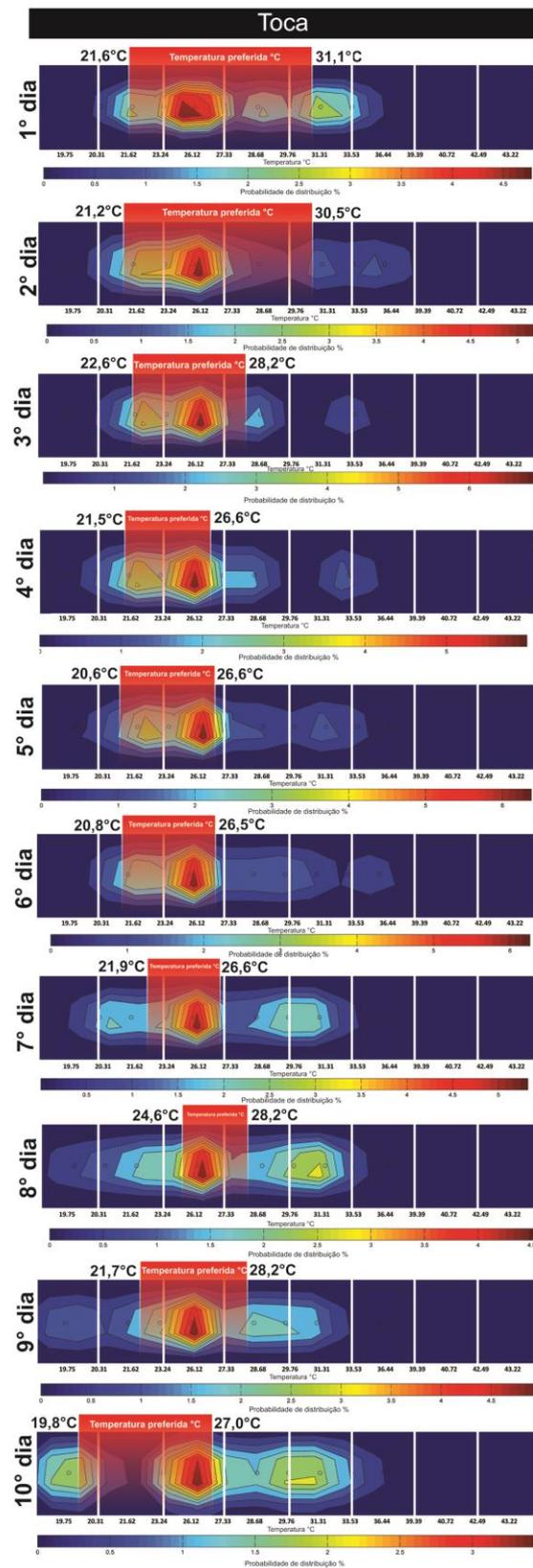


Fig. 16 - Índice de ocorrência dos animais dentro do gradiente térmico, como proposto por Worton (1989) dos dez dias do tratamento 3 (alimentado com abrigo). A faixa em vermelho localizada acima de cada figura representa a temperatura corpórea preferida.

Tratamento x tempo x fotoperíodo: A preferência térmica diária dos indivíduos diferiu significativamente ao longo da duração dos experimentos ($F=2$; g.l.=18; $N=2661$; $P<0,001$), para todos os tratamentos. As temperaturas corpóreas mínima e máxima diárias dos tratamentos controle, alimentado sem toca e alimentado com toca foram respectivamente $25,6^{\circ}\text{C}$ e $28,5^{\circ}\text{C}$, $25,4^{\circ}\text{C}$ e $28,4^{\circ}\text{C}$ e $24,2^{\circ}\text{C}$ e $25,9^{\circ}\text{C}$ (Fig. 17).

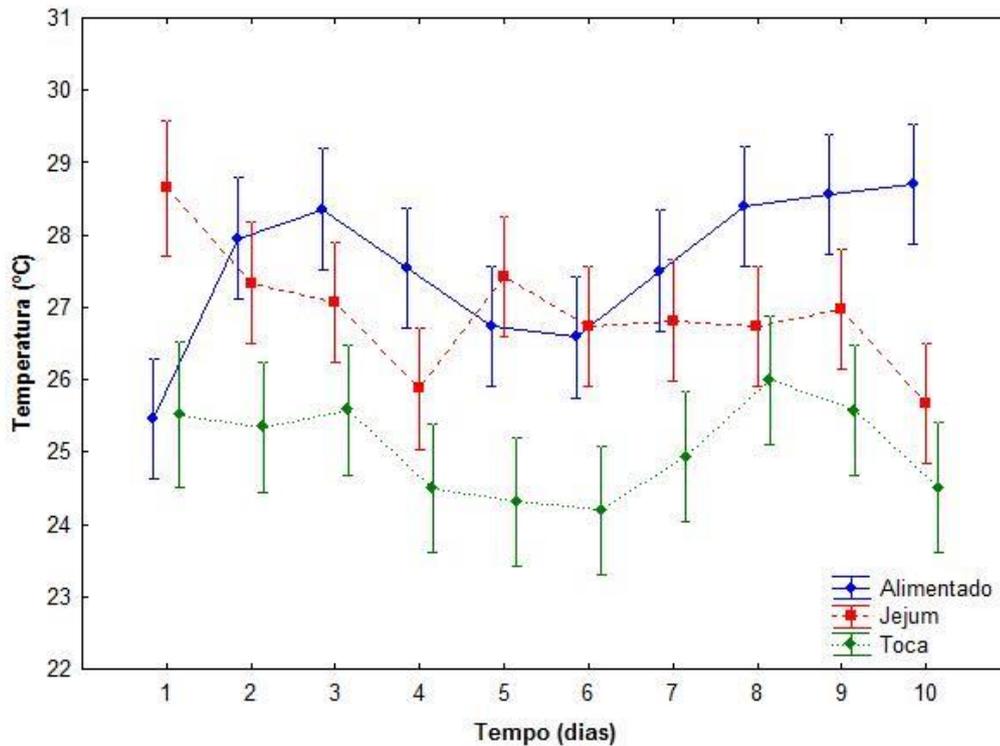


Fig. 17 – Diferenças entre as médias das temperaturas corpóreas diárias dos indivíduos nos três tratamentos ao longo dos dez dias de experimento.

Refinando a análise dia-a-dia comentada acima, nós analisamos a possibilidade da T_c diária ser afetada pelo fotoperíodo, ou seja, se a T_c de cada dia variou significativamente entre os períodos noturno e diurno. Para comparações entre cada tratamento experimental, os animais apresentaram diferenças entre a T_c média obtida durante o dia e a noite ($F=5,2$; g.l.=2; $N=293$, $P<0,01$, Fig. 18), sendo que dentro de cada tratamento não foi observado diferença significativa.

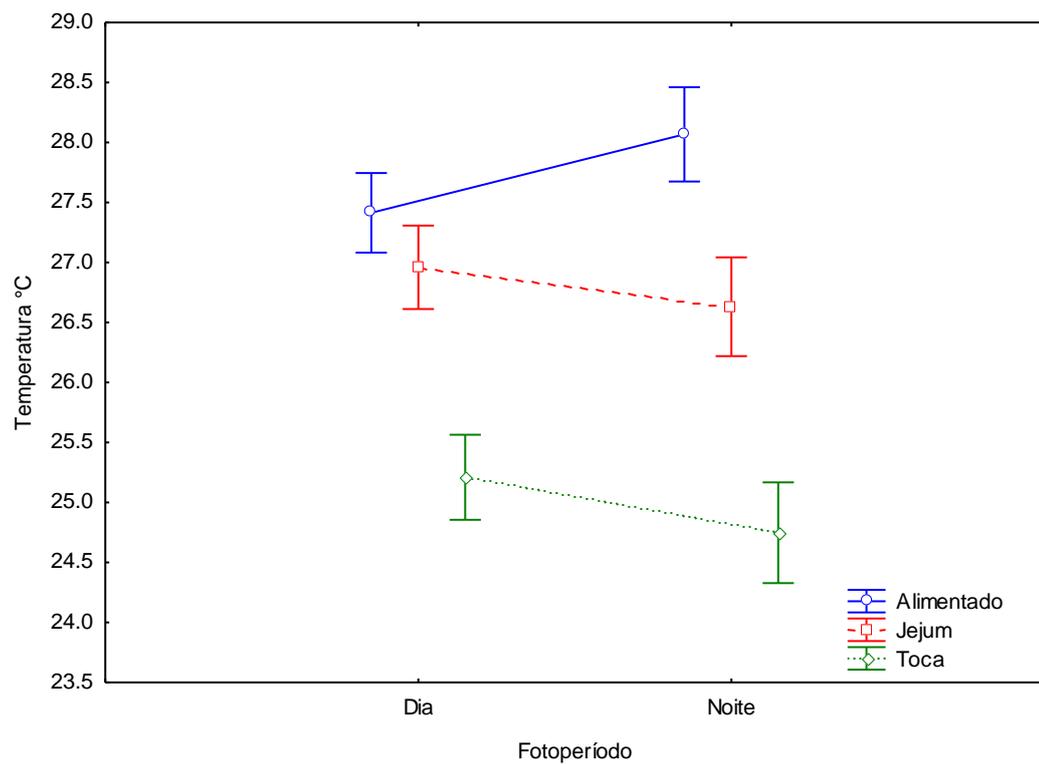


Fig. 18 - Diferenças no fotoperíodo da temperatura corpórea dos indivíduos nos três tratamentos.

No entanto, no decorrer dos dez dias de cada um dos três tratamentos, foi observado elevações na Tc próximo ao início do período noturno (17:00 hs) ($F=13,9$; g.l.=11; $N=2904$, $P<0,0001$) (Fig. 19).

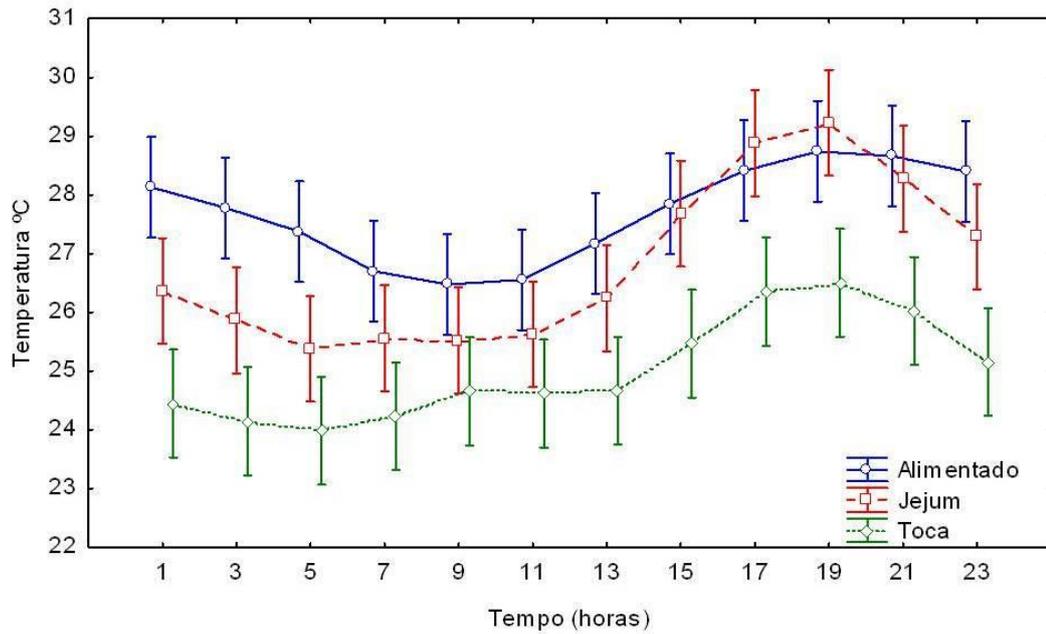


Fig. 19 – Médias horárias das temperaturas corpóreas dos indivíduos em cada um dos três tratamentos.

Mais detalhadamente, os dados apresentados na Tabela 1 permitem observar os valores médios da Tc mínima e máxima nos dois períodos diários dos 3 tratamentos ao longo dos dez dias de experimento. No tratamento controle, a média das temperaturas mínimas e máximas no período diurno foram, respectivamente, de $24,8 \pm 4^{\circ}\text{C}$ e $30 \pm 3,25^{\circ}\text{C}$, e não diferiram significativamente (min: $F=0,353$; g.l.=1; $N=158$; $P=0,553$). Já para o período noturno, as médias das Tc's mínimas e máximas foram de $25,2 \pm 3,77^{\circ}\text{C}$ e $28,5 \pm 3,34^{\circ}\text{C}$, respectivamente, apresentando diferença significativa (max: $F=6,88$; g.l.=1; $N=158$; $P<0,01$). No tratamento dos animais alimentados sem a presença de abrigos, a média das temperaturas mínimas e máximas no período diurno foram, respectivamente de $25,3 \pm 3,7^{\circ}\text{C}$ e $29,85 \pm 3,5^{\circ}\text{C}$, ao passo que no período noturno foram de $26,6 \pm 3,5^{\circ}\text{C}$ e $29 \pm 3,7^{\circ}\text{C}$, respectivamente, não havendo diferenças entre os períodos (min: $F=3,7$; g.l.=1; $N=158$; $P=0,056$; max: $F=1,24$; g.l.=1; $N=158$; $P=0,267$). No tratamento dos animais alimentados com a presença de abrigos, não houve diferença entre os períodos diurno e noturno em relação as temperaturas mínimas, que

variaram de $22,9 \pm 3^{\circ}\text{C}$ e $23,3 \pm 3^{\circ}\text{C}$, respectivamente ($F=0,68$; g.l.=1; $N=158$; $P=0,410$). No entanto, as temperaturas médias máximas para os períodos diurno e noturno, $28,8 \pm 3,7^{\circ}\text{C}$ e $27,2 \pm 4,3^{\circ}\text{C}$, respectivamente, foram significativamente diferentes ($F=5,781$; g.l.=1; $N=158$; $P=0,0174$).

		Jejum - dia		Jejum - noite	
		Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)		Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	
		T $^{\circ}$ mínima	T $^{\circ}$ máxima	T $^{\circ}$ mínima	T $^{\circ}$ máxima
Tempo (dias)	1	27.31 \pm 2.37	31.88 \pm 3.25	25.41 \pm 3.85	29.75 \pm 2.68
	2	25.04 \pm 3.57	30.51 \pm 2.57	25.24 \pm 4.01	30.33 \pm 2.48
	3	23.48 \pm 4.61	30.54 \pm 3.54	23.93 \pm 4.90	27.75 \pm 3.39
	4	22.53 \pm 4.67	30.54 \pm 2.82	26.49 \pm 3.26	30.04 \pm 2.89
	5	24.89 \pm 4.62	30.84 \pm 3.13	26.92 \pm 3.05	29.32 \pm 3.49
	6	25.20 \pm 4.16	28.62 \pm 4.37	24.90 \pm 3.94	27.26 \pm 4.95
	7	24.83 \pm 4.06	30.41 \pm 2.50	24.71 \pm 3.56	28.86 \pm 2.76
	8	25.17 \pm 4.17	29.36 \pm 3.48	25.32 \pm 3.74	27.91 \pm 4.10
	9	24.89 \pm 3.86	30.16 \pm 2.95	25.20 \pm 3.74	28.34 \pm 2.70
	10	24.84 \pm 3.84	27.37 \pm 3.92	23.91 \pm 3.66	25.65 \pm 3.93
média		24.82 \pm 3.99	30.02 \pm 3.25	25.20 \pm 3.77	28.52 \pm 3.34

		Alimentado - dia		Alimentado - noite	
		Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)		Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	
		T $^{\circ}$ mínima	T $^{\circ}$ máxima	T $^{\circ}$ mínima	T $^{\circ}$ máxima
Tempo (dias)	1	22.59 \pm 3.96	28.55 \pm 4.19	23.26 \pm 3.93	26.40 \pm 4.68
	2	24.10 \pm 3.56	29.67 \pm 3.26	28.07 \pm 2.79	30.81 \pm 3.19
	3	27.42 \pm 2.93	30.85 \pm 3.43	26.21 \pm 3.12	29.17 \pm 3.55
	4	26.03 \pm 3.05	29.00 \pm 2.80	26.45 \pm 2.91	29.34 \pm 3.01
	5	24.81 \pm 3.83	29.19 \pm 4.40	25.56 \pm 4.18	28.14 \pm 4.96
	6	24.94 \pm 4.64	28.60 \pm 5.02	25.55 \pm 4.57	27.35 \pm 4.98
	7	24.35 \pm 4.18	30.05 \pm 3.60	26.16 \pm 4.29	30.28 \pm 3.36
	8	26.32 \pm 3.27	30.24 \pm 2.97	28.36 \pm 2.63	29.83 \pm 2.70
	9	25.04 \pm 4.31	31.06 \pm 2.76	29.59 \pm 2.60	30.77 \pm 2.69
	10	27.82 \pm 2.82	31.29 \pm 2.51	26.41 \pm 4.36	29.52 \pm 3.74
média		25.34 \pm 3.66	29.85 \pm 3.49	26.56 \pm 3.54	29.16 \pm 3.69

		Toca - dia		Toca - noite	
		Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)		Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	
		T $^{\circ}$ mínima	T $^{\circ}$ máxima	T $^{\circ}$ mínima	T $^{\circ}$ máxima
Tempo (dias)	1	21.92 \pm 2.92	29.36 \pm 4.69	22.55 \pm 2.42	28.90 \pm 4.49
	2	22.60 \pm 3.61	30.83 \pm 3.35	22.86 \pm 4.38	29.35 \pm 4.19
	3	21.28 \pm 2.42	29.17 \pm 3.75	22.48 \pm 1.29	26.21 \pm 4.42
	4	22.30 \pm 2.31	28.15 \pm 4.27	23.38 \pm 2.44	26.89 \pm 4.87
	5	22.82 \pm 4.48	28.15 \pm 4.15	22.42 \pm 4.25	27.50 \pm 3.88
	6	22.45 \pm 2.53	28.32 \pm 3.03	22.74 \pm 2.38	24.83 \pm 3.67
	7	22.92 \pm 2.17	28.55 \pm 3.51	24.31 \pm 3.17	27.94 \pm 4.65
	8	24.70 \pm 2.58	28.94 \pm 3.55	24.80 \pm 3.15	27.18 \pm 3.90
	9	24.36 \pm 3.43	29.00 \pm 3.43	24.03 \pm 3.47	26.94 \pm 5.11
	10	23.63 \pm 3.27	27.31 \pm 3.17	23.67 \pm 3.71	25.97 \pm 4.27
média		22.90 \pm 2.97	28.78 \pm 3.69	23.33 \pm 3.07	27.17 \pm 4.34

Tabela 1. - Média (\pm erro padrão) da temperatura corpórea máxima e mínima ($^{\circ}\text{C}$) de *C. d. terrificus* nos 3 tratamentos experimentais, ao longo dos dez dias de experimento analisada separadamente para o período diurno e noturno.

DISCUSSÃO

Embora em todos os tratamentos nós tenhamos encontrado algum grau de variação individual no comportamento termorregulatório das serpentes, certos padrões característicos puderam ser identificados com segurança. Uma resposta bastante consistente, comum a todos os tratamentos, foi o padrão de variação circadiana da temperatura corpórea. No geral, Tc's mais elevadas foram mantidas durante o final de tarde e início da noite, entre 17:00 e 21:00 horas, o que corrobora com a noção largamente aceita de que *C. d. terrificus* assim como outras Crotalinae (SAZIMA, 1992, MARTINS & OLIVEIRA, 1999; OLIVEIRA & MARTINS, 2002) possui hábitos crepuscular vespertino e noturno (e.g., VANZOLINI *et al.*, 1980; SAZIMA & HADDAD, 1992). Interessantemente, Tozetti & Martins (2008) encontraram que a temperatura corpórea de *C. d. terrificus* na natureza é consideravelmente mais baixa no período noturno (em torno de 16°C) comparado com o diurno (em torno de 24°C). No entanto, esta diferença está sobretudo relacionada à limitação na disponibilidade de micro-habitats pois, em termos de seleção destes micro-habitats, *C. d. terrificus* selecionou substratos com temperaturas mais elevadas (dentre aqueles disponíveis no ambiente) durante o período noturno, mas não durante o período diurno (TOZETTI & MARTINS, 2008). Estas observações concordam com os nossos resultados e demonstram que, quando a disponibilidade de nichos térmicos não constitui um fator limitante, *C. d. terrificus* exibe uma clara seleção por temperaturas mais elevadas no início da noite. Desta forma, apesar da inexistência de trabalhos que atestem de forma quantitativa o padrão de atividade diário para esta espécie, os dados de termorregulação atualmente disponíveis, tanto na natureza (TOZETTI & MARTINS, 2008) quanto em laboratório (presente estudo), parecem indicar *C. d. terrificus* como uma espécie predominantemente ativa durante o período crepuscular vespertino e no início da noite. Neste período, as presas mais comumente encontradas na dieta

de *C. d. terrificus* (SANT'ANNA & ABE, 2007) encontram-se também em atividade (EMMONS, 1997), o que permitiria melhores oportunidades de forrageio. Finalmente, considerando que a performance de organismos ectotérmicos, no geral, é fortemente influenciada pela temperatura (e.g., WITHERS, 1992; LILLYWHITE, 1997), incluindo o bote em serpentes (GREENWALD, 1974; KARDONG & SMITH, 2002; VINCENT & MORI, 2008), a manutenção da T_c em patamares mais elevados pode ser importante para garantir uma performance adequada de *C. d. terrificus* durante uma eventual captura de presas.

A alimentação e a presença de abrigos afetaram a termorregulação de *C. d. terrificus* de maneira significativa e complexa. Em termos muito gerais, simplesmente agrupando todos os nossos dados em uma única “grande” média para todo o período pós-prandial, encontramos que a T_c dos animais variou da seguinte forma: alimentados sem abrigo > animais em jejum > alimentados com abrigo. Essa análise, muito pouco informativa, nos permite duas inferências gerais: 1 – de que *C. d. terrificus*, a exemplo de outras serpentes (REGAL, 1966; GREENWALD & KANTER, 1979; SLIP & SHINE, 1988a, b; JAEGER & GABOR, 1993; SIEVERT & ANDREADIS, 1999), exibe uma resposta termofílica pós-prandial e; 2 – que as serpentes sacrificam esta resposta comportamental em favor da utilização de abrigos, quando facultada esta possibilidade. Embora, tais inferências tenham implicações diversas, abordadas mais a frente, o exame destas médias é, de fato, pouco informativo. Assim, a seguir iremos nos utilizar das análises posteriores para tentar entender as nuances de como esta diferença média geral foi produzida.

Em primeiro lugar, as diferenças de temperatura entre o tratamento alimentado sem abrigo e jejum não foram homogêneas ao longo de todo o período experimental (Fig. 17). De fato, a T_c das serpentes alimentadas foi superior àquelas registradas para o grupo controle nos dias 2, 3, 4, 7, 8, 9 e 10 pós-alimentação. Talvez ainda mais relevante tenha sido o padrão de

variação da T_c ao longo dos dias de experimento, enquanto a T_c do grupo controle apresentou uma queda significativa nos 4 primeiros dias de experimento estabilizando-se daí para frente, a T_c das serpentes alimentadas apresentou uma elevação substancial durante os 3 primeiros dias, com leve queda do 3º ao 6º dia e nova elevação do 6º dia até o final do experimento. Essa manutenção de temperaturas mais elevada pelas serpentes alimentadas durante os dias iniciais pós-alimentação talvez propicie uma otimização do processo digestivo nesta fase. De fato, uma série de processos catabólicos e anabólicos, acelerados pela temperatura (SKOCZYLAS, 1970; GREENWALD & KANTER, 1979; NAULLEAU, 1983), encontram-se em pico de atividade nos dias iniciais da digestão (SECOR, 2003; 2009), o que também resulta nas mais altas taxas metabólicas registradas durante o período pós-prandial (ANDRADE *et al.*, 1997; SECOR, 2008) e, por consequência, maior produção de calor (TATTERSALL *et al.*, 2004, discussão retomada mais à frente). A queda da T_c das serpentes alimentadas no período médio pós-alimentação é relativamente difícil de interpretar e talvez reflita a diminuição dos benefícios termorregulatórios combinada com um aumento na exibição de comportamentos exploratórios. Nos dias finais do experimento, ocorreu novo aumento da T_c das serpentes alimentadas. E, novamente, apesar de especulativo, é possível que isto reflita uma nova mudança no compromisso entre os benefícios termorregulatórios e a exploração do gradiente. Este período final da digestão coincide com um aumento marcante nas taxas de proliferação celular do trato gastrointestinal (STARCK & BEESE, 2001; 2002) e, possivelmente, este processo envolva alterações do comportamento termorregulatório.

Naqueles dias em que a T_c das serpentes alimentadas sem abrigo foram mais elevadas do que as serpentes em jejum, esta diferença deveu-se, sobretudo, a manutenção de temperaturas mínimas mais elevadas pelas serpentes alimentadas (ver Fig. 8 e 19). Ou seja, o ciclo circadiano de variação da T_c ficou menos marcado para as serpentes alimentadas pois elas mantiveram T_c 's mais elevadas entre 05:00 e 13:00 horas, período no qual serpentes em

jejum tipicamente exibem temperaturas mais frias. Por outro lado, não houveram diferenças significativas nas T_c 's mais altas atingidas durante o ciclo circadiano. Portanto, a resposta termofílica das serpentes alimentadas sem abrigo pode ser caracterizada pela elevação das T_c 's mínimas, sem alteração das T_c 's máximas, ao longo do ciclo circadiano. O que resultou, portanto, em uma diminuição da amplitude diária de variação da T_c das serpentes alimentadas como também encontrado *Morelia spilota spilota* (SLIP & SHINE, 1988).

Em *C. d. terrificus*, o aumento da T_c no período pós-prandial aqui reportado deve englobar tanto uma resposta termorregulatória comportamental por meio da escolha ativa de diferentes áreas ao longo do gradiente, como a produção de calor metabólico associado ao incremento metabólico pós-prandial (ADE). De fato, a termogênese pós-prandial pode causar aumento significativo da T_c de *C. d. terrificus* (TATTERSALL *et al.*, 2004), bem como de outras espécies de serpentes (BENEDICT, 1932; VAN MIEROP & BARNARD, 1976; MARCELLINI & PETERS, 1982). O incremento da T_c devido a termogênese em *C. d. terrificus* reportado por Tattersall *et al.* (2004) atingiu o valor máximo de 1,2°C entre o primeiro e segundo dia após a alimentação, decaindo rapidamente daí em diante. Assim, uma afirmação possível baseada na sobreposição dos nossos resultados com àqueles reportados por Tattersall *et al.* (2004) é de que a contribuição da termogênese para a resposta termofílica pós-prandial global de *C. d. terrificus* é certamente mais importante nos dias iniciais da digestão e que, mesmo neste período, sua contribuição provavelmente não excede a marca de 50%. Finalmente, a contribuição da termogênese pode ser ainda um outro fator contribuinte para o incremento mais marcante da T_c das serpentes alimentadas sem abrigo nos dias iniciais da digestão, como mencionado anteriormente.

A disponibilidade de abrigos alterou significativamente o comportamento termorregulatório de *C. d. terrificus*, resultando em uma diminuição da T_c média das serpentes em comparação com aquelas alimentadas sem abrigo ou mesmo em jejum. Esta

diminuição da T_c foi claramente provocada pela utilização dos abrigos pelas serpentes, ainda que estes estivessem localizados fora da zona térmica preferencial das serpentes (ver Fig. 11). De fato, em qualquer momento do período pós-prandial, aproximadamente 30 a 40% das serpentes permaneceram dentro dos abrigos. Assim, nossos dados revelam de maneira inequívoca a existência de um compromisso (*trade-off*) importante entre comportamento termorregulatório e benefícios associados (discutidos acima) e a utilização de abrigos. Sendo este último aspecto interpretado, no presente contexto, como uma resposta dedicada à diminuição de riscos potenciais associados a um maior grau de exposição. A utilização dos abrigos implicou tanto na natural redução das T_c 's das serpentes enquanto nos abrigos, como em menores valores quando fora dos abrigos. Isso possivelmente reflete uma limitação temporal em atingir e manter níveis de T_c mais elevados partindo de uma condição mais fria (abrigo). O que, também, resultou em um aumento considerável na amplitude de variação da T_c ao longo do dia (ver Tabela 1).

Interessantemente, embora houvessem abrigos em regiões com temperaturas acima das temperaturas preferencialmente selecionadas pelas serpentes alimentadas, a escolha dos abrigos sempre recaiu sobre aqueles localizados em zonas mais frias. Desta forma, um incremento da temperatura acima dos níveis mais adequados à digestão possivelmente cause efeitos mais drásticos do que um decréscimo de igual magnitude. Uma outra observação neste mesmo sentido diz respeito a variação individual no uso do gradiente, enquanto alguns indivíduos ocasionalmente exploraram áreas bastante frias do gradiente, as áreas mais quentes do gradiente nunca foram utilizadas por períodos consideráveis. Estes resultados parecem estar de acordo com o padrão geral das curvas relacionando desempenho e T_c para ectotérmicos. Nestes casos, o intervalo de temperaturas para que determinada atividade ocorra em patamares ótimos encontra-se contido dentro de um intervalo mais amplo delimitado pela temperatura crítica mínima e máxima (T_{cmin} e T_{cmax} , respectivamente). Ocorre, porém, que

a temperatura superior do intervalo ótimo geralmente encontra-se bem mais próximo da T_{cmax} , do que o limite inferior deste mesmo intervalo ótimo encontra-se da T_{cmin} (ver ANGILLETA *et al.*, 2002). Desta forma, em uma mudança de compromissos ecológicos que possam conduzir tanto ao aumento como ao decréscimo da T_c sem que haja nenhuma vantagem inerente associada à mudança em um sentido ou no outro, os animais certamente experimentam uma margem mais dilatada para acomodar estas mudanças no sentido da redução da T_c . No entanto, não possuímos no momento informações sobre temperaturas críticas para *C. d. terrificus* e, portanto, esta possibilidade carece de confirmação experimental.

Serpentes alimentadas, na natureza, de fato podem se tornar menos ativas e mais reclusivas (WEBB & WHITING, 2005). Por outro lado, algumas serpentes passam a explorar áreas mais expostas após a alimentação justamente para promover uma resposta termofílica (BLOUIN-DEMERS & WEATHERHEAD, 2001a). Assim, na natureza, onde uma interação complexa de diversas variáveis bióticas e abióticas e compromissos entre diferentes funções ecologicamente relevantes confluem na determinação da T_c , é natural que uma maior variabilidade na ocorrência, magnitude e natureza da resposta termofílica pós-prandial seja encontrada. Ao passo que em condições experimentais, como nos estudos realizados em gradiente, nos quais a temperatura é a única variável considerada, a ocorrência de uma resposta termofílica pós-prandial seja frequentemente encontrada. No entanto, até onde pudemos verificar, nosso estudo parece ser o único a demonstrar de maneira formal que serpentes sacrificam parte do benefício térmico em favor da diminuição dos riscos potenciais. Sabidamente, serpentes alimentadas apresentam uma diminuição da capacidade de locomoção (GARLAND & ARNOLD, 1983; FORD & SHUTTLESWORTH, 1986) e possivelmente defesa (PAULY & BERNARD, 2002), de maneira que a utilização de abrigos durante o período pós-alimentar pode representar uma resposta antipredatória ecologicamente bastante

relevante. Por outro lado, a utilização dos abrigos pode afetar de maneira detrimental a termorregulação e a velocidade da digestão, embora não afete a energética do processo (ver TOLEDO *et al.*, 2003; ANDRADE *et al.*, 2005).

A resultante, oriunda da acomodação destes dois aspectos em *C. d. terrificus* foi traduzida em: (i) na diminuição da T_c e; (ii) no aumento da amplitude de variação. Ou seja, ainda que as serpentes claramente comprometam parte de sua resposta termorregulatória em favor do uso dos abrigos, em determinados períodos, elas abandonam os abrigos para buscar áreas com temperaturas mais propícias à digestão. Os efeitos da alternância diária de temperaturas, termoperíodo, sobre a resposta metabólica pós-prandial em outra espécie de serpente crotalina, *Bothrops alternatus*, foram recentemente estudados por Gavira (2011). Estes autores encontraram que ciclos circadianos de variação da T_c não afetam a energética da digestão, embora incorra em um prolongamento do processo, de forma que o custo fisiológico de um aumento da amplitude de variação diária da T_c durante a digestão pode ser considerado relativamente baixo. Nesse sentido, o resultado da ocorrência de um possível *trade-off* entre elevação/diminuição da T_c , poderia ser o aumento da amplitude de variação diária da T_c , como de fato detectado no presente estudo. Finalmente, nossos resultados reforçam a noção destacada por Gavira (2011) de que a capacidade de uma serpente em proceder com a digestão de maneira adequada, à despeito da intercorrência de períodos com temperatura relativamente baixas, constitui um aspecto de grande relevância ecológica.

Análises sobre preferência térmica (ver HUEY, 1982) podem ou não gerar resultados congruentes com outras análises mais tradicionais, como àquelas cujos resultados pautaram esta discussão até o momento. No caso específico do presente trabalho, esta congruência parece de fato existir e todos os pontos destacados anteriormente são corroborados pelos resultados oriundos das análises sobre a temperatura corpórea preferida (T_{pref}). Por exemplo, a diminuição da T_c das serpentes alimentadas com abrigos é claramente identificada pela

alteração das T_{pref} 's. Mais que isso, analisando estes dados separadamente para os períodos em que as serpentes estavam dentro ou fora dos abrigos, fica imediatamente aparente que a diminuição da T_{pref} neste tratamento como um todo deveu-se primordialmente à diminuição das temperaturas selecionadas durante o período gasto nos abrigos (ver Fig 13).

Por outro lado, considerando-se a faixa de preferência no intervalo de 25 a 75%, nós encontramos que uma mesma T_{pref} foi mantida para as serpentes em jejum ou alimentadas sem abrigo. Ou mesmo para as serpentes alimentadas com abrigo, se considerarmos o intervalo de T_{pref} apenas para o período no qual os animais estão fora dos abrigos. Portanto, ainda que diferenças absolutas na T_c tenham sido identificadas entre serpentes alimentadas e em jejum, estas diferenças não implicaram em uma mudança da T_{pref} . Assim, a amplitude de variação da T_c em *C. d. terrificus* pode ser considerada dilatada o suficiente para acomodar diferenças em outros parâmetros da T_c sem que isto seja refletido em alterações do intervalo T_{pref} (ver discussão em ANGILLETA *et al.*, 2002). Em outras palavras, *C. d. terrificus* pode ser considerada como uma serpente generalista termal, conclusão semelhante àquela alcançada por Tozetti & Martins (2008) ao analisar diferenças sazonais na regulação da temperatura corpórea desta mesma espécie na natureza.

Em suma, nossos resultados permitem concluir que *C. d. terrificus* apresenta um ciclo circadiano de variação da T_c mesmo em condições com custo zero de termorregulação. Temperaturas mais elevadas são registradas no final da tarde e início da noite, possível horário de atividade desta espécie. Esta variação circadiana não foi afetada pela alimentação ou disponibilidade de abrigo. A alimentação causou um aumento da T_c média de *C. d. terrificus* e este aumento foi primordialmente devido a um incremento das T_c 's mínimas nos dias iniciais e finais da digestão. Esta resposta não foi acompanhada por mudanças na preferência térmica. Com a disponibilização de abrigos, o comportamento termorregulatório de *C. d. terrificus* foi consideravelmente alterado levando à uma diminuição das T_c 's e um

aumento da amplitude de variação diária. No entanto, considerada apenas a porção de tempo dispendida fora dos abrigos, não houveram diferenças na preferência térmica entre os tratamentos experimentais. *Crotalus durissus*, portanto, pode ser considerada uma espécie termicamente generalista.

Finalmente, nosso trabalho demonstra como a existência de compromissos na regulação da temperatura corpórea podem ser afetados de forma importante pela introdução de uma nova variável e como os animais podem ajustar suas respostas face estas novas condições.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRADE, D.V., CRUZ-NETO, A. P. & ABE, A. S., 1997. Meal size and specific dynamic action in the rattlesnake *Crotalus durissus* (Serpentes: Viperidae) **Herpetologica**, v. 53, n 4, p. 485-493.
- ANDRADE, D.V., CRUZ-NETO, A. P., ABE, A. S. & WANG, T., 2005. Specific dynamic action in ectothermic vertebrates: a general review on the determinants of post-prandial metabolic response in fishes, amphibians, and reptiles. In *Physiological and Ecological Adaptations to Feeding in Vertebrates* (ed. J. M. Starck and T. Wang). **Enfield, NH, USA: Science Publishers**, pp. 305-324.
- ANGILEETA. M. J., NIEWIAROWSKI P. H. & NAVAS. C. A., 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. **Journal of Thermal Biology**, 27:249-268.
- ANGILLETTA. M. J., 2009. Looking for answers to questions about heat stress: researchers are getting warmer [Guest Editorial]. **Functional Ecology**, 23: 231-232
- AVERY, R. A., 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. In: Gans, C., Pough, F.H. (Eds.). **Biology of the Reptilia**, v.12. Academic Press, New York, 93-166.
- AYERS, D. Y. & SHINE, R., 1997. Thermal influences on foraging ability: body size, posture and cooling rate of an ambush predator, the python *Morelia spilota*. **Functional Ecology**, 11: 342-347.
- BAUCHOT, R., 1997. **Snakes: a Natural History**. Sterling Publishing, New York, NY.
- BAUWENS, L., LUBRANO. M., 1999. Bayesian Inference in Dynamic Econometric Models. **Oxford University Press**.
- BARTHOLOMEW, G.A.& 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.

- BENEDICT, F. G. 1932. The physiology of large reptiles. **Carnegie Inst. Wash.**, Publ. No. 425.
- BENNETT, A. F., 1980. The thermal dependence of lizard behaviour. **Animal Behaviour**, 28: 752-762.
- BENNETT, A. F. & DAWSON 1976. Metabolism, body temperature, thermal conductance. **Biology of the Reptilia**, Vol. 5. Physiology A. Academic Press, New York.
- BLOUIN-DEMERS, G. & WEATHERHEAD, P. J., 2001. An experimental test of link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes *Elaphe obsoleta obsoleta*. **Journal of Animal Ecology**, 70: 1006-1013.
- BLOUIN-DEMERS, G., WEATHERHEAD, P. J. McCracken & H. A., 2003. A test of the thermal coadaptation hypothesis with black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) and northern water snakes (*Nerodia spedom*). **J. Therm. Biol**, 28,331 -340.
- BORGES, R. C., 1999. Serpentes Peçonhentas Brasileiras. **Editora Atheneu**, São Paulo, SP, 148 pp.
- BROWN, C. R. & CAMERON, J. N., 1991a. The induction of specific dynamic action in channel catfish by infusion of essential amino acids. **Physiological Zoology**, 64,276 - 297.
- BÜCHERL, W., 1979. Acúleos que matam. Gráfica da Revista dos Tribunais, São Paulo, SP, 153 pp. THERMAL BIOLOGY OF *Liolaemus occipitalis* (SQUAMATA, TROPIDURIDAE) IN THE COASTAL SAND DUNES OF RIO GRANDE DO SUL, BRAZIL.
- CADLE, J. E., 1987. Geographic distribution: problems in phylogeny and zoogeography. In R. A. Seigel, J. T. Collins, S. S. Novak (Eds.), **Snakes: Ecology and Evolutionary Biology**. MacGraw-Hill, New York, New York. 77-105.

- CASEY, T. M., 1981. Behavioral mechanisms of thermoregulation. In: Heinrich, B. (Ed.). **Insect Thermoregulation**. Wiley, New York, 79-114.
- COGGER, H. G. & ZWEIFEL, R. G., 1998. **Encyclopedia of Reptiles and Amphibians: a comprehensive illustrated guide by international experts**. 2 ed. Singapore: Weldon Owen.
- COOPER, JR., W.E., VAN WYK, J. H. & MOUTON, P. L., 1999. Discrimination between self-produced pheromones and those produced by individuals of the same sex in the lizard *Cordylus cordylus*. **J. Chem. Ecol**, 25:197.
- COOPER, W.E., WILSON, D.S. & 2008. Thermal cost of refuge use affects refuge entry and hiding time by striped plateau lizards *Sceloporus Virgatus*. **Herpetologica**, 64, 406–412.
- COWLES, R. B. & 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. & G. S. BEDFORD., 1995. Seasonal changes in thermoregulation by the frillneck lizard, *Chlamydosaurus kingii*, in tropical Australia. **Ecology**, 76:124–132.
- CHRISTIAN, K. A. & B. W. WEAVERS., 1996. Thermoregulation of monitor lizards in Australia: an evaluation of methods in thermal biology. **Ecol. Monogr**, 66:139–157.
- DAVIS, J.R. & TAYLOR, E.N. & DeNARDO, D.F., 2008. An automated temperature-based option for estimating surface activity and refuge use patterns in free-ranging animals. **J. Arid Environ**, 72, 1414–1422.
- DIAL, B. E. & GRISMER L. L., 1992. A phylogenetic analysis of physiological-ecological character evolution in the lizard genus *Coleonyx* and implications for historical biogeographic reconstruction. **Systematic Biology**, 41:178-195.
- DORCAS, M. E., Peterson, C. R. & Flint. M. E. T., 1997. The thermal biology of

- digestion in rubber boas (*Charina bottae*): behavior, physiology, and environmental constraints. **Physiological Zoology**, 70:292-300.
- DUTTON, R. H., FITZPATRICK, L. C., HUGHES, J. L., 1975. Energetics of the rusty lizard *Sceloporus olivaceus*. **Ecology**, 56:1378-1387.
- DZIALOWSKI, E.M. & 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.
- EMMONS, L.H., 1997. Neotropical Rainforest Mammals: a field guide. **The University of Chicago Press**, Chicago.
- FITZGERALD, M., SHINE, R. & LEMCKERT, F., 2002. Radiotelemetric Study of Habitat Use by the Arboreal Snake *Hoplocephalus stephensii* (Elapidae) in Eastern Australia. **Copeia**, 2002 (2): 321-332.
- FORD, N. B. & SHUTTLESWORTH, G. A., 1986. Effects of variation in food intake on locomotory performance of juvenile garter snakes. **Copeia**, 1986,999-1000.
- FRANCISCO, L. R., 1997. Répteis do Brasil – Manutenção em cativeiro. **Gráfica e Editora Amaro, São José dos Pinhais, PR**, 208 pp.
- GARLAND, T. & Arnold, S. J., 1983. Effects of a full stomach on locomotory performance of juvenile garter snakes (*Thamnophis elegans*). **Copeia**, 1983, 1092-1096.
- GOLDSBROUGH, C.L., HOCHULI, D.F. & SHINE, R., 2004. Fitness benefits of retreat site selection: spiders, rocks and thermal cues. **Ecology**. 85,1635–1641.
- GOLDSBROUGH, C.L., SHINE, R. & HOCHULI, D.F., 2006. Factors affecting retreat-site selection by copper tail skinks (*Ctenotus taeniolatus*) from sand stone out crops in eastern Australia. **Aust.Ecol.** 31,326–336.
- GOLDMAN, B. D., 1999. The circadian timing system and reproduction in mammals. **Steroids**, 64 (9): 679-685.

- GRENNE H. W., 1997. Snakes: The Evolution of Mystery In Nature. **University of California Press. Berkeley, CA**, 351 pp.
- GREENWALD O. E., 1974. Thermal dependence of striking and prey capture by gopher snakes. **Copeia**, 1974 (1): 141-148.
- GREENWALD O. E. & 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.
- HAILEY, A., & DAVIES, P.M.C., 1987. Digestion, specific dynamic action, and ecological energetic of *Natrix maura*. **J.Herpetol.**1,159–166.
- HEATH, J.E. 1964. Reptilian thermoregulation: evaluation of field studies. **Science** 146: 784-786.
- HEATWOLE, H. & TAYLOR. J., 1987. Ecology of Reptiles, **Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton**.
- HERTZ, P. E., R. B. HUEY, & R. D. STEVENSON. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. **Am. Nat**, 142:796–818.
- HICKS, J.W., WANG, T. & BENNET, A.F., 2000. Patterns of cardiovascular and ventilator response to elevated metabolic states in the lizard, *Varanus exanthematicus*. **The Journal of Experimental Biology**, 203,2437-2445.
- HIRANO, M. & ROME, L. C., 1984. Jumping performance of frogs (*Rana pipiens*) as a function of temperature. **The Journal of Experimental Biology**, 108: 429-439.
- HUEY, R. B., 1974a. Winter thermal ecology of the iguanid lizard *Tropidum peruvianus*. **Copeia**, 1974: 149-155.

- HUEY, R. B., 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: Gans, C., Pough, F.H. (Eds.), **Biology of the Reptilia**, v.12, Academic Press. New York, 25-74.
- HUEY, R. B., 1991. Physiological consequences of habitat selection. **Am. Nat.**, **137**: S95–S115.
- HUEY, R.B. & KINGSOLVER, J.G. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. **Trends in Ecology and Evolution**, 4: 131-135.
- HUEY, R. B., & SLATKIN. M., 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. **Quarterly Review of Biology**, 51:363–384.
- HUEY, R. B. & STEVENSON, R. D., 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. **American Zoologist**, 19: 357-366.
- HUTCHISON, V. H. & DUPRÉ, R. K., 1992. Thermoregulation. In: Feder, M.E., Burggren, W.W. (Eds.), **Environmental Physiology of the Amphibians**. University of Chicago Press, Chicago, 206-249.
- IGLESIAS, S., THOMPSON, M. B. & SEEBACHER, F., 2003. Energetic cost of a meal in a frequently feeding lizard. **Comparative Biochemistry and Physiology**. A135, 377-382.
- JAEGER, R. B. & GARBOR, C. R., 1993. Postprandial thermophily in rough green snakes (*Opheodrys aestivus*). **Copeia** 1993 (4): 1174-1776.
- JOBLING, M., 1981. The influences of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. **Journal Fish Biology**. 18, 385-400.
- JONES. D. M. & PUCKETT. M. W., 2005 Postprandial thermophily, transit rate, and digestive efficiency of juvenile cornsnakes, *Pantherophis guttatus*. **Journal of Thermal Biology** 30, 354-359.

- KARDON, K. V. & SMITH, T. L., 2002: Proximate factors involved in rattlesnake predatory behavior: a review. In: *Biology of the Pitvipers* (Schuett, G. W., Hoggren, M., Douglas, M. E. & Greene, H. W., eds). Eagle **Mountain Publishing, LC**, pp. 253—266.
- KERR, G.D., BULL, C.M. & BURZCOTT, D., 2003. Refuge sites used by the scincid lizard *Tiliqua rugosa*. **Aust.Ecol**, 28,152–160.
- KEARNEY, M., 2002. Hot rocks and much-too-hot rocks: seasonal patterns of retreat-site selection by a nocturnal ectotherm. **J. Theor. Biol.** 27: 205-218.
- KEARNEY, M. & Predavec m., 2000. Do nocturnal ectotherms thermoregulate? A study of the temperate gecko *Christinus marmoratus*. **Ecology**, 81: 2984-2996.
- KLEIBER, M., 1961. *The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics*. **Wiley New York**.
- KROHMER, R.W. 1989. Body temperature relationships in the lined snake, *Tropidoclonion lineatum*. **Comparative Biochemistry and Physiology**, A 92: 541-543.
- LIMA, S.L. & Dill, L.M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. **Can. J. Zool**, 68, 619–640.
- LILLYWHITE, H.B., 1987. Temperature, energetics and physiological ecology. In *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. (Seigel, R.A., Collins, J.T. & Novak, S.S. eds.). **MacMillan Publ. Co., New York**, p.422-477.
- LILLYWHITE, H. B. & HENDERSON R. W., 1993. Behavioral and functional ecology of arboreal snakes. In: R. A. Seigel e J. T. Collins (Eds.), **Snakes: Ecology and Behaviour**. MacGraw-Hill, New York, New York. 1-48.
- LUTTERSCHMIDT, D.I., LUTTERSCHMIDT, W.I. & HUTCHISON, V.H., 2003. Melatonin and thermoregulation in ectothermic vertebrates: a review. **Can. J. Zool.** 81, 1–13.

- MARCELLINI, D. L. & PETERS, A., 1982. Preliminary observations on endogenous heat production after feeding in *Python molurus*. **J. Herpetol.** 16, 92-95.
- MARQUES, O. A. V., ETEROVIC, A. & SAZIMA, I., 2004. Snakes of the Brazilian Atlantic Forest. **Editora Holos, Ribeirão Preto, SP**, 205 pp.
- MARQUES, O. A. V., ETEROVIC, A., STRÜSSMANN, C., SAZIMA, I., 2005. Serpentes do Pantanal. **Editora Holos, Ribeirão Preto, SP**, 179 pp.
- MARQUES, O. A. V., SAWAYA, R.J., STENDER-OLIVEIRA, F. & FRANCA F.G.R., 2006. Ecology of the colubrid snake *Pseudablabes agassizii* in south-eastern south américa. **Herpetological Journal**, 16: 37-45.
- MARTIN, T.A. & HUEY. R.B., 2008. Why “suboptimal” is optimal: Jensen's inequality and ectotherm thermal preferences. **American Naturalist**. 171:E102-E118.
- MARTIN, J. & LOPEZ, P., 1999. When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in a alpine lizard. **Behav. Ecol.** 10, 487–492.
- MARTINS, M. & OLIVEIRA, M.E., 1999. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazon, Brazil. **Herpetol. Nat. Hist.** 6: 78-150.
- MELVILLE, J. & SCHULTE, J.A., 2001. Correlates of active body temperatures and microhabitat occupation in nine species of central Australian agamid lizards. **Aust. Ecol**, 26, 660–669.
- MONDAL, S. & RAI, U., 2001. In vitro effect of temperature on phagocytic and cytotoxic activities of splenic phagocytes of the wall lizard, *Hemidactylus flaviviridis*. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, 129: 391-398.
- NAVAS, C. A. & BEVIER, C., 2001. Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog *Colostethus subpunctatus*. **Herpetologica**, 57: 384-395.
- NAULLEAU, G., 1983. Effects of Temperature on Digestion in *Vipera aspis*. **Journal of Herpetology**, Vol. 17, No. 2, pp. 166-170.

- O'CONNOR, M. P., 1999. Physiological and ecological implications of a simple model of heating and cooling in reptiles. **J Therm Biol**, 24:113–136.
- OLIVEIRA, M.E. & MARTINS, M., 2002. When and where to find a pitviper: activity patterns and habitat use of the lancehead, *Bothrops atrox*, in central Amazonia, Brazil. **Herpetological Natural History**, 8: 101-10.
- PATTERSON, J.W. & DAVIES, P.M.C. 1982. Predatory behavior and temperature relation in the snake *Natrix maura*. **Copeia**, 1982: 472-474.
- PAULY, G.B. & BERNARD, M.F., 2002. *Crotalus viridis oreganus*. Cost of feeding. **Herpetol**, Rev, 33, 56-57.
- PETERSON, C. R., GIBSON, A. R. & DORCAS. M. E., 1993. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation. **In: Snakes: ecology and behavior**, p. 241–314.
- PORTER, W.P., MITCHELL, J.W., BECKMAN, W.A. & DeWITT, C.B. 1973. Behavioral implications of mechanistic ecology. Thermal and behavioral modeling of desert ectotherms and their microenvironment. **Oecologia**, 13: 1-54.
- POUGH, F. H., 1983. Feeding mechanisms, body size, and the ecology and evolution of snakes - Introduction to the symposium. **American Zoologist** 23: 339–342.
- POUGH, F. H., ANDREWS, R. M., CADLE, J. E., CRUMP, M. L., SAVITZKY, A. H., WELLS, K. D., 1998. **Herpetology**. Prentice Hall. New Jersey. 577 pp.
- POUGH, F. H., HEISER, J. B. & McFARLAND, W.N. 1999. A vida dos vertebrados. 2a ed. **Atheneu Editora, São Paulo, SP. Título Original: Vertebrate life**, 798 p.
- POUGH, F. H., HEISER, J. B., JANIS, C. M., 2003. A vida dos vertebrados. 3ª Ed. **Atheneu Editora, São Paulo, SP**. 699 pp.

- POWELL, R. A., 1993. Animal Home Ranges and Territories and Home Ranges Estimators. In: L. Boitani & T. K. Fuller (Eds.). *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. **Columbia University Press, New York**. 65-110 pp.
- REGAL, P. J., 1966. Thermophilic response following feeding in certain reptiles. **Copeia** 1966 (3): 588–590.
- REINERT, H. K., 1993. Habitat selection in snakes. In: R. A. Seigel e J. T. Collins (Eds.) **Snakes: Ecology and Behaviour**. MacGraw-Hill, New York, New York. 201–240.
- ROW, J. R. & BLOUIN-DEMERS, G., 2006a. Thermal quality influences habitat selection at multiple spatial scales in milk snakes. **Ecoscience**, 13, 443–450.
- SANT'ANNA, S. & ABE, A. 2007. Diet of the rattlesnake *Crotalus durissus* in Southeastern Brazil (Serpentes, Viperidae). **Stud. Neotrop. Faun. Environm.** 42(3):169-174.
- SANTOS, E., 1981. Anfíbios e Répteis do Brasil. **3ª Ed., Editora Itatiaia, Belo Horizonte, MG**, 265 pp.
- SAZIMA, I., 1992. Natural history of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil. In: Campbell, J.A. & Brodie Jr., E.D. (eds) *Biology of the pitviper*. **Selva**: Tyler, Texas. pp. 199 - 216.
- SAZIMA, I. & HADDAD, C. F. B. 1992. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história natural: 212-231. In: Morellato, L. P. C. (ed.). *História Natural da Serra do Japi. Ecologia e Preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. **Editora da Unicamp / FAPESP. Campinas**, 321 p.
- SCHMIDT-NIELSEN, K., 2002. *Fisiologia Animal - Adaptação e Meio Ambiente*. **5ª Ed., Livraria Santos Editora, São Paulo, SP**, 611 pp.
- SEEBACHER, F., 2000. Heat transfer in a microvascular network: the effect of heart rate on heating and cooling in reptiles (*Pogona barbata* and *Varanus varius*). **J Theor Biol**, 203:97–109.

- SEEBACHER, F. & FRANKLIN, C. E., 2004b. Cardiovascular mechanisms during thermoregulation in reptiles. **Int Congr Ser.**, 1275:242–249.
- SEEBACHER, F., & 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.
- SECOR S. M., 2001. Regulation of digestive performance: a proposed adaptive response. **Comparative Biochemistry and Physiology**, 128A,565 -577.
- SECOR, S. M., 2003. Gastric function and its contribution to the postprandial metabolic response of the Burmese python *Python molurus*. **J. Exp. Biol.** 206, 1621-1630.
- SECOR, S. M., 2008. Digestive physiology of the Burmese python: broad regulation of integrated performane. **J. Exp Biol.** 211, 3767-3774.
- SECOR, S. M., 2009. Specific dynamic action, a review of the postprandial metabolic response. **J. Comp. Physiol.** 179B, 1-56
- SECOR, S. M. & DIAMOND, J. 1997. Determinants of the post-feeding metabolic response, in Burmese python, *Python molurus*. **Physiological Zoology**, Chicago, v. 70, p. 202-212.
- SECOR, S. M. & FAULKNER, A. C. 2002. Effects of meal size, mela type, body temperature, and body size on the specific dynamic action of the marine toad, *Bufo marinus*. **Physiological and Biochemical Zoology.** 75(6):557-571.
- SIEVERT L.M. & ANDREADIS, P., 1999. Specific dynamic action and postprandial thermophily in juvenile northern water snakes, *Nerodia sipedon*. **Journal of Thermal Biology** 24: 51–55.
- SKOCZYLARS., 1970a. Influence of temperature on gastric digestion in the grass snake, *Natrix natrix*. **Comp. Biochem. Physiol.** 33:793-804.

- SLIP, D. J. & SHINE, R., 1988a. Feeding habits of the diamond python, *Morelia s. spilota*: ambush predation by a boid snake. **Journal of Herpetology**, v. 22, n.3, 323-330.
- SLIP, D. J. & SHINE, R., 1988b. Thermophilic response to feeding of the diamond python, *Morelia s. spilota* (Serpentes: Boidae). **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, v. 89, n.4, 645-650.
- STARCK, J. M. & BEESE, K., 2001. Structural flexibility of the intestine of Burmese python in response to feeding. **J. Exp. Biol.** 204, 325-335.
- STARCK, J. M. & BEESE, K., 2002. Structural flexibility of the small intestine and liver of garter snakes in response to feeding and fasting. **J. Exp. Biol.** 205, 1377-1388.
- 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 Body Temperature in Terrestrial Ectotherms. **American Naturalist**, 126: 362-386.
- STEVENSON, R. D., PETERSON, C. R. & TSUJI, J. S., 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 & D.V. ANDRADE. 2004. The thermogenesis of digestion in rattlesnakes. **Journal of Experimental Biology**, 207: 579-585. doi: 10.1242/jeb.00790
- TOLEDO, L. F., ABE, A. S., ANDRADE, D. V., 2003. Temperature and meal mass effects on the post-prandial metabolism and energetics in a Boid Snake. **Physiological and Biochemical Zoology**, 76(2): 240-246.

- TOZETTI, A.M. & MARTINS, M., 2008. Habitat use by the South American rattlesnake (*Crotalus durissus*) in southeastern Brazil. **Journal of Natural History**, 42, 1435–1444.
- TRULLAS, S.C., VAN WIK, J.H. & SPOTILA, J.R., 2007. Thermal melanism in ectotherms. **Journal of Thermal Biology**, 32(5): 235-245.
- TU, M. C. & Hutchison, V. H., 1995. Lack of postprandial thermophily in diamondback water snakes (*Nerodia rhombifera*). **Comparative Biochemistry and Physiology**, 110(A):21–25.
- VAN DAMME, R., BAUWENS, D. & VERHEYEN. F., 1986 Selected body temperatures in the lizard *lacerta vivipara*: variation within and between populations. **Journal of Thermal Biology**, vol 11. No 4, pp 219-222.
- VAN DAMME, R., BAUWENS, D. & 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.
- VAN MIEROP, L. H. S., & M. BARNARD., 1978. Further observations on thermoregulation in the brooding female *Python molurus bivittatus* (Serpentes: Boidae). **Copeia**, 1978:615-621.
- VANZOLINI, P. E., RAMOS-COSTA, A. M. M. & VITT, L. J., 1980. Répteis das caatingas. **Academia brasileira de ciências**, Rio de Janeiro.
- VINCENT, S. E. & MORI, A., 2008. Determinants of feeding performance in freeranging pit-vipers (Viperidae: *Ovophis okinavensis*): key roles for head size and body temperature. **Biol. J. Linn. Soc.** 93, 53-62.
- VITT, L. J., CALDWELL, J. P., ZANI, P. A. & TITUS, T. A., 1997. The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, 94: 3828–3832.

- WALL, M. & SHINE, R., 2008. Post-feeding thermophily in lizards (*Lialis burtonis*, Pygopodidae): laboratory studies can provide misleading results. **J. Therm. Biol.** 33,274–279.
- WANG, T., ABE, A. S. & GLASS, M. L., 1998. Effects of temperature on lung and blood gases in the South American rattlesnake, *Crotalus durissus terrificus*. **Comp. Biochem. Physiol.** 121A, 7-11.
- WANG T., FERNANDES W. & ABE A. S., 2003. Blood pH and O₂ homeostasis CO₂ anesthesia in the rattlesnake (*Crotalus durissus*). **The Snake**, 25: 21-26.
- WANG, T. & HICK, J. W. 2002. An integrative model to predict maximum oxygen uptake of animals with central vascular shunts. **Zoology** 105, 45-53.
- WANG, T., ZAAR M., ARVEDSEN S., VEDEL C. & OVERGARD J., 2003. Effects of temperature on the metabolic response to feeding in *Python molurus*. **Comparative Biochemistry and Physiology**, 133A: 519-527.
- WERNER, Y. L., 1976. Optimal temperatures for inner-ear performance in gekkonidae lizards. **The Journal of Experimental Zoology**, 195: 319-352.
- WEBB, J.K., PRINGLE, R.M., SHINE, R., 2004. How do nocturnal snakes select diurnal retreat sites? **Copeia**, 2004 919–925.
- WEBB, J.K. & WHITING, M.J., 2005. Why do not small snakes bask? Juvenile broad-headed snakes trade thermal benefits for safety. **Oikos**, 110, 515–522.
- WITHERS, P.C., 1992. Animal energetics. In: **Comparative animal physiology**. Fort Worth: Saunders College Publishing, p. 82-121.
- WHITAKER, P.B. & SHINE, R., 2003. A radiotelemetric study of movement and shelter-site selection by free-ranging brown snakes (*Pseudonaja textilis*, Elapidae). **Herp.**
- WORTON, B. J., 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. **Ecology**, v. 70, p. 164-168.

