

**Universidade Estadual Paulista**  
**Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas**  
**São José do Rio Preto-SP**

**Murilo Guimarães Rodrigues**

**ECOMORFOLOGIA E USO DE RECURSOS DAS ESPÉCIES**  
**DE *CHIRONIUS* (SERPENTES: COLUBRIDAE)**  
**NA SERRA DO MAR**

**ORIENTADOR: PROF. DR. OTAVIO AUGUSTO VUOLO MARQUES**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista, campus de São José do Rio Preto, para a obtenção do título de mestre em Biologia Animal.

2007

**Data da defesa: 16/03/2007**

**Banca Examinadora**

Titulares

Prof. Dr. Otavio Augusto Vuolo Marques

Prof. Dr. Marcio Roberto Costa Martins

Profa. Dra. Denise de Cerqueira Rossa Feres

Suplentes:

Prof. Dr. Ricardo Janini Sawaya

Prof. Dr. Wagner André Pedro

Dedico este trabalho aos meus pilares: minha mãe Sonia, meu avô Waldomiro e minha avó Yeda, pelo amor e apoio incondicional.

## AGRADECIMENTOS

Ao Otavio Marques pela orientação, confiança, apoio, incentivo, amizade e exemplo;

Ao Francisco Franco, Hussam Zaher, Julio Moura-Leite e Ronaldo Fernandes por permitir o acesso às coleções;

Ao Eugênio Izecksohn, José Peres Pombal Jr., Vanessa K. Verdade e Marcos Raposo pela identificação das presas;

Ao Antonio Carlos da Costa, Carlos Frederico da Rocha, Fausto Barbo, Felipe Curcio, Fernanda Centeno, Fernando Couto, Ivan Sazima, Mateus Lima, Monique Van Sluys, Otavio Marques, Renato Bérnils, Ricardo Sawaya e Roberta Pinto por fornecer informações de campo sobre as *Chironius*;

Ao Valdir Germano pela grande ajuda com os exemplares da coleção, apoio e amizade;

À Carolina Castro-Mello, Cláudia Ribas, Eliza Soares, Fernanda Stender, Geise Rangel e Lilian Parpinelli, pelo auxílio na coleta de dados;

Ao Ricardo Sawaya pela leitura do projeto, sugestões, críticas, auxílio estatístico, imagens, e amizade;

Ao Hebert Ferrarezzi, pelas críticas, sugestões, auxílio com filogenias e amizade;

Ao Rodrigo Scartozzoni pela leitura do projeto, auxílio estatístico, críticas e sugestões;

A Maria Adelaida pelas críticas, sugestões e auxílio estatístico;

Ao Antonio Carlos da Costa pelo auxílio e imagens;

Aos amigos Daniel Fernandes e Clarissa Canedo, Michel Miretzki e Fernanda Stender pela hospedagem durante as viagens;

Aos professores e funcionários da Pós Graduação- Unesp/Rio Preto, em especial à senhora Maria Luiza da biblioteca e Silvia Kazama da Secretaria;

Aos amigos do Laboratório de Herpetologia do Butantan, em especial: Amauri, Antonio Carlos, Carol, Claudia, Cláudio, Carlinhos, Darina, Dona Vera, Dona Maria, Doni, Eladio, Einat, Fausto, Fátima, Fer, Fernanda, Fernando, Gileno, Hebert, Joãozinho, Karina, Kiko, Lau, Letícia, Ligia, Lílian, Marcelo, Marlene, Mariza, Myriam, Rafael, Ricardo, Rodrigo, Selma, Toto, Valdir, Zé Pedro e por todos os amigos aqui esquecidos (perdoem-me!!)

Aos amigos da *Toca do Largato*: Biel, Gorgon, Marião, Nandão, Negão, Nicolau, Rodrigo e Darwin, e demais amigos de Rio Preto;

Ao meu irmão Malcom, por partilhar sua experiência, pela convivência nos últimos meses de sufoco (saudade!), pelas “*jam sessions*” e pelos embates ideológicos, e meu irmão Marcel pelo seu apoio constante;

A meus pais e avós pela dedicação e incentivo sempre;

Este trabalho teve apoio financeiro, por meio de concessão de bolsa de estudo da Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP e doação de equipamentos do Idea Wild.

“Os que se encantam com a prática sem a ciência são  
como os timoneiros que entram no navio sem timão  
nem bússola, nunca tendo certeza do seu destino”

Leonardo da Vinci

## RESUMO

Foram analisados exemplares das cinco espécies de *Chironius* (*C. bicarinatus*, *C. exoletus*, *C. foveatus*, *C. fuscus* e *C. laevicollis*), provenientes da Floresta Atlântica na Serra do Mar, incluindo os estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro. Todas as espécies foram caracterizadas em relação à morfologia, dieta e uso do ambiente. O dimorfismo sexual no tamanho de corpo é variável entre as espécies: machos de *C. bicarinatus* e *C. foveatus* são maiores que as fêmeas conspecíficas, ao passo que em *C. fuscus* e *C. laevicollis* não existe dimorfismo sexual de tamanho, e em *C. exoletus*, as fêmeas são maiores. Essas diferenças sugerem que o comportamento de combate ritual, registrado em algumas espécies não esteja difundido em todos representantes do gênero. A comparação interespecífica evidencia diferenças marcantes na morfologia e dieta: *Chironius laevicollis* tem corpo grande, maior robustez, a menor cauda e dieta baseada em anfíbios terrestres, características condizentes com o hábito terrestre; *C. fuscus*, tem corpo pequeno, robustez intermediária e alimenta-se principalmente de anuros terrestres, indicando hábito predominantemente terrestre; *C. bicarinatus* tem corpo médio, robustez intermediária e dieta baseada em anuros arborícolas e terrestres, sugerindo que forrageia frequentemente nos dois ambientes; *C. exoletus* possui corpo pequeno, é pouco robusta e apresa principalmente anuros arborícolas, indicando que forrageia principalmente no substrato arbóreo, e por fim, *C. foveatus* possui o maior tamanho corporal, menor robustez, a maior cauda e dieta baseada em anuros arborícolas, o que indica ser a espécie mais arborícola do grupo. O ancestral hipotético desse grupo possuía tamanho médio de corpo e cauda, era semi-arborícola e alimentava-se de anfíbios terrestres e arborícolas.

## ABSTRACT

We explored the relationship of morphology, diet and habitat use in five sympatric species of *Chironius* (*C. bicarinatus*, *C. exoletus*, *C. foveatus*, *C. fuscus* and *C. laevicollis*) from Serra do Mar, eastern Brazil. Sexual dimorphism in body length varies among species: males *C. bicarinatus* and *C. foveatus* are larger than conspecific females, whereas no sexual dimorphism in body size is recorded for *C. fuscus* and *C. laevicollis*, and female *C. exoletus* is the larger sex. Such differences suggest that ritual combat (already recorded in the genus *Chironius*) may be absent in some species. Interspecific comparison shows differences in morphology and diet: *Chironius laevicollis* has large body size and the smallest tail, is more stout, and prey on terrestrial anurans, characters that may reflect terrestrial habit; *C. fuscus*, has small body length, medium stoutness and feed on terrestrial anurans, indicating a predominant terrestrial habit; *C. bicarinatus* has medium body size and stoutness, preying on terrestrial and arboreal anurans, suggesting a semi arboreal habit; *C. exoletus* has small and slender body and prey on arboreal anurans, indicating an arboreal habit, and finally *C. foveatus* has the largest body size and tail length, is more slender, and feed on arboreal anurans, thus may been the most arboreal species of the group. Hypothetic ancestor of this clade had medium body and tail length, was semi arboreal and fed on terrestrial and arboreal anurans.

## ÍNDICE

|                                       |       |
|---------------------------------------|-------|
| I-Introdução.....                     | 11-14 |
| II-Objetivo.....                      | 15    |
| III-Materiais e Métodos               |       |
| 1. Morfologia.....                    | 16    |
| 2. Dieta.....                         | 17    |
| 3. Uso do substrato.....              | 18    |
| 4. Evolução do hábito arborícola..... | 19-20 |
| 5. Análises dos dados.....            | 21-22 |
| IV-Resultados                         |       |
| 1. Morfologia.....                    | 23-44 |
| 2. Dieta.....                         | 45-49 |
| 3. Uso do substrato.....              | 50-52 |
| 4. Evolução do hábito arborícola..... | 53-58 |
| V-Discussão.....                      | 59-66 |
| VI-Conclusões.....                    | 67    |
| VII-Referências Bibliográficas.....   | 68-76 |

## I. INTRODUÇÃO

A utilização do ambiente parece influenciar fortemente a evolução e a forma do corpo nos vertebrados (*cf.* MOERMOND, 1979; MILES & RICKLEFS, 1984; WIKRAMANAYAKE, 1990; CADLE & GREENE, 1993; LILLYWHITE & HENDERSON, 1993). As serpentes constituem um bom exemplo, uma vez que sofreram grande radiação adaptativa ocupando diversos ambientes (GREENE, 1997). Particularmente, o uso do substrato parece ter exercido forte pressão para modificação na forma do corpo das serpentes (CADLE & GREENE, 1993) e diversas síndromes morfológicas podem ser reconhecidas (*cf.* VITT & VANGILDER, 1983; GUYER & DONNELLY, 1990; CADLE & GREENE, 1993; LILLYWHITE & HENDERSON, 1993; MARTINS *et al.*, 2001). Serpentes aquáticas, por exemplo, podem apresentar olhos e narinas no dorso da cabeça, válvulas nasais, escamas ventrais estreitas e achatamento lateral da cauda (CADLE & GREENE, 1993; SHINE & SHETTY, 2001, SCARTOZZONI, 2005). Por outro lado, espécies com hábitos subterrâneos possuem número reduzido de placas cefálicas, olhos pequenos e cauda curta (SAVITZKY, 1983).

As serpentes arborícolas ocorrem em grande número na região neotropical podendo representar nesses ambientes até 50% da fauna de serpentes de uma dada localidade (DUELLMAN, 1978; DUELLMAN, 1990; MARQUES & SAZIMA, 2004). Tal hábito, inclusive, está presente em espécies de famílias distintas (GREENE, 1997) que partilham síndromes morfológicas relacionadas à arborealidade (CADLE & GREENE, 1993), como olhos grandes, cabeça estreita, corpo delgado e achatado lateralmente e cauda alongada (LILLYWHITE & HENDERSON, 1993; MARQUES *et al.*, 2001). Todas essas características têm sido consideradas como adaptações para o deslocamento e equilíbrio no ambiente arbóreo (*cf.* PETERS, 1960; GUYER & DONNELLY, 1990; LILLYWHITE & HENDERSON, 1993; MARTINS,

1994). Assim, é razoável considerar que especializações recorrentes na morfologia são adaptativas para o hábito arborícola, refletindo evolução convergente em muitos grupos (LILLYWHITE & HENDERSON, 1993).

Características fisiológicas também podem estar relacionadas ao uso do ambiente, como por exemplo, a regulação da pressão arterial (SEYMOUR & LILLYWHITE, 1976; LILLYWHITE & HENDERSON, 1993). O sistema cardiovascular deve equilibrar a pressão arterial, bem como evitar o acúmulo de sangue na região posterior do corpo durante posturas verticais (LILLYWHITE, 1987a,b) por meio da redução do tecido vascular junto ao pulmão (LILLYWHITE & HENDERSON, 1993). Segundo LILLYWHITE (1987b), serpentes terrestres e arborícolas apresentam o coração na porção mais anterior do corpo, em relação aquelas de outros hábitos. Entretanto, espécies arborícolas neotropicais possuem esse órgão situado mais posteriormente (MANZANI, 1995).

O substrato utilizado pode estar relacionado à composição da dieta das serpentes (HARTMANN & MARQUES, 2005). Do mesmo modo, os itens alimentares utilizados podem estar associados ao modo de forrageio de cada espécie (*cf.* POUGH & GROVES, 1983; GREENE, 1983; MILES & RICKLEFS, 1984; SHINE, 1988; CADLE & GREENE, 1993). As serpentes de hábitos arborícolas utilizam geralmente, presas de tamanho pequeno (*cf.* HENDERSON *et al.*, 1979; GREENE, 1983; POUGH & GROVES, 1983; MARQUES & SAZIMA, 2004). Por exemplo, anfíbios anuros constituem os itens mais importantes na dieta de *Bothrops bilineatus* e *B. taeniatus*, as espécies mais arborícolas do gênero (*cf.* MARTINS *et al.*, 2002).

Entre as serpentes arborícolas que ocorrem na América do Sul, as espécies de *Chironius* estão entre as mais conspícuas, em função de seu grande porte e abundância (HENDERSON *et al.*, 1976; DIXON *et al.*, 1993). O gênero monofilético *Chironius* Fitzinger

1826 está incluído na família Colubridae, subfamília Colubrinae e tribo Colubrini (FERRAREZZI, 1994). Apresenta ampla distribuição na região neotropical, desde a Nicarágua até o nordeste do Brasil e Argentina (BAILEY, 1955; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970; CUNHA & NASCIMENTO, 1983). De modo geral, seus representantes habitam florestas pluviais tropicais, florestas úmidas de altitude e eventualmente áreas abertas de cerrado, ocorrendo do nível do mar até 2.800 metros de altitude (DIXON *et al.*, 1993). São serpentes áglifas, diurnas e com alimentação baseada em anfíbios anuros (DIXON *et al.*, 1993; VITT, 1996; MARQUES & SAZIMA, 2004).

Atualmente são reconhecidas 20 espécies do gênero, havendo hipótese sobre a relação de parentesco entre elas (HOLLIS, 2006). Cinco espécies (Figura 1) ocorrem em simpatria na Mata Atlântica e aparentemente diferem em relação à dieta e uso de substrato (*cf.* MARQUES & SAZIMA, 2004). Provavelmente estas formas atlânticas tenham colonizado o ambiente em diferentes épocas, uma vez que não formam um clado monofilético (HOLLIS, 2006). Essas espécies parecem sensíveis a alterações ambientais, pois são menos abundantes em áreas impactadas pelo homem (MARQUES & SAZIMA, 2004).



*Chironius bicarinatus*



*Chironius exoletus*



*Chironius foveatus*



*Chironius fuscus*



*Chironius laevicollis*

**Figura 1.** Espécies de *Chironius* que ocorrem na Mata Atlântica. Fotos: Otavio A. V. Marques

## II. OBJETIVO

O objetivo deste trabalho foi caracterizar, comparativamente, a morfologia, dieta e o uso do substrato de cinco espécies simpátricas de *Chironius* (*C. bicarinatus*, *C. exoletus*, *C. foveatus*, *C. fuscus*, e *C. laevicollis*) da Mata Atlântica da Serra do Mar. Além disso, verificar a evolução do hábito arborícola entre estas espécies.

### III. MATERIAL E MÉTODOS

#### 1. Morfologia

Os dados de morfologia foram obtidos a partir de espécimes depositados na Coleção do Instituto Butantan (IB), São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo, Museu de História Natural do Capão da Imbuia (MHNCI), Curitiba e Museu Nacional (MNRJ), Rio de Janeiro. Todos os exemplares analisados são provenientes da Serra do Mar entre os estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro. Foram utilizados 84 exemplares de *Chironius bicarinatus* (48 machos e 36 fêmeas), 79 *C. exoletus* (38 machos e 41 fêmeas), 37 *C. foveatus* (25 machos e 12 fêmeas), 71 *C. fuscus* (42 machos e 29 fêmeas) e 82 *C. laevicollis* (37 machos e 45 fêmeas).

As seguintes variáveis foram mensuradas: comprimento rostro-cloacal (CRC); comprimento da cauda (CC); massa do corpo (M); comprimento total (CT), comprimento do tronco (CTRON), comprimento da cabeça (CCAB); largura da cabeça (LCAB); diâmetro da órbita (DO); altura do corpo (AC); largura do corpo (LC), distância do rostro ao coração (DRC); distância do coração a cloaca (DCCLO) e largura da escama ventral (LEV). As variáveis AC, LC e LEV foram obtidas no meio do corpo. Todas as variáveis foram medidas com auxílio de fita métrica (precisão de 1 mm), paquímetro digital (precisão de 0,05 mm) e dinamômetros portáteis (precisão de 1 g). A massa do corpo foi avaliada após drenagem do excesso de líquido preservativo em papel toalha (*cf.* MARTINS *et al.*, 2001), por um período arbitrário de duas horas. Fêmeas com ovos ou folículos ovarianos em estágio avançado foram excluídas da análise de robustez.

## 2. Dieta

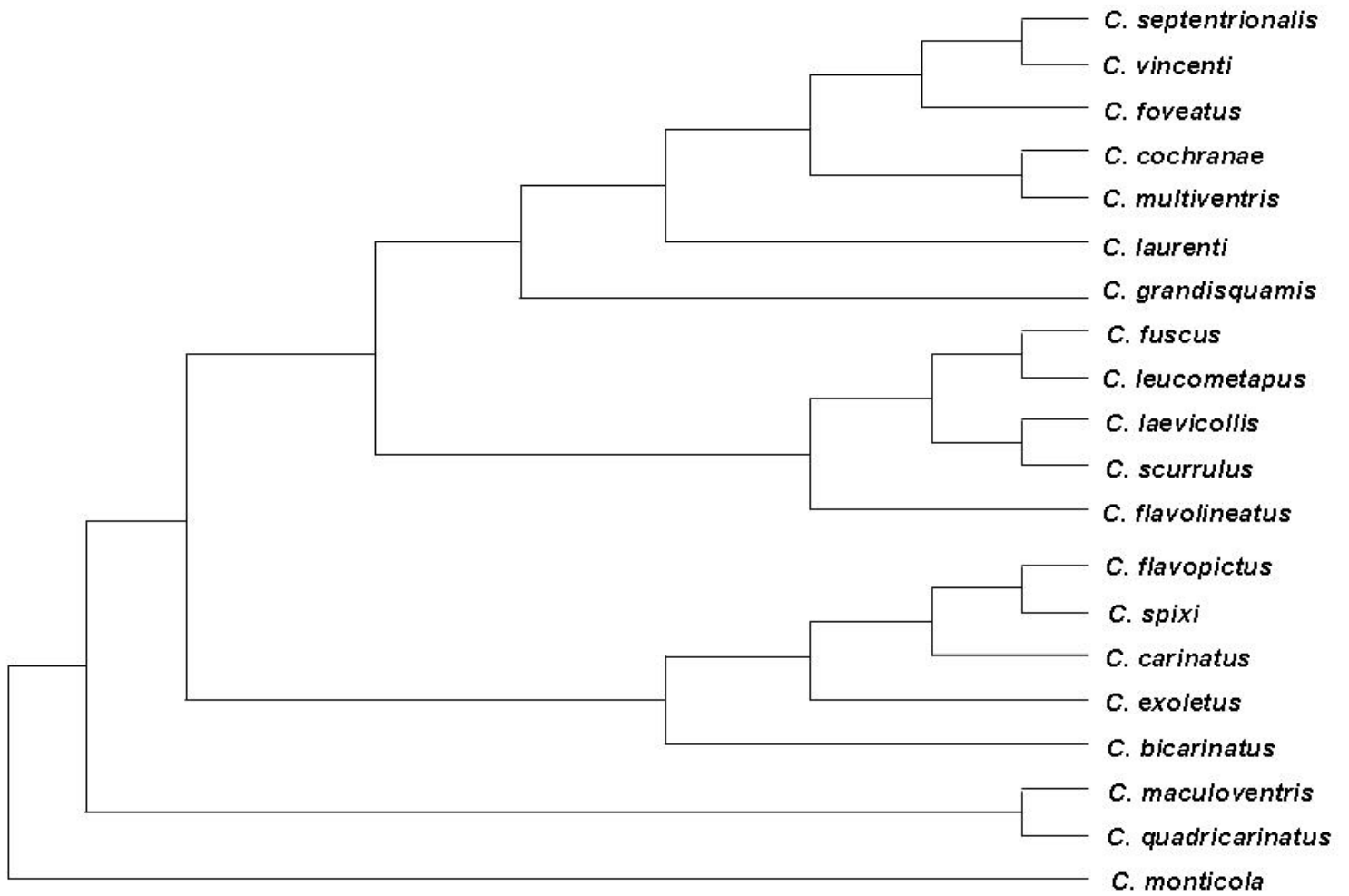
Os dados de dieta foram obtidos, após detecção dos conteúdos, por meio de incisão ventral na altura do estômago e os itens alimentares encontrados foram removidos para identificação. Foram examinados 196 exemplares de *C. bicarinatus* (5,1% apresentaram conteúdo estomacais), 195 de *C. exoletus* (13,8% com conteúdo estomacal), 88 *C. foveatus* (7,9% de conteúdos estomacais), 151 de *C. fuscus* (5,3% com conteúdo estomacal) e 90 *C. laevicollis* (6,7% de conteúdos estomacais). Os conteúdos foram identificados até o menor nível taxonômico possível, com auxílio de outros pesquisadores. Indivíduos subadultos foram incluídos na amostragem da dieta. Quando possível, a massa da presa foi estimada. As presas foram classificadas quanto ao uso do substrato, com base em informações de campo disponíveis (q.v. HEYER *et al.*, 1990, HADDAD & SAZIMA, 1992, HADDAD & SAWAYA, 2000), para inferir o principal substrato de forrageio de cada espécie de serpente (ver MARQUES & SAZIMA, 2004).

### **3. Uso do substrato**

Para tentar caracterizar a utilização do substrato foram compiladas informações da literatura e de outros pesquisadores obtidas no campo sobre uso de substrato dos adultos das espécies de *Chironius* (ver método semelhante em MARTINS *et al.*, 2001). Estas informações foram agrupadas em duas categorias: (1) o número total de indivíduos encontrado em cada substrato e (2) o número total de avistamentos de indivíduos ativos. Essa separação foi feita porque muitas das informações disponíveis não discriminaram os indivíduos ativos dos inativos.

#### **4. Evolução do hábito arborícola**

Por fim, alguns caracteres (distância do rostro ao coração, número de escamas ventrais e subcaudais - estes dois últimos obtidos em DIXON *et al.*, 1993), porcentagem de uso do substrato arborícola e a porcentagem de anfíbios anuros terrestres apresados foram otimizados na hipótese filogenética adaptada da proposta de HOLLIS (2006; Figura 2). O caráter DRC foi transformado em razão a partir do DCCL0, para eliminar a influência do tamanho corporal, como variável para otimização. O número de escamas ventrais ao longo do corpo de uma serpente corresponde, em Colubroidea, ao número de vértebras, que aumentam conforme o indivíduo aumenta de tamanho (ALEXANDER & GANS, 1966; LINDELL, 1994), assim pode-se avaliar o aumento ou redução do tamanho do corpo por meio destes caracteres. Além disso, um possível aumento no tamanho da cauda pode ser advindo de duas fontes distintas de variação da razão cauda/corpo (aumentar o tamanho da cauda ou diminuir o tamanho do corpo; POLLY *et al.*, 2001). As otimizações foram efetuadas através do método de parcimônia linear no programa Mesquite 1.05 (MADDISON & MADDISON, 1997).



**Figura 2.** Hipótese filogenética adaptada de HOLLIS (2006), utilizada para interpretação da evolução do uso do ambiente arbóreo em cinco espécies de *Chironius* da Mata Atlântica.

## 5. Análise dos dados

O CRC foi comparado entre as espécies, por análise de variância (ANOVA) e entre sexos de mesma espécie por teste *t*. As variáveis de forma do corpo foram comparadas por análise de covariância (ANCOVA), sendo elas: CC, M, CCAB, LCAB, DO, LC, DRC e LEV. Para a variável CC, a variável de tamanho utilizada foi o CRC. Para M, a variável de tamanho utilizada, ou seja, a covariável foi o CTOTAL; para as variáveis CCAB e LCAB foi utilizada a covariável CTRON. A covariável CCAB foi utilizada para a variável DO. Para a variável LC foi utilizada a covariável AC, para a variável DRC foi utilizada como covariável, DCCLO e por fim para LEV utilizou-se como covariável CRC. A análise de covariância elimina o efeito do tamanho do corpo (independente) nas variáveis de forma (dependentes).

Para se obter a posição relativa do coração no corpo das serpentes dividiu-se a média do CRC pela média do DRC. A relação entre o DRC e a CC foi analisada através de regressão linear (ZAR, 1999). Para detectar diferenças entre pares de espécies, foi utilizado o teste *a posteriori* de Tukey. Todos os testes foram baseados em ZAR (1999). Os sexos foram analisados separadamente para evitar ruídos como a presença do músculo retrator do hemipênis nos machos – que torna maior a cauda nesse sexo (ver MARTINS *et al.*, 2001) ou estado reprodutivo de fêmeas, que altera muito sua robustez. Todas as análises foram realizadas no pacote estatístico STATISTICA versão 7.1 (STATSOFT, 2005).

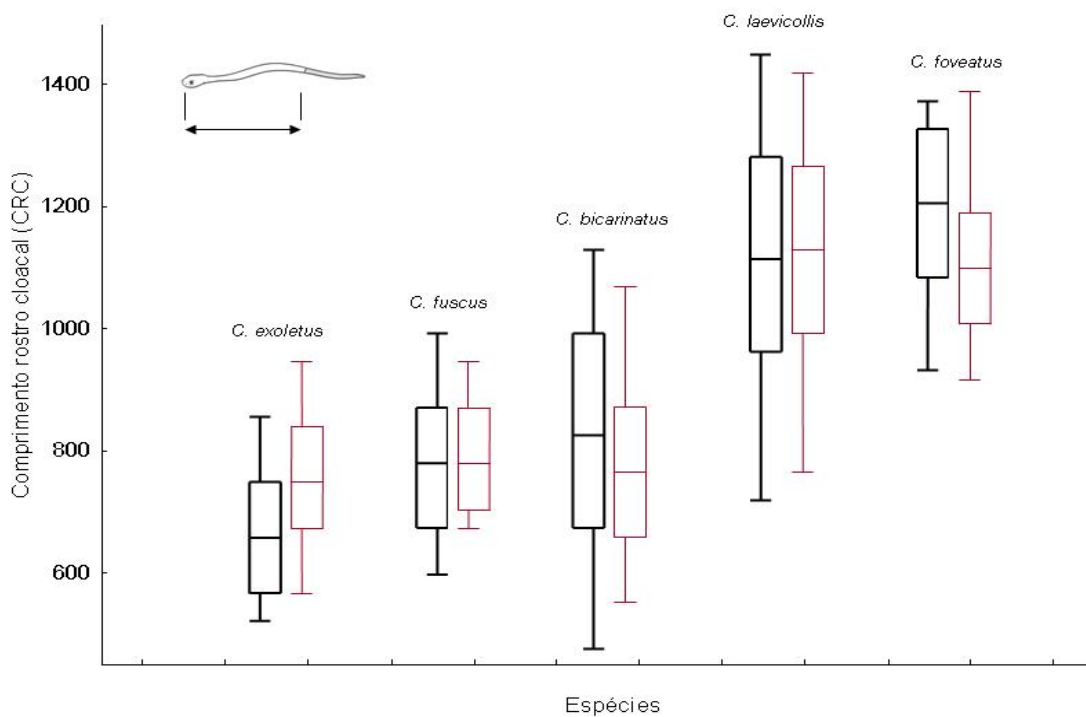
Além disso, ilustrou-se a variação da forma do corpo das espécies por meio de Análise de Componentes Principais (ACP; MANLY, 1986), utilizando o programa MVSP, versão 3.1 (KOVACH, 1999). Para a realização da Análise de Componentes Principais, os dados foram transformados em logaritmos de base natural, e em seguida foram calculados

os resíduos das regressões lineares entre as variáveis em estudo e as variáveis estimadoras do tamanho corpo. Este procedimento foi adotado para eliminar a influência do tamanho sobre as variáveis examinadas, as quais passaram a ser consideradas variáveis de forma (LOSOS, 1990; ZAR, 1999). Por fim, os resíduos das regressões foram estandardizados juntamente com o CRC bruto para homogeneização das variâncias.

## IV. RESULTADOS

### 1. Morfologia

*Tamanho do corpo.* Os machos das cinco espécies diferiram entre si em relação ao CRC ( $F_{(4, 178)} = 97,6; p \ll 0,01$ ). *Chironius laevicollis* e *C. foveatus* são as maiores espécies, ao passo que *C. exoletus* é a menor (Figura 3). Entre as fêmeas, novamente *C. laevicollis* e *C. foveatus* são as maiores, diferindo do restante das espécies ( $F_{(4, 143)} = 88,9; p \gg 0,01$ ; Figura 3).



**Figura 3.** Comprimento rostro-cloacal em machos (caixas pretas) e fêmeas (caixas vermelhas) das espécies de *Chironius*. Linhas dentro das caixas = médias; caixas = desvio-padrão; barras verticais = valores mínimos e máximos. Valores do eixo Y representados sob a forma bruta.

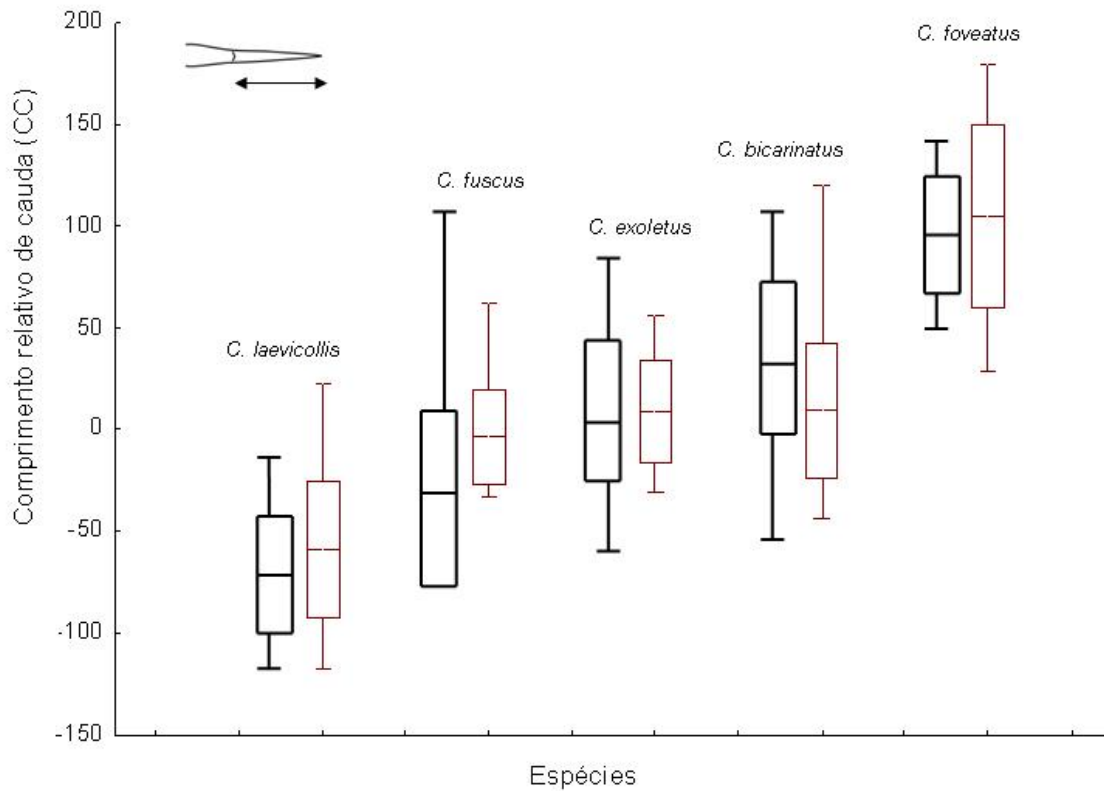
Na comparação intraespecífica, machos de *C. bicarinatus* foram maiores que as fêmeas (Tabela 1), diferindo marginalmente ( $t_{(g.l. 77)} = -1,79$ ;  $p = 0,06$ ). O mesmo padrão foi encontrado em *C. foveatus* ( $t_{(g.l. 32)} = -1,90$ ;  $p = 0,065$ ; Tabela 1). Fêmeas de *C. exoletus* foram significativamente maiores que machos ( $t_{(g.l. 76)} = 5,34$ ;  $p \gg 0,01$ ; Tabela 1). Já em *C. fuscus*, não houve diferença significativa de tamanho entre os sexos ( $t_{(g.l. 59)} = 0,38$ ;  $p = 0,70$ ; Tabela 1), assim como em *C. laevicollis* ( $t_{(g.l. 75)} = 0,50$ ;  $p = 0,61$ ; Tabela 1).

**Tabela 1.** Média, desvio-padrão e amplitude (entre parênteses) do comprimento rostro-cloacal entre os sexos das espécies de *Chironius*. Todos os valores estão representados em milímetros.

|                       | ♂                            | ♀                            |
|-----------------------|------------------------------|------------------------------|
| <i>C. bicarinatus</i> | 821,2 ± 153,8<br>(477-1115)  | 764,2 ± 109,2<br>(550-1066)  |
| <i>C. exoletus</i>    | 655,6 ± 83,7<br>(519-840)    | 756,1 ± 82,2<br>(569-924)    |
| <i>C. foveatus</i>    | 1184,4 ± 118,5<br>(920-1345) | 1102,4 ± 114,9<br>(921-1334) |
| <i>C. fuscus</i>      | 772,6 ± 93,8<br>(617-989)    | 772,6 ± 79,1<br>(672-929)    |
| <i>C. laevicollis</i> | 1104,3 ± 157,6<br>(710-1415) | 1121,6 ± 141<br>(742-1412)   |

*Tamanho da cauda.* Machos de *C. foveatus* apresentaram a maior cauda ( $F_{(4, 148)} = 79,27$ ;  $p << 0,01$ ) e os de *C. laevicollis* a menor (Figura 4). O mesmo padrão foi encontrado para as fêmeas ( $F_{(4, 119)} = 63,13$ ;  $p << 0,01$ ; Figura 4).

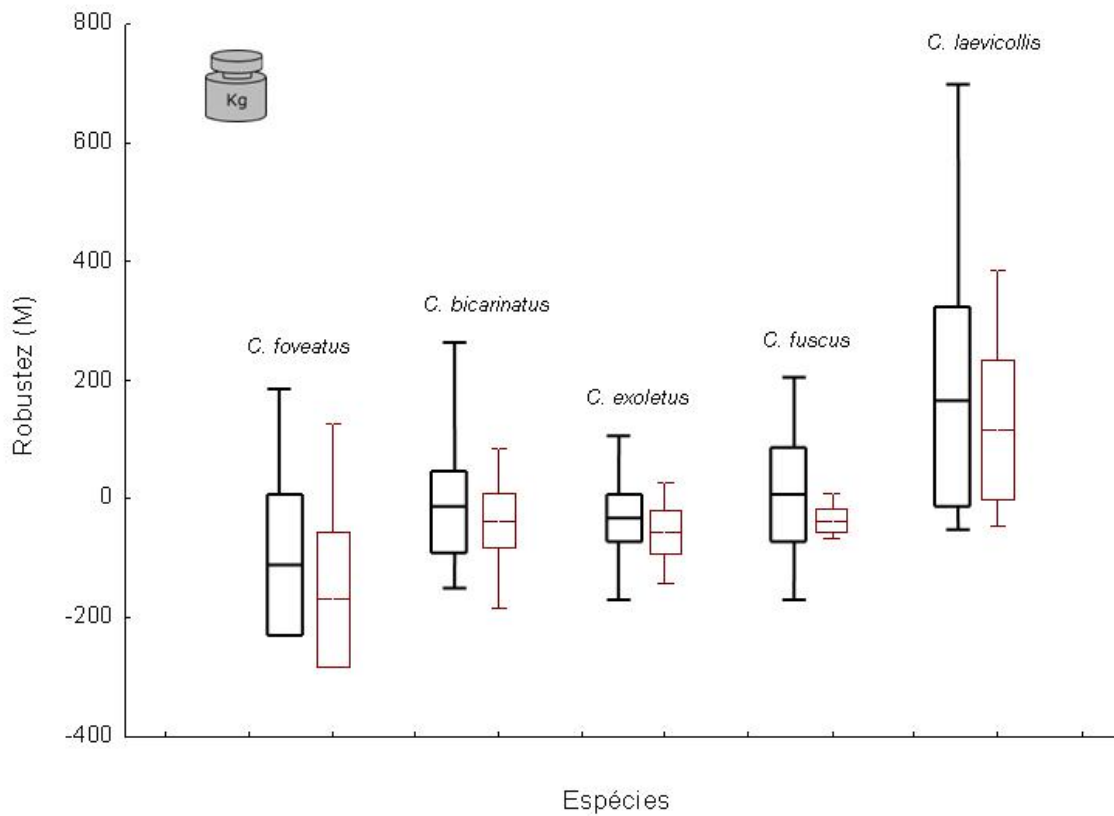
O tamanho da cauda dos machos de *C. bicarinatus* foi maior que das fêmeas conspecíficas ( $F_{(1, 71)} = 4,91$ ;  $p = 0,02$ ). Fêmeas de *C. fuscus* tiveram a cauda maior do que seus machos ( $F_{(1, 40)} = 7,08$ ;  $p = 0,01$ ). O restante das espécies não apresentou diferenças significativas entre machos e fêmeas (Figura 4).



**Figura 4.** Comprimento relativo da cauda em machos (caixas pretas) e fêmeas (caixas vermelhas) de *Chironius*. Linhas dentro das caixas = médias; caixas = desvio-padrão; barras verticais = valores mínimos e máximos. Valores do eixo Y representados sob a forma de resíduos.

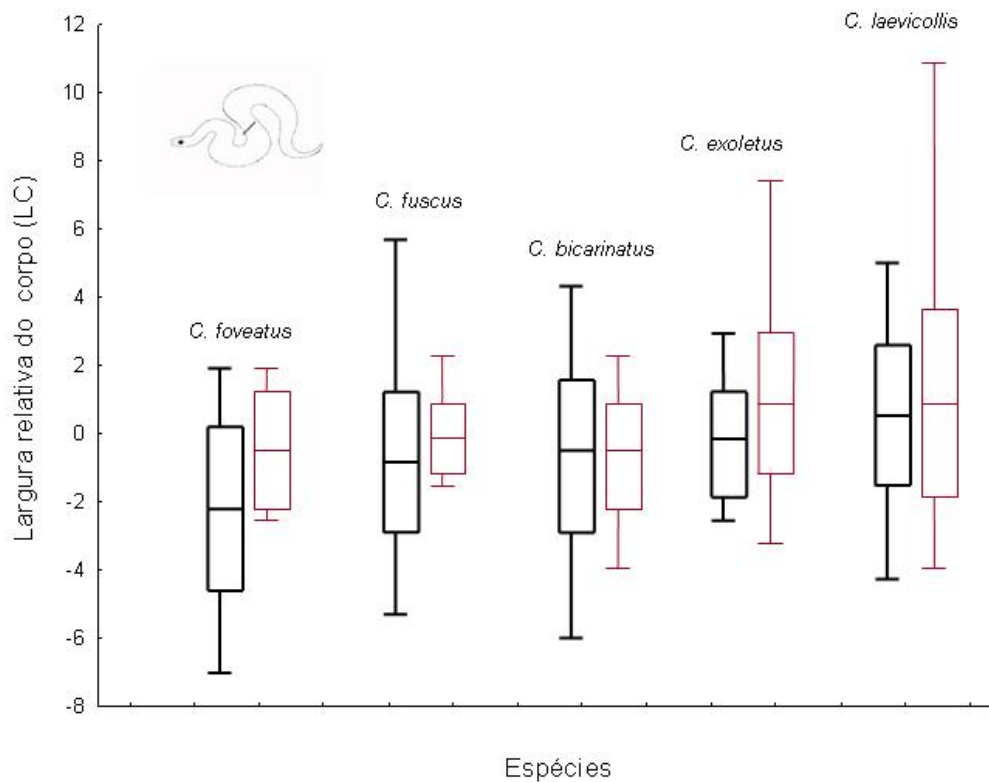
*Robustez.* *Chironius laevicollis* foi a espécie mais robusta do grupo, e *C. foveatus* a espécie mais delgada, tanto em machos ( $F_{(4, 158)} = 31,17$ ;  $p \ll 0,01$ ) como em fêmeas ( $F_{(4, 119)} = 38,48$ ;  $p \ll 0,01$ ). As outras três espécies não apresentaram diferenças de robustez entre si (Figura 5). Nas comparações intraespecíficas, *C. exoletus* e *C. laevicollis* não apresentaram

diferenças. Machos das espécies *C. bicarinatus* ( $F_{(1,76)} = 8,03$ ;  $p < 0,01$ ), *C. fuscus* ( $F_{(1,60)} = 6,31$ ;  $p = 0,01$ ) e *C. foveatus* ( $F_{(1,32)} = 6,01$ ;  $p = 0,02$ ) foram mais robustos que suas fêmeas (Figura 5).



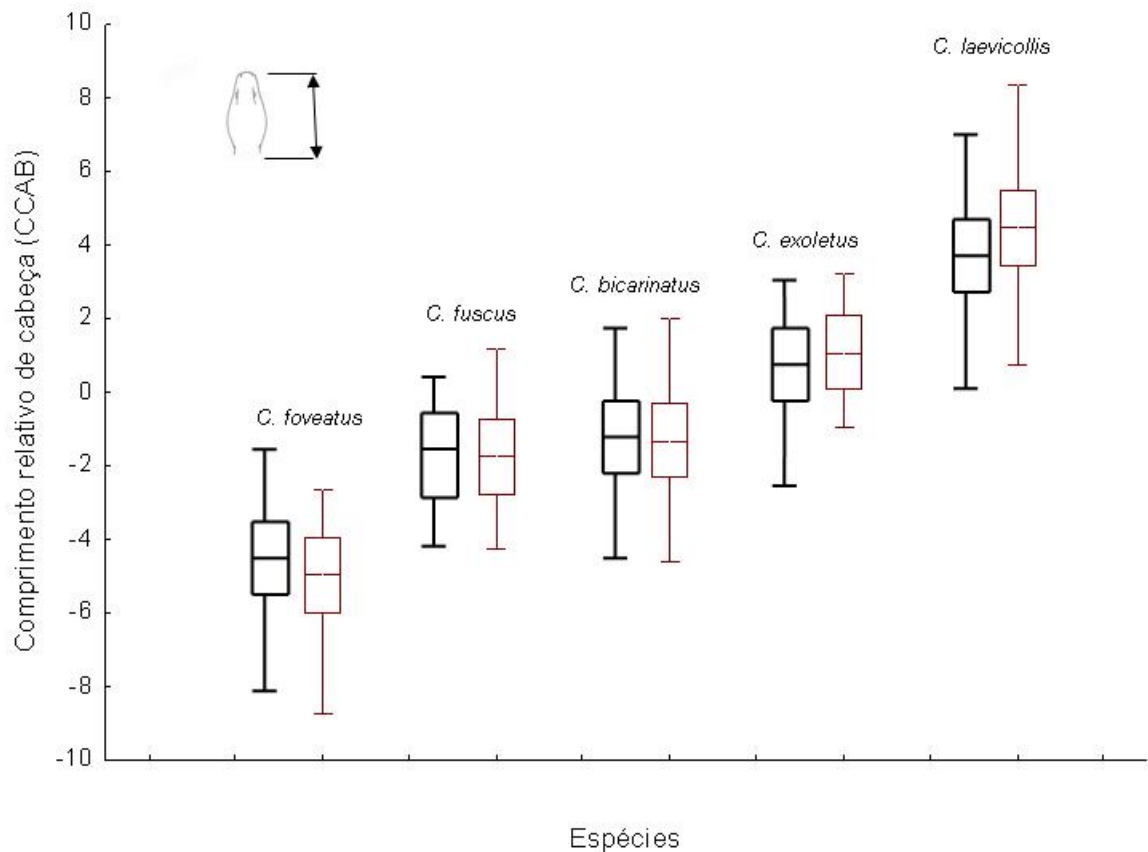
**Figura 5.** Robustez em machos (caixas pretas) e fêmeas (caixas vermelhas) das espécies de *Chironius*. Linhas dentro das caixas = médias; caixas = desvio-padrão; barras verticais = valores mínimos e máximos. Valores do eixo Y representados sob a forma de resíduos.

*Largura do corpo.* A largura relativa do corpo variou entre as espécies, onde *C. foveatus* apresentou o corpo mais comprimido lateralmente tanto em machos ( $F_{(4, 166)} = 5,92$ ;  $p << 0,01$ ) como em fêmeas ( $F_{(4, 134)} = 2,64$ ;  $p = 0,03$ ). A espécie de corpo menos achatado foi *C. laevicollis*. Na comparação entre sexos, não houve diferença significativa em nenhuma das espécies (Figura 6).



**Figura 6.** Largura do corpo em machos (caixas pretas) e fêmeas (caixas vermelhas) de *Chironius*. Linhas dentro das caixas = médias; caixas = desvio-padrão; barras verticais = valores mínimos e máximos. Valores do eixo Y representados sob a forma de resíduos.

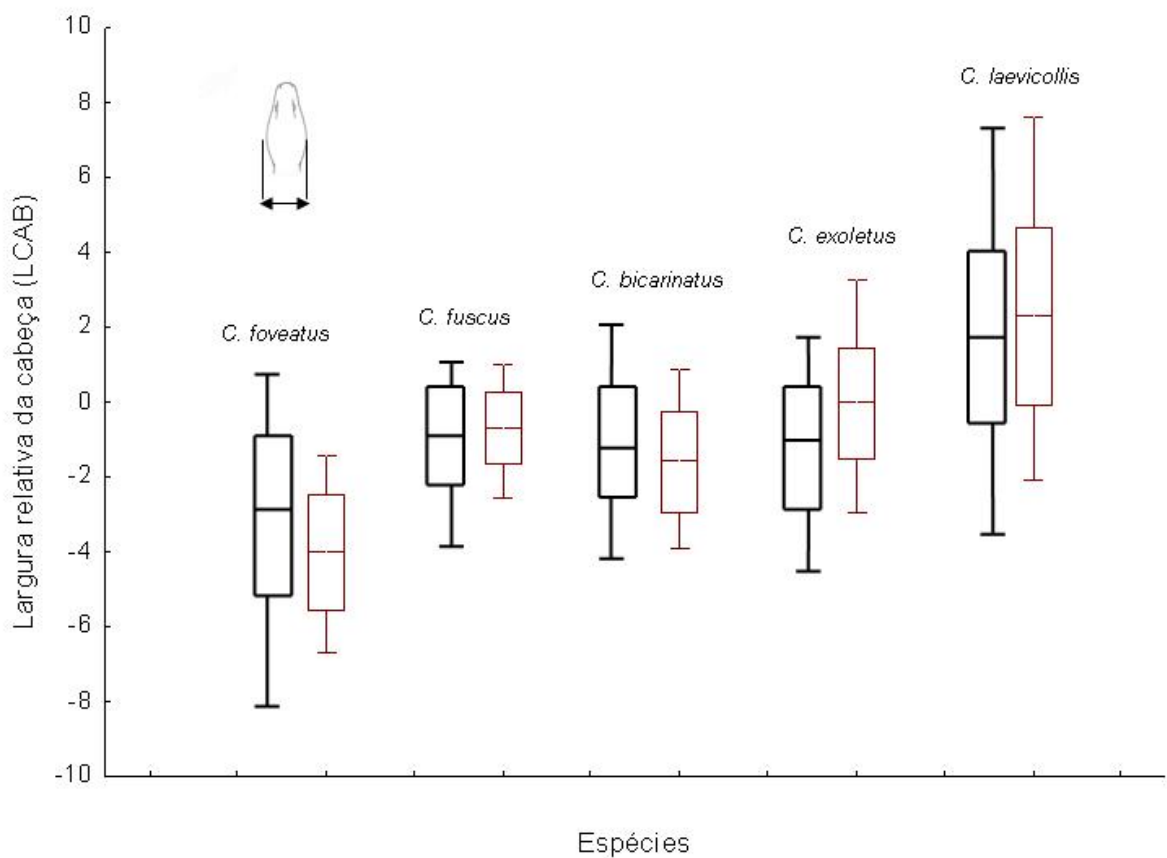
*Comprimento relativo da cabeça.* *Chironius laevicollis* apresentou o maior comprimento relativo de cabeça, tanto em machos ( $F_{(4, 157)} = 99,11$ ;  $p \ll 0,01$ ) como em fêmeas ( $F_{(4, 131)} = 87,26$ ;  $p \ll 0,01$ ) e *C. foveatus*, o menor comprimento (Figura 7). Fêmeas de *C. exoletus* apresentaram cabeças significativamente mais alongadas que os machos ( $F_{(1, 74)} = 5,28$ ;  $p = 0,02$ ), ao passo que machos de *C. foveatus* tiveram cabeça maior que suas fêmeas ( $F_{(1, 29)} = 6,33$ ;  $p = 0,01$ ). Quanto às demais espécies, não houve diferenças significativas (Figura 7).



**Figura 7.** Comprimento relativo de cabeça em machos (caixas pretas) e fêmeas (caixas vermelhas) de *Chironius*. Linhas dentro das caixas = médias; caixas = desvio-padrão; barras verticais = valores mínimos e máximos. Valores do eixo Y representados sob a forma de resíduos.

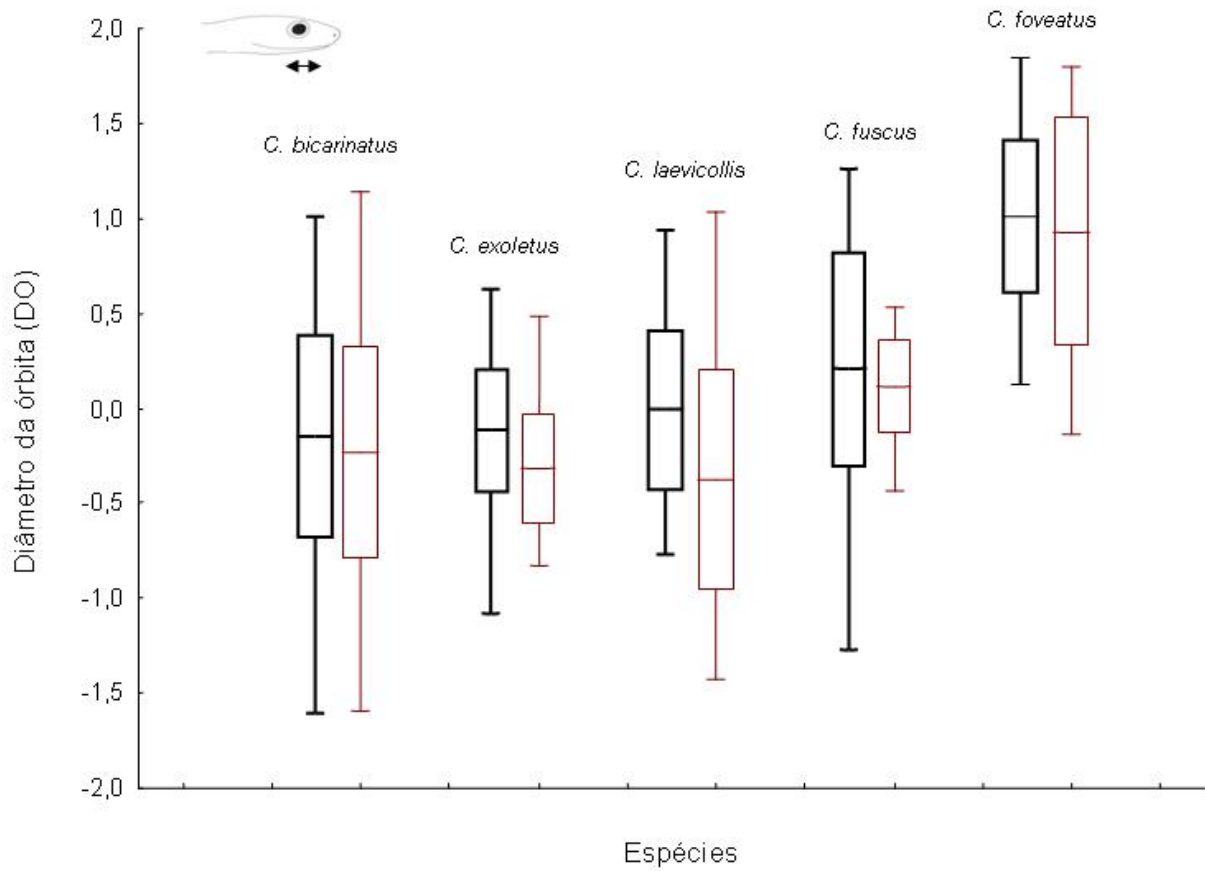
*Largura relativa da cabeça.* O padrão se repete como nos resultados de CCAB, *C. laevicollis* apresentou a maior largura relativa de cabeça tanto nos machos ( $F_{(4, 165)} = 24,91$ ;  $p << 0,01$ ) quanto em fêmeas ( $F_{(4, 127)} = 31,8$ ;  $p << 0,01$ ). Novamente fêmeas de *C. exoletus*

foram significativamente maiores ( $F_{(1, 74)} = 5,13$ ;  $p = 0,02$ ) que machos conspecíficos e machos de *C. foveatus* maiores que as fêmeas ( $F_{(1, 30)} = 4,36$ ;  $p = 0,04$ ; Figura 8).



**Figura 8.** Largura relativa da cabeça em machos (caixas pretas) e fêmeas (caixas vermelhas) de *Chironius*. Linhas dentro das caixas = médias; caixas = desvio-padrão; barras verticais = valores mínimos e máximos. Valores do eixo Y representados sob a forma de resíduos.

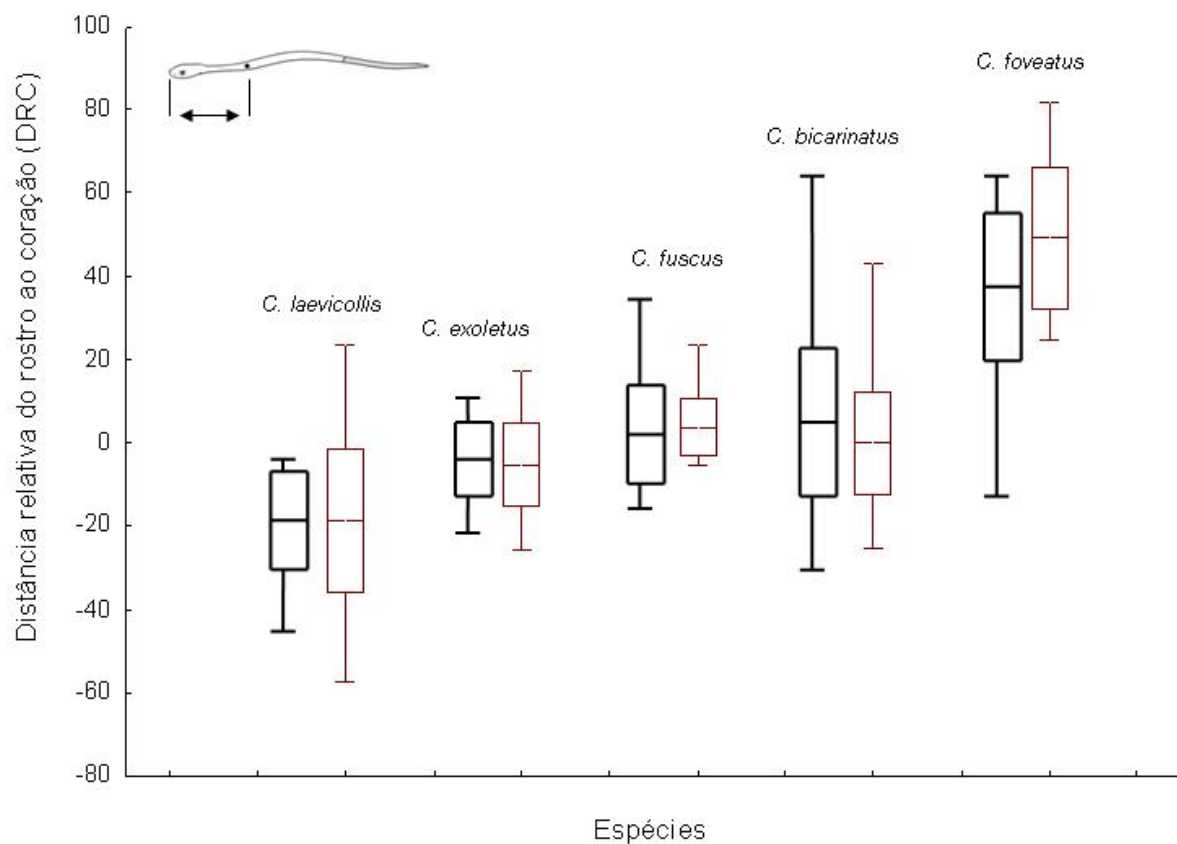
*Diâmetro da órbita.* Ambos os sexos de *C. foveatus* possuem olhos maiores que as demais espécies (machos-  $F_{(4, 154)} = 21,46$ ;  $p = 0,01$ ; fêmeas-  $F_{(4, 120)} = 17,08$ ;  $p << 0,01$ ). Machos têm sempre olhos maiores que as fêmeas conspecíficas, porém diferenças significativas foram encontradas somente em *C. exoletus* ( $F_{(1, 75)} = 6,91$ ;  $p = 0,01$ ) e *C. laevicollis* ( $F_{(1, 70)} = 7,02$ ;  $p = 0,01$ ; Figura 9).



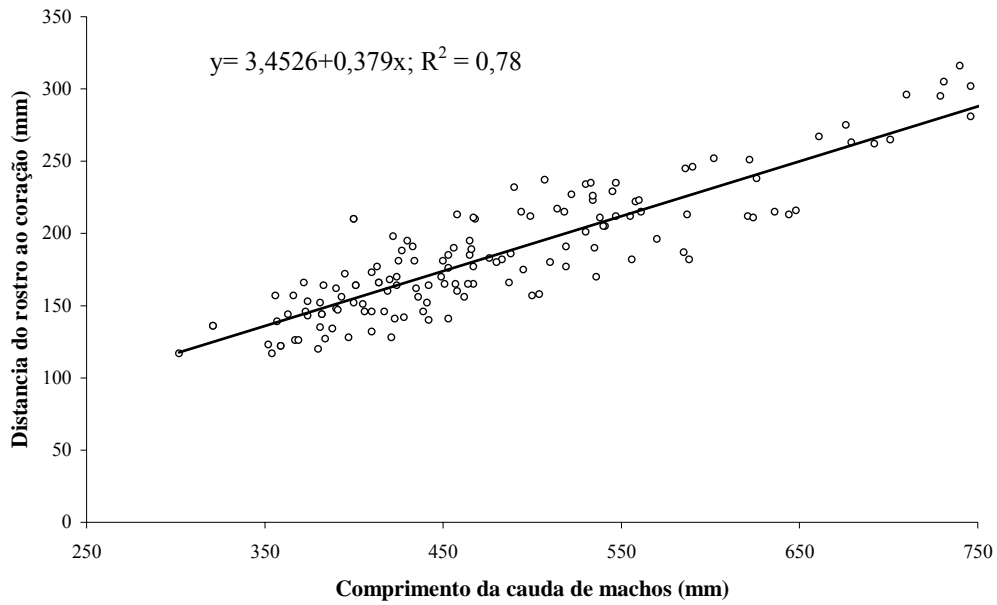
**Figura 9.** Diâmetro da órbita em machos (caixas pretas) e fêmeas (caixas vermelhas) de *Chironius*. Linhas dentro das caixas = médias; caixas = desvio-padrão; barras verticais = valores mínimos e máximos. Valores do eixo Y representados sob a forma de resíduos.

*Distância relativa do rostro ao coração.* *Chironius foveatus* apresentou a maior distância relativa do rostro ao coração, tanto em machos (todos os machos diferem entre si e as

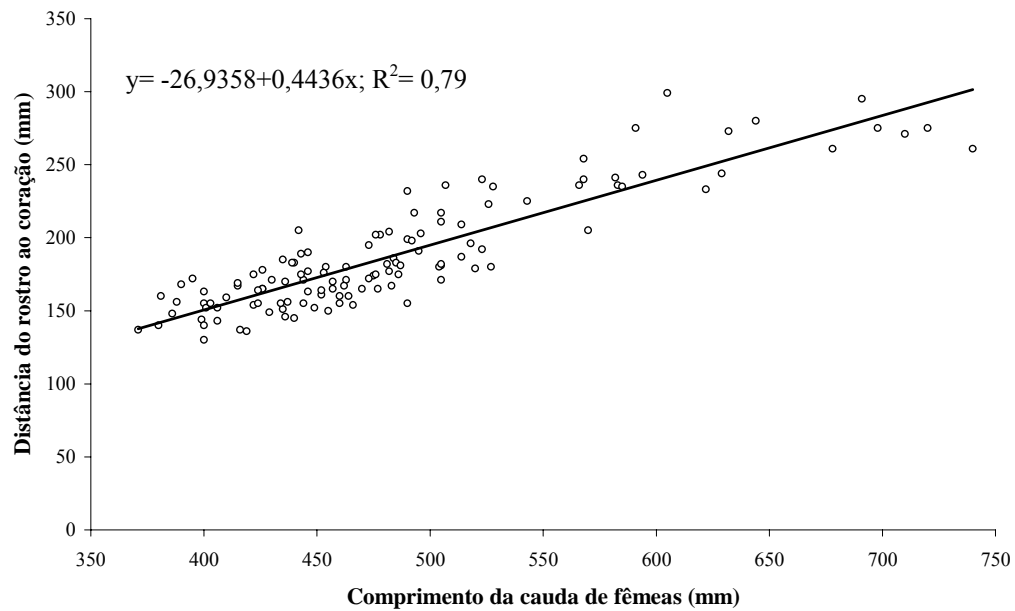
fêmeas de *C. fove* e *C. lae* são diferentes entre si e do resto) ( $F_{(4, 168)} = 71,7$ ;  $p << 0,01$ ) como em fêmeas ( $F_{(4, 133)} = 25,9$ ;  $p << 0,01$ ). O coração está mais próximo da cabeça nos machos e fêmeas de *C. laevicollis* (Figura 10). Machos de *C. bicarinatus* têm o coração mais caudal em relação as fêmeas ( $F = 4,63$ ;  $p = 0,03$ ,  $n = 74$ ); também há diferença em *C. exoletus* ( $f = 13,27$ ;  $p >> 0,01$ ;  $n = 77$ ), e também para *C. foveatus* ( $f = 4,62$ ;  $p = 0,04$ ,  $n = 28$ ). A posição relativa do coração (DRC/CRC) variou de 19,3% distante da cabeça, em *C. laevicollis* até 24,6% em *C. foveatus*. A distância do rostro ao coração apresentou correlação positiva com o comprimento caudal (Figuras 11 e 12).



**Figura 10.** Distância relativa do rostro ao coração em machos (caixas pretas) e fêmeas (caixas vermelhas) de *Chironius*. Linhas dentro das caixas = médias; caixas = desvio-padrão; barras verticais = valores mínimos e máximos. Valores do eixo Y representados sob a forma de resíduos.

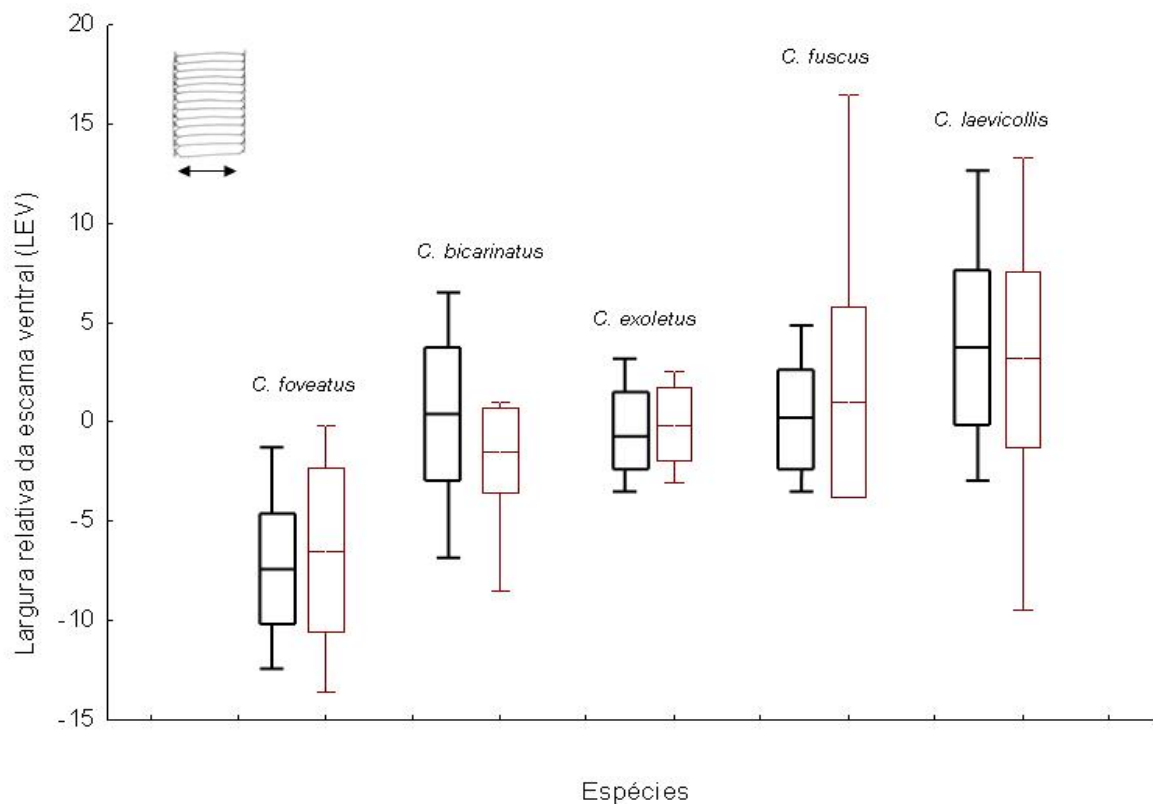


**Figura 11.** Relação entre o comprimento da cauda e a distância do rostro ao coração em machos ( $p >> 0,01$ ;  $N = 147$ ).



**Figura 12.** Relação entre o comprimento da cauda e a distância do rostro ao coração em fêmeas ( $p >> 0,01$ ;  $N = 122$ ).

*Largura da escama ventral.* *Chironius laevicollis* apresentou a maior largura relativa da escama ventral, tanto em machos ( $F_{(4, 112)} = 38,02$ ;  $p << 0,01$ ) como em fêmeas ( $F_{(4, 94)} = 13,38$ ;  $p << 0,01$ ). *Chironius foveatus* também teve diferença significativa, com a menor largura, das outras espécies tanto em machos como em fêmeas (Figura 13). Dentre as diferenças intraespecíficas, machos de *C. bicarinatus* possuem maior largura relativa da escama ventral que suas fêmeas ( $F_{(1, 57)} = 6,36$ ;  $p = 0,01$ ). Nas demais espécies não houve variação significativa (Figura 13).



**Figura 13.** Largura relativa da escama ventral em machos (caixas pretas) e fêmeas (caixas vermelhas) de *Chironius*. Linhas dentro das caixas = médias; caixas = desvio-padrão; barras verticais = valores mínimos e máximos. Valores do eixo Y representados sob a forma de resíduos.

A análise de componentes principais (ACP) da morfologia dos machos é explicada em seis eixos (componentes principais), sendo que os dois primeiros explicam 50,62% da variação (Tabelas 2 e 3). O eixo 1 (30,6%) ilustra um gradiente relacionado principalmente ao comprimento de cabeça no sentido positivo e comprimento de cauda no sentido negativo. O eixo 2 (19,9%) ilustra um gradiente relacionado principalmente à robustez

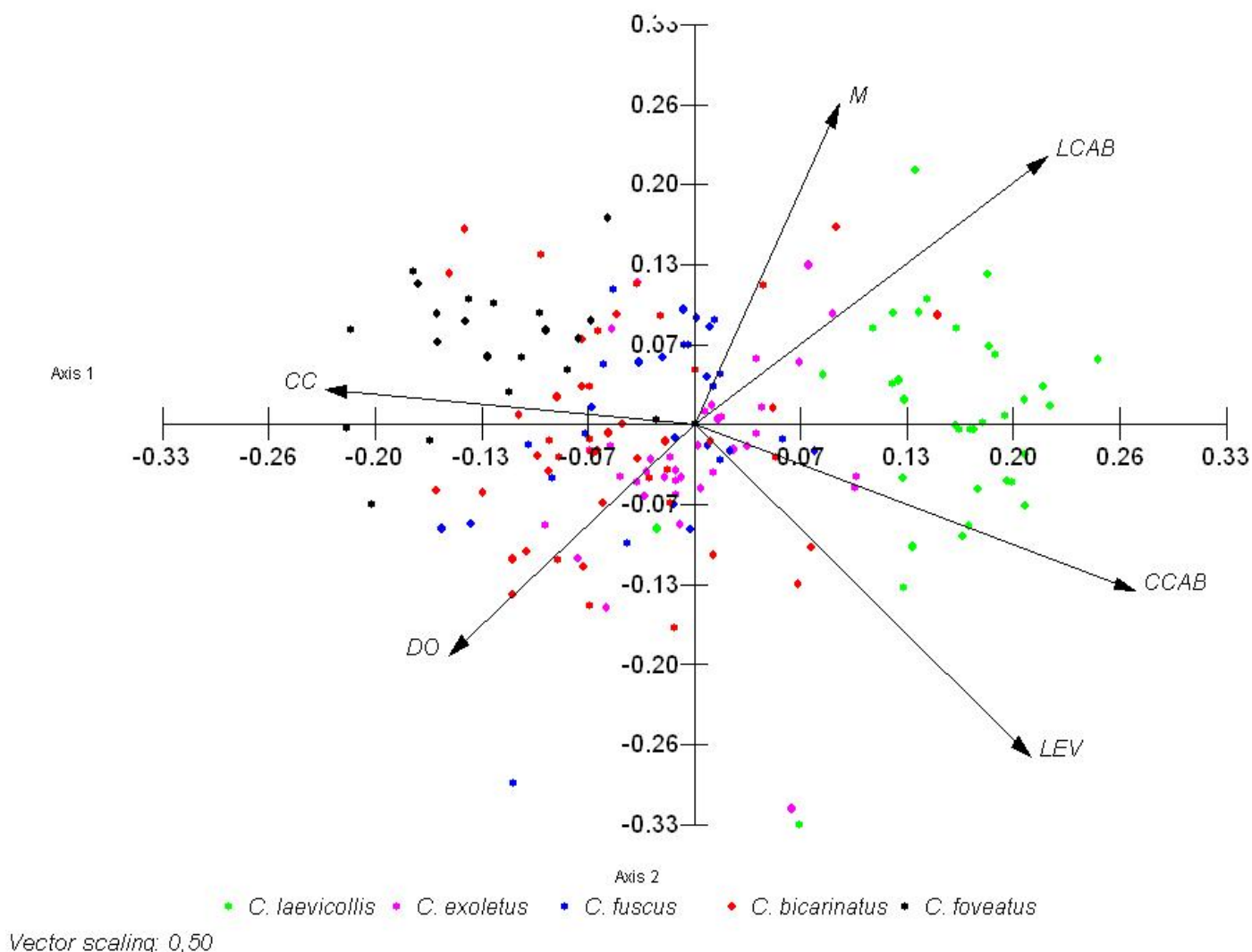
(Figura 14). *Chironius foveatus* destaca-se pelo tamanho de cauda e *C. laevicollis* separa-se pelo tamanho grande de cabeça e maior robustez. As demais espécies surgem como gradações entre os extremos (Figura 14).

**Tabela 2.** Autovalores e porcentagens da variância explicada e acumulada pelos seis componentes principais (eixos 1 a 6) da Análise de Componentes Principais (ACP) para seis variáveis do corpo entre machos das espécies de *Chironius*.

|                       | Eixo 1 | Eixo 2 | Eixo 3 | Eixo 4 | Eixo 5 | Eixo 6 |
|-----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Autovalores           | 1,838  | 1,2    | 0,953  | 0,825  | 0,697  | 0,487  |
| Porcentagem           | 30,636 | 19,992 | 15,883 | 13,751 | 11,624 | 8,115  |
| Porcentagem acumulada | 30,636 | 50,628 | 66,511 | 80,261 | 91,885 | 100    |

**Tabela 3.** Autovetores dos primeiros seis componentes principais (eixos 1 a 6) da Análise de Componentes Principais (ACP) para seis variáveis do corpo entre machos das espécies de *Chironius*.

|      | Eixo 1        | Eixo 2        | Eixo 3        | Eixo 4        | Eixo 5       | Eixo 6        |
|------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------------|---------------|
| CC   | <b>-0,457</b> | 0,057         | <b>-0,299</b> | <b>0,587</b>  | <b>0,576</b> | <b>0,148</b>  |
| CCAB | <b>0,547</b>  | <b>-0,275</b> | <b>-0,204</b> | <b>0,174</b>  | <b>0,347</b> | <b>-0,658</b> |
| LCAB | <b>0,438</b>  | <b>0,442</b>  | -0,007        | <b>-0,365</b> | <b>0,573</b> | <b>0,388</b>  |
| M    | <b>0,18</b>   | <b>0,529</b>  | <b>0,61</b>   | <b>0,528</b>  | -0,089       | <b>-0,167</b> |
| DO   | <b>-0,305</b> | <b>-0,38</b>  | <b>0,681</b>  | <b>-0,268</b> | <b>0,456</b> | <b>-0,136</b> |
| LEV  | <b>0,417</b>  | <b>-0,549</b> | <b>0,182</b>  | <b>0,375</b>  | -0,053       | <b>0,59</b>   |



**Figura 14.** Diagrama de ordenação (“biplot”) de machos (pontos) das espécies de *Chironius* analisadas em relação a seis variáveis do corpo (resíduos de regressão), ao longo do 1º e 2º eixos da análise de componentes principais (ACP).

A variação total da morfologia de fêmeas é explicada em oito eixos e os dois primeiros respondem por 50,6%. O eixo 1 (36%) ilustra um gradiente relacionado ao aumento do tamanho da cabeça no sentido positivo e no sentido negativo, aumento da distância do rostro ao coração e comprimento de cauda. O eixo 2 tem 14,6% da variação e no sentido positivo ilustra um gradiente relacionado à largura do corpo. No sentido

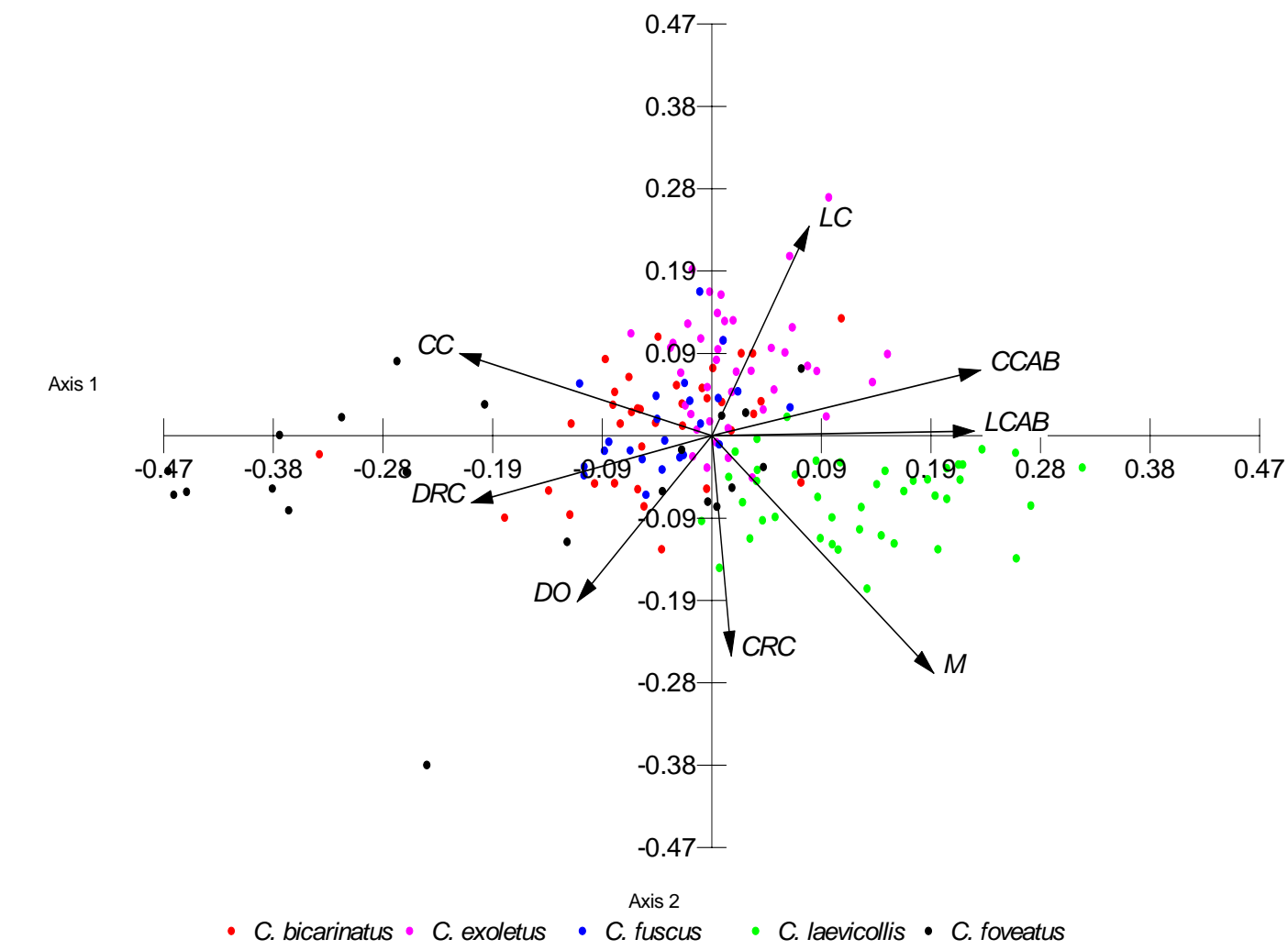
negativo o comprimento rostro-cloacal, a massa e o diâmetro da órbita são ilustrados (Figura 15; Tabelas 4 e 5). *Chironius laevicollis* tem a maior robustez entre as fêmeas, além de tamanho grande de cabeça e corpo. *Chironius foveatus* compartilha tamanho grande de corpo, mas difere pela cauda também alongada e coração mais caudal. Estas duas espécies perfazem os extremos da variação morfológica encontrada (Figura 15).

**Tabela 4.** Autovalores e porcentagens da variância explicada e acumulada pelos oito componentes principais (eixos 1 a 8) da Análise de Componentes Principais (ACP) para oito do corpo entre fêmeas das espécies de *Chironius*.

|                       | Eixo 1 | Eixo 2 | Eixo 3 | Eixo 4 | Eixo 5 | Eixo 6 | Eixo 7 | Eixo 8 |
|-----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Autovalores           | 2,881  | 1,166  | 1,126  | 0,847  | 0,708  | 0,571  | 0,392  | 0,307  |
| Porcentagem           | 36,017 | 14,57  | 14,074 | 10,592 | 8,855  | 7,143  | 4,906  | 3,843  |
| Porcentagem acumulada | 36,017 | 50,588 | 64,661 | 75,254 | 84,108 | 91,251 | 96,157 | 100    |

**Tabela 5.** Autovetores dos primeiros oito componentes principais (eixos 1 a 8) da Análise de Componentes Principais (ACP) para oito variáveis do corpo entre fêmeas das espécies de *Chironius*.

|      | Eixo 1        | Eixo 2        | Eixo 3       | Eixo 4        | Eixo 5        | Eixo 6        | Eixo 7        | Eixo 8        |
|------|---------------|---------------|--------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| CRC  | 0,034         | <b>-0,503</b> | <b>0,649</b> | <b>-0,407</b> | <b>-0,235</b> | <b>0,228</b>  | <b>-0,164</b> | <b>0,156</b>  |
| CC   | <b>-0,433</b> | <b>0,188</b>  | <b>0,226</b> | -0,007        | <b>0,308</b>  | <b>0,516</b>  | <b>0,599</b>  | 0,081         |
| CCAB | <b>0,461</b>  | <b>0,15</b>   | <b>0,113</b> | <b>0,176</b>  | <b>0,11</b>   | <b>0,581</b>  | <b>-0,235</b> | <b>-0,562</b> |
| LCAB | <b>0,45</b>   | 0,011         | <b>0,144</b> | <b>0,221</b>  | <b>0,56</b>   | 0,007         | <b>-0,11</b>  | <b>0,634</b>  |
| M    | <b>0,381</b>  | <b>-0,542</b> | -0,079       | -0,003        | <b>0,206</b>  | <b>-0,227</b> | <b>0,605</b>  | <b>-0,306</b> |
| DRC  | <b>-0,412</b> | <b>-0,153</b> | <b>0,207</b> | -0,039        | <b>0,643</b>  | <b>-0,285</b> | <b>-0,364</b> | <b>-0,366</b> |
| DO   | <b>-0,231</b> | <b>-0,379</b> | <b>0,149</b> | <b>0,855</b>  | <b>-0,215</b> | 0,046         | -0,025        | 0,023         |
| LC   | <b>0,167</b>  | <b>0,478</b>  | <b>0,65</b>  | <b>0,142</b>  | <b>-0,147</b> | <b>-0,547</b> | <b>0,217</b>  | <b>-0,152</b> |



**Figura 15.** Diagrama de ordenação (“biplot”) de fêmeas (pontos) das espécies de *Chironius* analisadas em relação a oito variáveis do corpo (resíduos de regressão), ao longo do 1º e 2º eixos da análise de componentes principais (ACP).

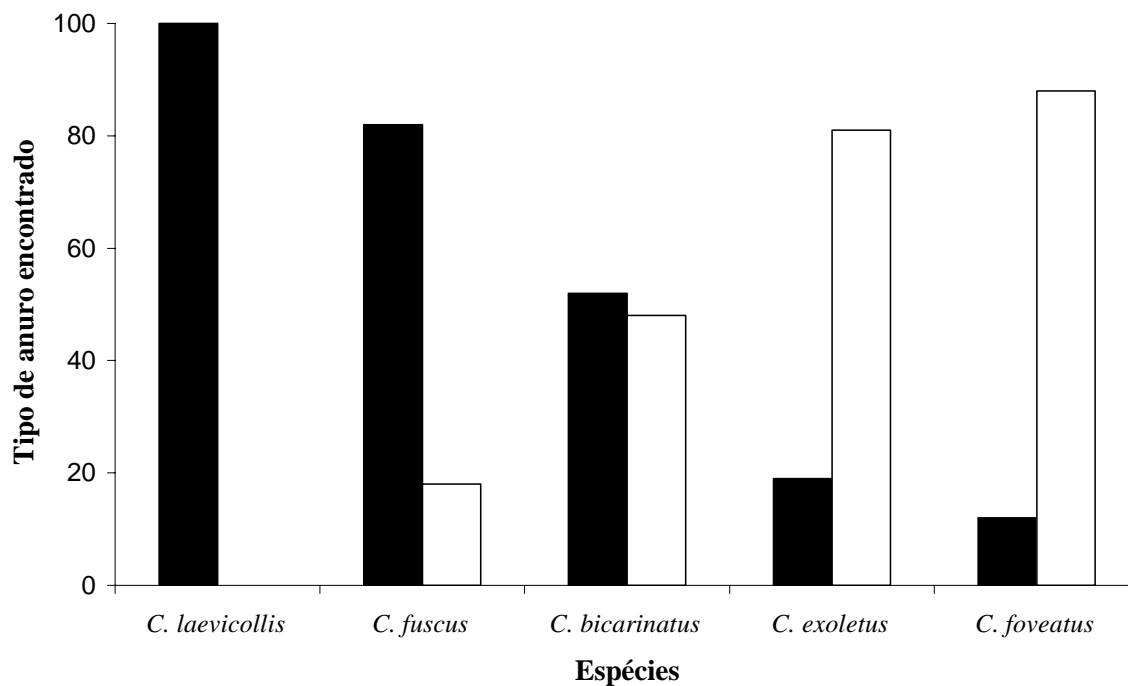
## 2. Dieta

Dados da literatura e obtidos neste trabalho sugerem que *C. bicarinatus* aprese anfíbios arborícolas e terrestres na mesma proporção (Figura 16, Tabela 6). *Chironius exoletus* se alimenta principalmente de anuros arborícolas. A espécie *C. foveatus* é a que consome maior proporção de anuros arborícolas. *Chironius fuscus* consome mais frequentemente anuros terrestres. Em *C. laevicollis* só foram encontrados anfíbios terrestres (Figura 16; Tabela 6). Não houve diferença aparente no tamanho de presa consumida entre machos e fêmeas, no entanto a massa das presas ingeridas por fêmeas de *C. exoletus* (N=2) foi superior à massa de presas ingeridas por machos (N=2). Ainda foram registrados: dois indivíduos de *Hemidactylus mabouia* para *C. exoletus*, um para *C. foveatus* e um ninhego de *Columba* sp. para *C. fuscus* (Tabela 8). A relação de massa presa/predador variou de 0,006 a 0,28 (Tabela 7).

**Tabela 6.** Conteúdos estomacais encontrados em exemplares preservados das espécies de *Chironius*. Em parênteses estão indicados dados da literatura \*. NI – anfíbios anuros não identificados ou outras presas (q.v. texto).

|                       | Hylidae    | Leptodactylidae | NI        |
|-----------------------|------------|-----------------|-----------|
| <i>C. bicarinatus</i> | 7<br>(19)  | 2<br>(25)       | 1<br>(9)  |
| <i>C. exoletus</i>    | 13<br>(81) | 1<br>(23)       | 2<br>(14) |
| <i>C. foveatus</i>    | 8<br>(13)  |                 | 1<br>(2)  |
| <i>C. fuscus</i>      | 2<br>(8)   | 3<br>(35)       | 2<br>(18) |
| <i>C. laevicollis</i> |            | 7<br>(6)        |           |

\* DI-BERNARDO, 1998; DIXON *et al.*, 1993; HARTMANN 2005; MARQUES & SAZIMA, 2004; MORATO, 2005; ROCHA *et al.*, 1999; SAZIMA & HADDAD, 1992.



**Figura 16.** Frequência dos diferentes tipos de anfíbios anuros encontrados na dieta de *Chironius*. Barras pretas= espécies da família Leptodactylidae (terrestres); barras brancas= espécies da família Hylidae (arbóricolas). Dados do presente trabalho e da literatura (DI-BERNARDO, 1998; DIXON *et al.*, 1993; HARTMANN 2005; MARQUES & SAZIMA, 2004; MORATO, 2005; ROCHA *et al.*, 1999; SAZIMA & HADDAD, 1992).

**Tabela 7.** Relação (expressa em porcentagem) da massa da presa e do predador. Espécies destacadas em cores diferentes.

| Espécie               | Sexo | CRC<br>(mm) | Massa<br>predador (g) | Massa<br>presa (g) | Razão<br>presa/predador |
|-----------------------|------|-------------|-----------------------|--------------------|-------------------------|
| <i>C. bicarinatus</i> | ♂    | 852         | 228                   | 7,8                | 3,4                     |
| <i>C. bicarinatus</i> | ♂    | 600         | 76                    | 3,6                | 4,7                     |
| <i>C. bicarinatus</i> | ♀    | 916         | 212                   | 12                 | 5,6                     |
| <i>C. bicarinatus</i> | ♀    | 518         | 60,5                  | 1,9                | 3,1                     |
| <i>C. exoletus</i>    | ♂    | 629         | 84                    | 3,4                | 4                       |
| <i>C. exoletus</i>    | ♂    | 701         | 87                    | 8,1                | 9,3                     |
| <i>C. exoletus</i>    | ♀    | 882         | 197                   | 21                 | 10                      |
| <i>C. exoletus</i>    | ♀    | 767         | 155                   | 32,5               | 20                      |
| <i>C. foveatus</i>    | ♂    | 511         | 38                    | 11                 | 28                      |
| <i>C. foveatus</i>    | ♂    | 1020        | 230                   | 16                 | 6                       |
| <i>C. foveatus</i>    | ♂    | 1234        | 300                   | 4,5                | 1,5                     |
| <i>C. foveatus</i>    | ♂    | 1178        | 200                   | 14                 | 7                       |
| <i>C. foveatus</i>    | ♀    | 1145        | 315                   | 14,5               | 4,6                     |
| <i>C. fuscus</i>      | ♂    | 933         | 220                   | 1,5                | 0,6                     |
| <i>C. fuscus</i>      | ♂    | 600         | 70                    | 4,2                | 6                       |
| <i>C. laevicollis</i> | ♂    | 1234        | 982                   | 100                | 10                      |
| <i>C. laevicollis</i> | ♂    | 1197        | 684                   | 51                 | 7                       |
| <i>C. laevicollis</i> | ♂    | 844         | 300                   | 6,3                | 2,1                     |

**Tabela 8:** Presas encontradas no trato digestivo de exemplares das espécies de *Chironius* no presente estudo.

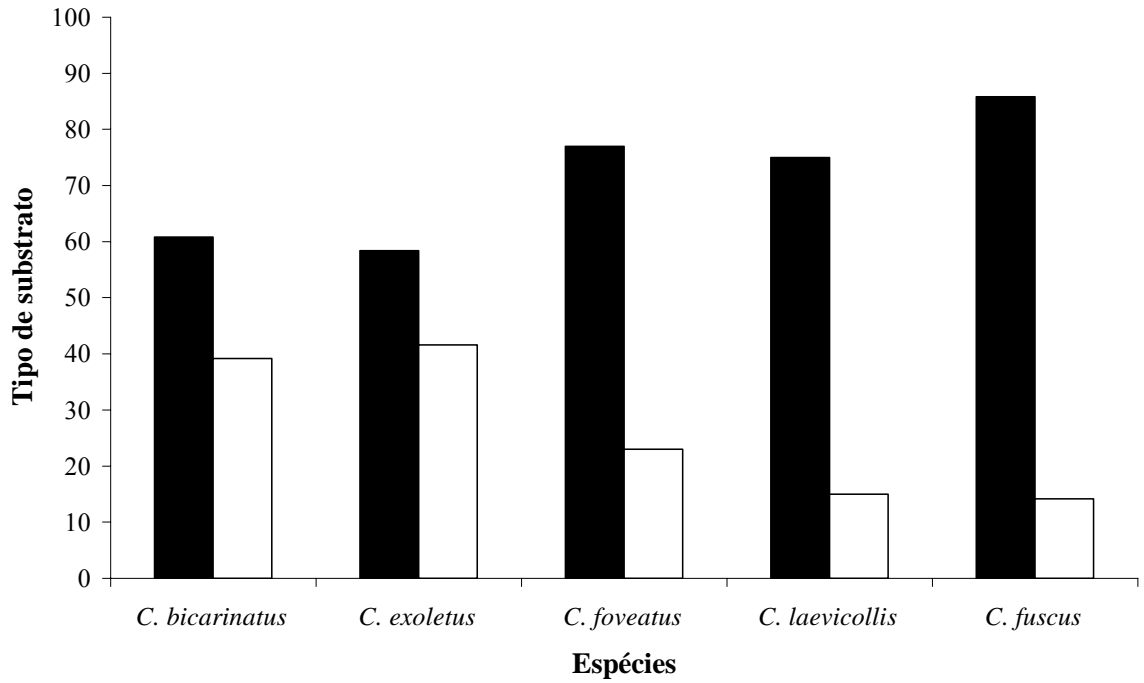
| <i>Espécie</i>                              | <i>N</i> |
|---|----------|
| Anura                                       |          |
| Não identificado                            | 2        |
| Hylidae                                     |          |
| <i>Bokermannohyla</i> cf. <i>circumdata</i> | 1        |
| <i>Bokermannohyla</i> sp.                   | 1        |
| <i>Hipsyboas albomarginatus</i>             | 1        |
| <i>H.</i> gr. <i>pulchellus</i>             | 2        |
| <i>H. polytaenius</i>                       | 1        |
| <i>H. faber</i>                             | 2        |
| <i>Hypsiboas</i> sp.                        | 2        |
| <i>Itapotihyla langsdorffii</i>             | 1        |
| <i>Scynax alter</i>                         | 1        |
| <i>S.</i> gr. <i>ruber</i>                  | 2        |
| <i>Scynax</i> sp.                           | 3        |
| <i>Trachycephalus mesophaeus</i>            | 2        |
| Não identificado                            | 10       |
| Leptodactylidae                             |          |
| <i>Crossodactylus</i> sp.                   | 1        |
| <i>Leptodactylus ocellatus</i>              | 9        |
| <i>Leptodactylus</i> cf. <i>ocellatus</i>   | 1        |
| <i>Leptodactylus</i> sp.                    | 1        |
| Não identificado                            | 1        |
| Aves  |          |
| Colombidae                                  |          |
| <i>Columba</i> sp.                          | 1        |
| Reptilia                                    |          |
| Gekkonidae                                  |          |
| <i>Hemidactylus mabouia</i>                 | 2        |

### 3. Uso de substrato

Todos os registros sobre atividade de *Chironius* indicam que as espécies são diurnas, forrageando principalmente próximo do meio do dia (DI-BERNARDO, 1998; DIXON *et al.*, 1993; MARQUES & SAZIMA, 2004; MORATO, 2005; SAZIMA & HADDAD, 1992). Entretanto, HARTMANN (2005) registrou indivíduo juvenil (CRC = 241 mm) de *C. fuscus* durante a noite (20:00 h) forrageando em encosta de mata onde as espécies de anuros *Thoropa miliaris*, *Scinax hayii* e *Leptodactylus ocellatus* estavam presentes. O uso do substrato variou entre as espécies (Figura 17, Tabela 9).

**Tabela 9.** Número de registros de indivíduos nos substratos terrestres e arbóreos em cada espécie de *Chironius*. Dados obtidos de outros pesquisadores e da literatura (DI BERNARDO, 1998; HARTMANN, 2005; MARQUES & SAZIMA, 2004; MORATO, 2005; ROCHA *et al.*, 1999; SAZIMA & HADDAD, 1992). Coluna A - total de indivíduos; coluna B – indivíduos ativos; em parênteses estão representados os valores relativos.

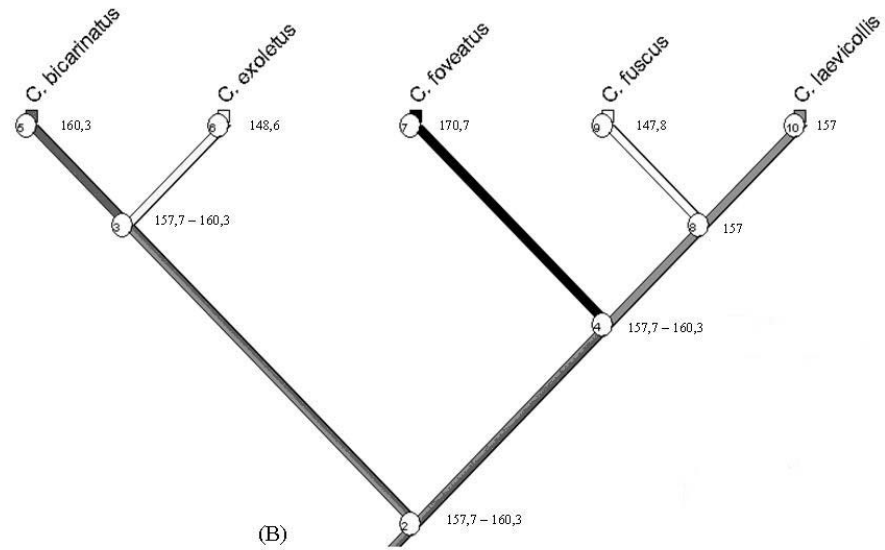
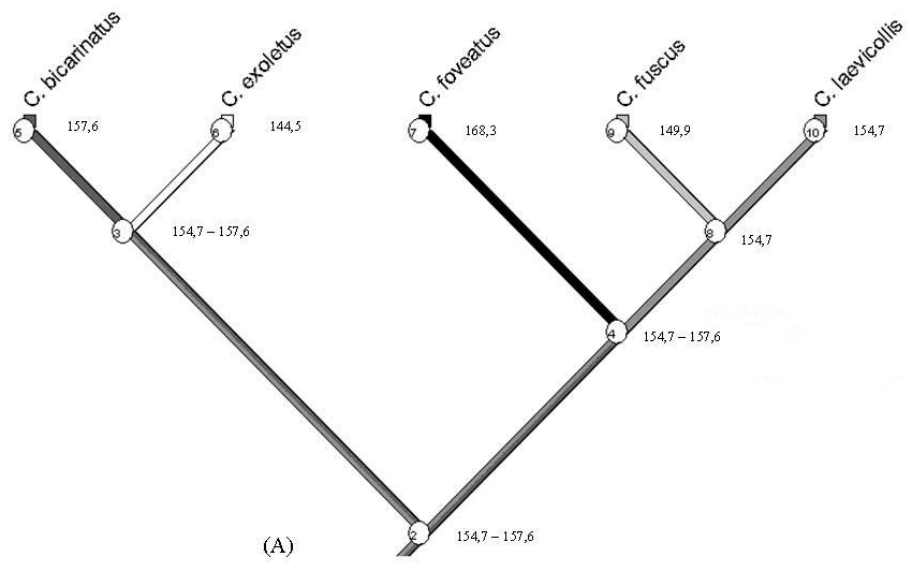
|                       | <b>A</b>         |              | <b>B</b>         |              |
|-----------------------|------------------|--------------|------------------|--------------|
|                       | <b>Substrato</b> |              | <b>Substrato</b> |              |
|                       | Terrestre        | Arbóreo      | Terrestre        | Arbóreo      |
| <i>C. bicarinatus</i> | 41<br>(70,8)     | 12<br>(29,2) | 28<br>(60,8)     | 11<br>(39,2) |
| <i>C. exoletus</i>    | 20<br>(70)       | 6<br>(30)    | 12<br>(58,4)     | 5<br>(41,6)  |
| <i>C. foveatus</i>    | 17<br>(82,4)     | 3<br>(17,6)  | 13<br>(77)       | 3<br>(23)    |
| <i>C. fuscus</i>      | 29<br>(58,7)     | 12<br>(41,3) | 28<br>(85,8)     | 4<br>(14,2)  |
| <i>C. laevicollis</i> | 19<br>(79)       | 4<br>(21)    | 13<br>(75)       | 2<br>(15)    |



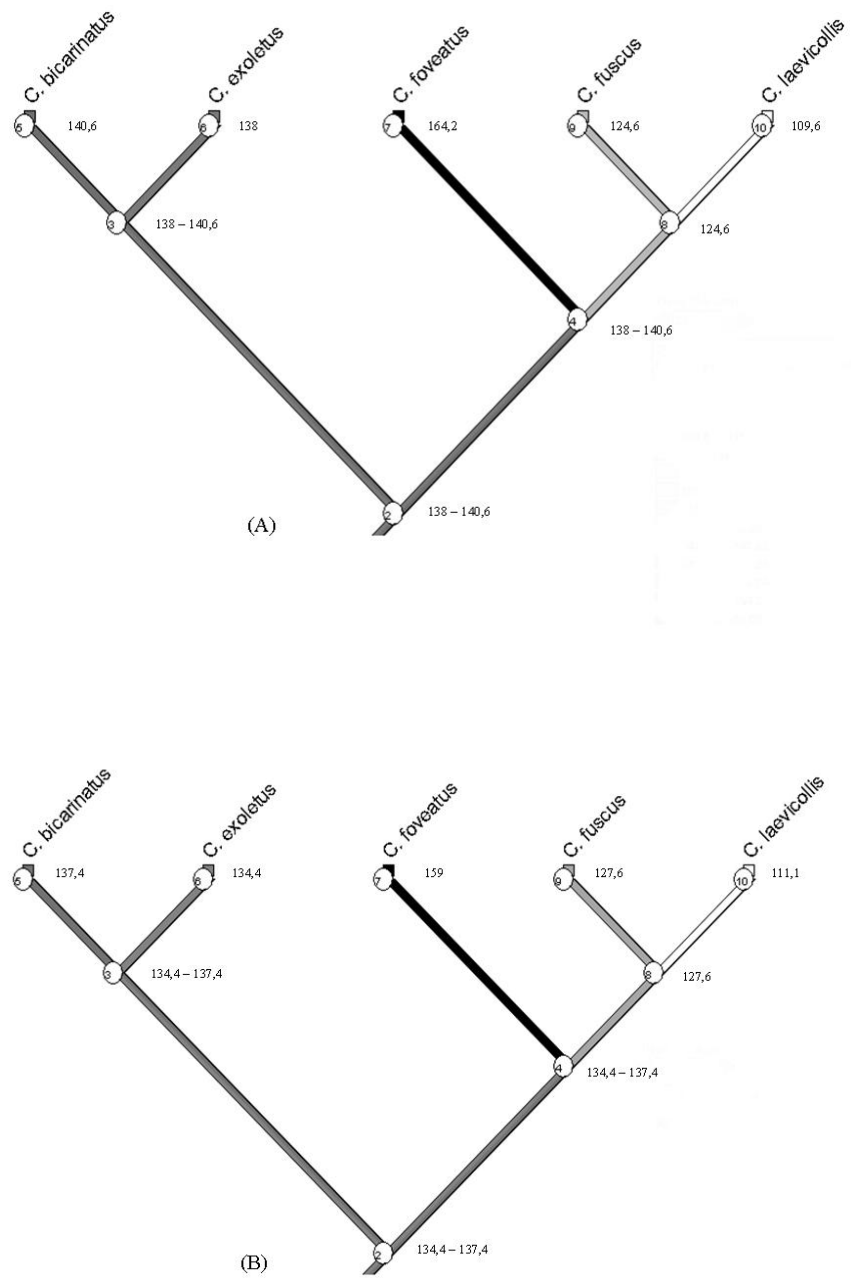
**Figura 17.** Frequência de indivíduos ativos encontrados no substrato terrestre (barras pretas) e no substrato arbóreo (barras brancas) entre as espécies de *Chironius*. Dados obtidos de outros pesquisadores e da literatura (DI BERNARDO, 1998; HARTMANN, 2005; MARQUES & SAZIMA, 2004; MORATO, 2005; ROCHA *et al.*, 1999; SAZIMA & HADDAD, 1992).

#### **4. Evolução dos caracteres**

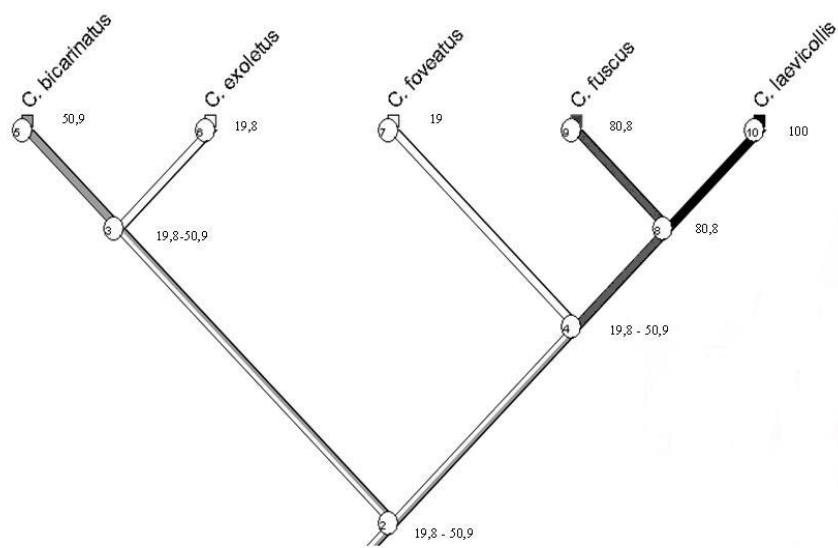
Os resultados da otimização dos caracteres de morfologia, dieta e uso do ambiente estão sumarizados nas figuras 18 a 22. Para alguns caracteres existem duas explicações igualmente parcimoniosas (ramos bicolores) e a utilização de maior número de táxons poderia aprimorar a análise. O ancestral hipotético das espécies de *Chironius* da Serra do Mar possuía corpo, cauda, cabeça, robustez e escama ventral intermediários, além de coração mais caudal, diâmetro de órbita relativamente grande, corpo comprimido lateralmente, hábito semi-arborícola e dieta baseada em anuros terrestres e arborícolas.



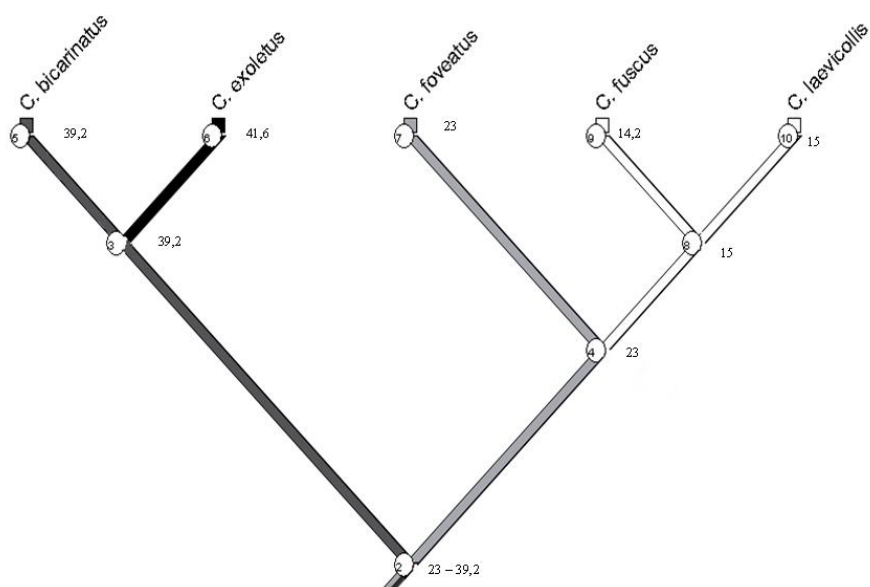
**Figura 18.** Otimização do número de escamas ventrais de machos (A) e de fêmeas (B) de *Chironius*, segundo a hipótese filogenética adaptada de HOLLIS (2006). Ramos mais claros indicam valores menores.



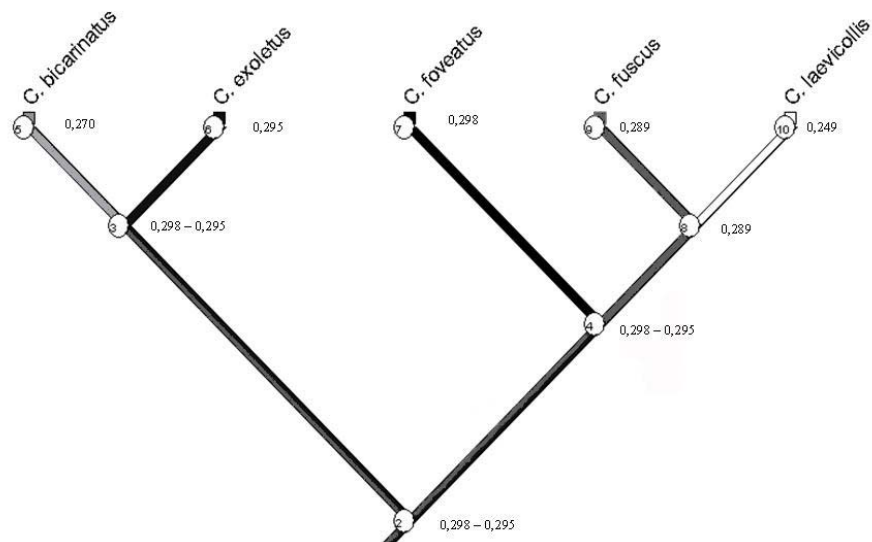
**Figura 19.** Otimização do número de escamas subcaudais de machos (A) e de fêmeas (B) de *Chironius*, segundo a hipótese filogenética adaptada de HOLLIS (2006). Ramos mais claros indicam valores menores.



**Figura 20.** Otimização da porcentagem de anfíbios anuros terrestres encontrados nos estômagos de machos e fêmeas de *Chironius*, segundo a hipótese filogenética adaptada de HOLLIS (2006). Ramos mais claros indicam valores menores. Ramos bicolores indicam estados duvidosos.



**Figura 21.** Otimização da porcentagem de uso do substrato arbóreo em exemplares ativos de *Chironius*, segundo a hipótese filogenética adaptada de HOLLIS (2006). Dados obtidos da literatura (DI BERNARDO, 1998; HARTMANN, 2005; MARQUES & SAZIMA, 2004; MORATO, 2005, ROCHA *et al.*, 1999; SAZIMA & HADDAD, 1992) e de outros pesquisadores. Ramos mais claros indicam valores menores. Ramos bicolores indicam estados duvidosos.



**Figura 22.** Otimização da distância do rostró ao coração (razão) em machos e fêmeas de *Chironius*, segundo a hipótese filogenética adaptada de HOLLIS (2006). Ramos mais claros indicam valores menores. Ramos bicolores indicam estados duvidosos.

## V. DISCUSSÃO

O tamanho do corpo, assim como os demais caracteres, pode variar decorrente de fatores históricos (restrições filogenéticas) ou ecológicos (*e.g.*, uso do ambiente, hábito alimentar, biologia reprodutiva). A redução no tamanho corporal de *C. exoletus* e *C. fuscus* (ver otimização por meio das subcaudais e escamas ventrais) poderia indicar que estas espécies consomem presas de menor tamanho, o que não parece ocorrer. O tamanho grande de corpo de *C. laevicollis* pode representar vantagem em relação à fecundidade, além da coloração enegrecida favorecer absorção de calor (ver CAPULA & LUISELLI, 1994; GREENE, 1997).

A diferença no tamanho de corpo entre machos e fêmeas pode ser justificada por meio de seleção diferencial entre os dois sexos (KREBS & DAVIES, 1996). Em muitas espécies, as fêmeas têm tamanho de corpo maior que os machos em razão da fecundidade (SHINE, 1994). Esta situação pode ser aplicada à *C. exoletus*, onde as fêmeas são significativamente maiores que os machos, indicando que este fator deva ser importante na determinação do dimorfismo sexual no tamanho do corpo, constatado nessa espécie. Na maioria das espécies em que ocorre combate, os machos são maiores ou o dimorfismo sexual é ausente (*cf.* SHINE, 1978). O comportamento de combate ritual no gênero *Chironius* foi registrado em *C. carinatus*, espécie amazônica (STARACE, 1998) e *C. bicarinatus* (ALMEIDA-SANTOS & MARQUES, 2002), onde os machos são maiores e mais robustos que as fêmeas. O maior tamanho corporal dos machos de *C. foveatus* e a ausência de dimorfismo em *C. fuscus* e *C. laevicollis* podem ser explicados da mesma maneira. Portanto, é possível que o comportamento de combate não esteja presente em todas as espécies do gênero *Chironius* e entre aquelas da Mata Atlântica seria ausente em *C.*

*exoletus*. Situação semelhante, *i.e.* presença e ausência de combate em espécies de um mesmo gênero, são conhecidas em outras linhagens de serpentes neotropicais (*e.g.*, *Bothrops* e *Micrurus*, *cf.* HARTMANN *et al.*, 2004; MARQUES *et al.*, 2003).

Em serpentes, as espécies arborícolas têm a cauda mais alongada, ao passo que espécies terrestres possuem caudas mais curtas (GUYER & DONNELLY, 1990; CADLE & GREENE, 1993). Machos de serpentes geralmente possuem caudas maiores (KAUFMAN & GIBBONS, 1975) e uma das interpretações para isso é a presença do músculo retrator do hemipênis (q.v. explicações adicionais em KING, 1989). A cauda em formas arborícolas pode permitir melhor equilíbrio e distribuição do peso em meio aéreo sobre arbustos e árvores (LILLYWHITE & HENDERSON, 1993; FOWLER & SALOMÃO, 1994), o que justifica a ausência de dimorfismo desse caráter entre algumas espécies de *Chironius* (*e.g.*, *C. exoletus* e *C. foveatus*). Uma terceira espécie, *C. laevicollis* predominantemente terrestre, também não apresenta dimorfismo no tamanho da cauda o que poderia ser uma restrição filogenética da espécie. Já fêmeas de *C. fuscus* têm caudas maiores que os machos. A cauda maior em fêmeas nesta espécie pode indicar que as mesmas utilizam o substrato arborícola com maior frequência.

Duas soluções diferentes para a vida arborícola foram encontradas sendo que em *C. exoletus* não há redução do tamanho de cauda, mas do seu corpo e outra, em *C. foveatus* onde há aumento no tamanho da cauda e do corpo (veja otimizações de escamas ventrais e subcaudais). Entretanto, nem sempre a existência de cauda longa está associada ao deslocamento (JAYNE & BENNET, 1989) podendo ser relacionada ao forrageio (ver STRÜSSMANN & SAZIMA, 1990; MARQUES & SAZIMA, 2004) ou defesa contra predadores (GREENE, 1988; GUYER & DONNELLY, 1990; MARTINS *et al.*, 2001). Por exemplo, *C. bicarinatus* e *C. foveatus* quando manipuladas podem torcer o corpo em torno de seu

próprio eixo (obs. pess; q.v. MARTINS & OLIVEIRA, 1998 sobre comportamento semelhante em espécies amazônicas) e se presas pela cauda, esta talvez se rompa auxiliando a fuga, como em *C. laevicollis* (F. CURCIO; com. pess.). É importante ressaltar que comportamento semelhante ocorre em *Dendrophidium* (cf. MARTINS & OLIVEIRA, 1998), grupo basal e próximo ao gênero *Chironius* (HOLLIS, 2006). Já a redução da cauda de *C. fuscus* e *C. laevicollis* pode representar a estratégia oposta à *C. exoletus*, indicando ocupação do substrato terrestre, pois esta poderia tornar-se um “custo” desnecessário pela exposição à predação, maior superfície corporal para irrigação sanguínea e manutenção da pressão interna. Além disso, tal redução foi acompanhada pela aproximação do coração à cabeça em *C. laevicollis*. Embora o tamanho da cauda possa auxiliar na defesa, a tendência a arborealidade do gênero deve ser o fator responsável pela ausência de dimorfismo, no tamanho de cauda, na maioria das espécies aqui estudadas.

Assim como o tamanho da cauda, a robustez pode ser influenciada pela ação de diversos agentes seletivos, tais como alimentação, reprodução ou uso do ambiente (CADLE & GREENE, 1993). Formas terrestres são mais robustas (MARTINS *et al.*, 2001) e formas arborícolas favorecer-se-iam de corpos mais delgados, aumentando a camuflagem em meio à vegetação e facilitando o deslocamento entre galhos finos e leves e a escalada em anteparos verticais (LILLYWHITE & HENDERSON, 1993, MARTINS *et al.*, 2001). Além disso, o deslocamento entre galhos e arbustos também é favorecido pelo achatamento lateral do corpo (DIXON *et al.*, 1993), situação que se aplica principalmente a *C. foveatus*.

O tamanho proporcionalmente maior da cabeça de muitas serpentes geralmente está relacionado à ingestão de presas robustas, como mamíferos ou rígidas, como peixes (GREENE, 1983; MARTINS *et al.*, 2002; SAVITZKY, 1983; SCARTOZZONI, 2005). Variações interespecíficas do tamanho da cabeça de serpentes são conhecidas e podem apontar para

utilização diferencial dos recursos (ver SHETTY & SHINE, 2002). Dentre as espécies analisadas, *C. laevicollis* apresenta maior tamanho de cabeça, o que pode estar relacionado à sua dieta composta de leptodactilídeos de grande porte (e.g., *Leptodactylus* gr. *ocellatus*). Do mesmo modo, variações intraespecíficas também são descritas, mas nem sempre detectadas divergências na dieta (BIZERRA *et al.*, 2005; LUISELLI *et al.*, 2002; VINCENT *et al.*, 2004). Há evidências de que fêmeas de *C. exoletus* utilizem uma classe maior de tamanho de presas, do que seus machos, devido às diferenças sexuais de tamanho da cabeça e dados de dieta (veja abaixo).

Além da pressão seletiva da dieta, serpentes acentuadamente arborícolas podem desenvolver crânios estreitos e focinhos alongados em função da visão binocular (LILLYWHITE & HENDERSON, 1993). Muitas espécies de serpentes são visualmente orientadas, como *Chironius* spp., e podem depender da movimentação das presas para capturá-las (GREENE, 1997). De modo geral, espécies arborícolas têm a visão mais desenvolvida, pois ocupam amplamente o espaço tridimensional e necessitam defender-se de predadores terrestres e aéreos, além de forragear nos dois substratos (LILLYWHITE & HENDERSON, 1993) o que justifica o tamanho do olho maior e mais saliente em *C. foveatus*.

Em formas aquáticas o coração situa-se mais próximo ao centro do corpo (LILLYWHITE, 1976; SEYMOUR, 1987) e nas formas arborícolas mais anteriormente (LILLYWHITE & HENDERSON, 1993). Isto ocorre devido à necessidade de irrigação do cérebro durante posturas verticais. Por exemplo, o coração de *Boiga dendrophila*, um colubrídeo do velho do mundo possui a distância entre a cabeça e o coração de 17% em relação ao comprimento do corpo (LILLYWHITE, 1987a). Entretanto, muitas formas arborícolas de xenodontíneos e colubríneos neotropicais apresentam coração mais caudal (MANZANI, 1995). O mesmo autor preconiza que a ação da gravidade, *per se*, não constitui

pressão seletiva forte o suficiente para determinar a posição deste órgão no corpo de serpentes e que fatores ecológicos provavelmente impõem pressões mais importantes.

As espécies de *Chironius* apresentaram coração mais caudal, que o preconizado para espécies arborícolas, por LILLYWHITE & HENDERSON (1993). Além disso, possuem a distância do rostro ao coração correlacionada ao tamanho da cauda, com o coração posicionado mais posteriormente nas espécies mais arborícolas, ou seja, de maior cauda. Assim, é provável que o aumento da cauda tenha sido acompanhado de um deslocamento do coração para a região mais posterior, que é justificado pela necessidade de irrigação desta parte do corpo, muito útil no deslocamento, equilíbrio, ancoragem e defesa entre as serpentes arborícolas.

A largura relativa da escama ventral pode variar conforme o hábito da serpente. Em serpentes terrestres, as forças propulsoras do deslocamento em ondulação lateral são transmitidas contra o solo irregular e escamas alargadas em forma de grandes placas reduzem o atrito contra o solo (GANS, 1974). Em formas aquáticas o estreitamento da escama ventral pode facilitar a natação como em espécies de Elapinae, Boinae e Xenodontinae (SCARTOZZONI, 2005). LILLYWHITE & HENDERSON (1993) acrescentam que as escamas ventrais de espécies arborícolas, como *Boiga*, *Ahaetulla*, *Dendrelaphis*, e alguns dipsadíneos, sejam alargadas. Entretanto, dentre as espécies de *Chironius* analisadas, a formas mais robustas, *C. laevicollis* e *C. fuscus*, são as que apresentaram a maior largura relativa da escama ventral, ao passo que as espécies menos robustas, *C. foveatus*, *C. exoletus* e *C. bicarinatus*, apresentaram a menor. É provável que as formas arborícolas utilizem mais frequentemente a região lateral do corpo para o deslocamento e ancoragem entre galhos de árvores. Por outro lado, as espécies terrestres utilizam as escamas ventrais para o deslocamento no chão e as escamas ventrais mais alargadas poderiam reduzir o atrito

com o solo. Além disso, os machos de *C. bicarinatus* apresentaram maior largura relativa da escama ventral que suas fêmeas, o que pode ser explicado pelo seu maior tamanho corporal e robustez, reforçando a presença de comportamento de combate ritualizado entre os machos (ALMEIDA-SANTOS & MARQUES, 2002).

O gênero *Chironius* é constituído de espécies que forrageiam ativamente e são especialistas em anfíbios anuros, pois cerca de 95% da dieta de todas as espécies é composta por tais presas (DI BERNARDO, 1998; DIXON *et al.*, 1993; HARTMANN, 2005; MARQUES & SAZIMA, 2004; MARTINS, 1994; MORATO, 2005; SAZIMA & HADDAD, 1992; este trabalho). Do mesmo modo que a morfologia, a dieta associa a espécie à frequência de uso de determinado substrato. Ao analisarmos *C. exoletus* e *C. fuscus* (espécies de “pequeno porte” do grupo) percebem-se diferenças na morfologia e na dieta, pois consomem proporções exatamente opostas de anfíbios terrestres e arborícolas. Assim, é possível que tenham se diferenciado em função da ocupação de diferentes ambientes, o que é refletido também na posição do coração. Ambas as espécies são de cor parda quando adultas, coloração pouco comum entre espécies arborícolas, porém *C. fuscus* apresenta faixas transversais de coloração clara (MARQUES *et al.*, 2001), aparentemente um padrão mais frequente entre serpentes terrestres (*c.f.* MARTINS & OLIVEIRA, 1998, MARQUES *et al.*, 2001, MARQUES *et al.*, 2005).

A dieta de *C. exoletus* e *C. foveatus* baseia-se predominantemente em anuros da família Hylidae, anfíbios de hábitos arborícolas (HADDAD & SAZIMA, 1992), que ocorrem entre poucos centímetros e alguns metros do solo. Assim, pode-se concluir que estas espécies forrageiam principalmente acima do solo. Fêmeas de *C. exoletus* apresentaram tamanho relativo da cabeça maior que os machos (veja acima) e dados de dieta sobre a espécie apontam uma ingestão diferencial no tamanho das presas, porém a insuficiência de

dados não permite esta afirmação. As espécies *C. fuscus* e principalmente *C. laevicollis* apresentam dieta baseada em anuros terrestres (família Leptodactylidae), assim pode-se inferir que forrageiam principalmente no chão da mata. *Chironius bicarinatus* preda equitativamente leptodactilídeos e hilídeos, além disso, é a espécie de morfologia mais conservativa em relação ao ancestral, sendo possível que seja verdadeiramente semi-arborícola.

Os registros de campo também parecem mostrar alguma tendência no uso de substrato. A maioria das serpentes em repouso encontrava-se acima do solo, assim parece que todas as espécies, apesar de forragearem em ambientes diferentes, usam vegetação para dormir (MARTINS & OLIVEIRA, 1998; MARQUES & SAZIMA, 2004). Já indivíduos ativos das espécies *C. laevicollis* e *C. fuscus* foram as mais observadas no chão, ao passo que *C. bicarinatus* e *C. exoletus* têm os maiores números de registros sobre a vegetação. Entretanto, *C. foveatus*, espécie aparentemente com hábitos arborícolas acentuados, foi avistada acima do solo em apenas 23% das ocasiões, número inferior a *C. exoletus* e *C. bicarinatus*.

A maior parte das espécies de serpentes arborícolas de florestas é encontrada em alturas médias entre 0,5 a 2,0 metros (*cf.* MARTINS & OLIVEIRA, 1998). Na Amazônia, *Chironius multiventris* foi encontrada em repouso a até 4 metros de altura do chão assim como *Philodryas viridissimus*, outro colubrídeo da região, que ocupa estratos mais altos da floresta, incluindo o dossel (DIXON & SOINI, 1986; MARTINS & OLIVEIRA, 1998). Os dados morfológicos e de dieta indicam que *C. foveatus* seja a espécie mais arborícola entre todas que ocorrem na Mata Atlântica e talvez ocupe predominantemente os estratos mais altos da floresta. No caso, tal hábito contribuiria para a baixa amostragem dessa espécie no campo, como as duas espécie mencionadas acima (MARTINS & OLIVEIRA, 1998). Vale ressaltar que

*C. foveatus* é uma das espécies de *Chironius* menos amostradas em estudos realizados na Mata Atlântica (cf. MARQUES, 1998; HARTMANN, 2005), bem como em coleções (obs. pess.), o que corrobora a idéia que ocupe estratos elevados da mata, poucos acessíveis a observação por humanos. Essa hipótese é reforçada pela proximidade filogenética com *C. multiventris* (ver HOLLIS, 2006) além do avistamento de um indivíduo forrageando a quatro metros do solo (I. SAZIMA, obs. pess.). Desse modo, essa serpente poderia ser avistada e coletada predominantemente nas ocasiões em que descesse ao chão da mata.

A suposta utilização de porções elevadas do estrato arbóreo por *C. foveatus* poderia se dar em função de uma possível concentração dos recursos alimentares nesses locais. A família Hylidae é composta por formas arborícolas presentes em diferentes porções do ambiente arbóreo (SAZIMA & HADDAD, 1992). Algumas espécies são associadas a baixos estratos florestais quando vocalizam, como *Hypsiboas faber* (MARTINS, 1990), presa comum entre as espécies de *Chironius*. Entretanto, outras espécies que representam presas potenciais de *C. foveatus*, vivem nos estratos mais altos da vegetação, como espécies do grupo *Aplastodiscus albosignatus* (HADDAD & SAWAYA, 2000).

## VI. CONCLUSÕES

1. As espécies de *Chironius* da Mata Atlântica diferem em relação à morfologia, dieta e uso do substrato.
2. O dimorfismo sexual no tamanho de corpo é variável entre as espécies: machos de *C. bicarinatus* e *C. foveatus* são maiores que as fêmeas conspecíficas, ao passo que em *C. fuscus* e *C. laevicollis* não existe dimorfismo sexual de tamanho, e em *C. exoletus*, as fêmeas são maiores.
3. As diferenças no tamanho do corpo sugerem que o comportamento de combate ritual, registrado em algumas espécies, não esteja difundido em todos representantes do gênero.
4. Não ocorre dimorfismo sexual no tamanho de cauda em três das cinco espécies, o que sugere uma pressão do hábito arborícola em pelo menos duas espécies.
5. A espécie mais terrestre ingere presas mais robustas e possui tamanho da cabeça maior.
6. A escama ventral foi mais larga nas espécies mais terrestres do grupo e menos larga nas mais arborícolas.
7. *Chironius laevicollis* e *C. fuscus* foram as espécies mais encontradas no chão, ao passo que *C. bicarinatus*, *C. exoletus* e *C. foveatus* foram as mais frequentes sobre a vegetação. Porém é provável que *C. foveatus* ocupe estratos superiores da vegetação.
8. A distância do rostro ao coração parece estar correlacionada com o hábito arborícola e aumenta conforme a cauda torna-se maior.
9. O ancestral hipotético desse grupo possuía tamanho médio de corpo e cauda, era semi-arborícola e alimentava-se de anfíbio terrestres e arborícolas.

## VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, A. A. & GANS, C. 1966. The pattern of dermal-vertebral correlation in snakes and amphisbaenians. *Zoologische Mededelingen* 41: 171-190.
- ALMEIDA-SANTOS, S. M. & MARQUES, O. A.V. 2002. Male-male ritual combat in the colubrid snake *Chironius bicarinatus* from the Atlantic Forest, southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 23: 528-533.
- BAILEY, J.R. 1955. The snakes of the genus *Chironius* in southeastern South America. *Occasional Papers of the Museum of Zoology Michigan* 571: 2-21.
- BIZERRA, A. F.; MARQUES, O. A. V. & SAZIMA, I. 2005. Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from south-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 33-38.
- CADLE, J. E. & GREENE, H. W. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages, p. 281-293. *In: Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives* RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. (eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- CAPULA, M & LUISELLI, L. 1994. Reproductive strategies in alpine adders, *Vipera berus*. The black females bear more often. *Acta Oecologica* 15: 207-214.
- CUNHA, O. R. & NASCIMENTO, F. P. 1983. Ofídios da Amazônia. XV. O gênero *Chironius* Fitzinger, na Amazônia Oriental (Ophidia: Colubridae). *Boletim do Museu Paraense "Emílio Goeldi"* 119: 1-17.
- DI-BERNARDO, M. 1998. História natural de uma comunidade de serpentes da borda oriental do planalto das araucárias, Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista.

- DIXON, J. R.; WIEST, J. A. & CEI, J. M. 1993. Revision of the tropical snake *Chironius* Fitzinger (Serpentes, Colubridae). Museo Regionale di Scienze Naturali. Monografie XIII: 209-221.
- DUELLMAN, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Miscellaneous Public Museum of Natural History University of Kansas 65: 1-352.
- DUELLMAN, W. E. 1990. Herpetofaunas in neotropical rainforests: comparative compositions, history and resources use, p. 455-487. *In*: Four Neotropical Rainforests. GENTRY, A. H. (ed.). Yale University Press, New Haven.
- FERRAREZZI, H. 1994. Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata): II. Família Colubridae, p. 81-91. *In*: Herpetologia do Brasil. NASCIMENTO, L. B.; BERNARDES, A. T. & COTTA, G. A. (eds.). PUC-MG, Fundação Biodiversitas, Fundação Ezequiel Dias, Belo Horizonte.
- FOWLER, I. R. & SALOMÃO, M. G. 1994. A study of sexual dimorphism in six species from the colubrid snake genus *Philodryas*. Snake 26: 117-122.
- GANS, C. 1974. Biomechanics: an approach to vertebrate biology. Philadelphia.
- GREENE, H. W. 1983. Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. American Zoologist 23: 431-441.
- GREENE, H. W. 1988. Antipredator mechanisms in reptiles, p. 1-152. *In*: Biology of the Reptilia. Defense and life history. Gans, C. & Huey, R. B. (eds.). New York.
- GREENE, H. W. 1997. Snakes: The Evolution of Mystery in Nature. University of California Press, Los Angeles.
- GUYER, C. & DONNELLY, M. A. 1990. Length-mass relationship among an assemblage of tropical snakes in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 6: 65-76.

- HADDAD, C. F. B & SAZIMA, I. 1992. Anfíbios anuros da Serra do Japi, p. 212-236. *In*: História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil. MORELLATO, L. P. C. (org.). Ed. Unicamp e FAPESP, Campinas.
- HADDAD, C. F. B. & SAWAYA, R. J. 2000. Reproductive modes of Atlantic Forest Hyliid frogs: a general overview and the description of a new mode. *Biotropica* 32: 862-871.
- HARTMANN, M. T.; MARQUES, O. A. V & ALMEIDA-SANTOS, S. M. 2004. Reproductive biology of the southern Brazilian pitviper *Bothrops neuwiedi pubescens* (Serpentes, Viperidae). *Amphibia-Reptilia* 25: 77-85.
- HARTMANN, P. A. 2005. História natural e ecologia de duas taxocenoses de serpentes na Mata Atlântica. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista.
- HARTMANN, P. A. & MARQUES, O. A. V. 2005. Diet and habitat use of two sympatric species of *Philodryas* (Colubridae), in south Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 25-31.
- HENDERSON, R. W.; NICKERSON, M. A. & KETCHAM, S. 1976. Short term movements of the snakes *Chironius carinatus*, *Helicops angulatus* and *Bothrops atrox* in Amazonian Peru. *Herpetologica* 32: 304-310.
- HENDERSON, R. W.; DIXON, J. & SOINI, P. 1979. Resource partitioning in Amazonian snake communities. *Contributions in Biology and Geology Milwaukee Public Museum* 22: 1-11.
- HEYER, R. W.; RAND, A. S.; CRUZ, C. A. G.; PEIXOTO, O. L. & NELSON, C.E. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia* 31: 231-410.
- HOLIIS, L. J. 2006. Phylogenetics of the genus *Chironius* Fitzinger, 1826 (Serpentes, Colubridae) based on morphology. *Herpetologica* 62: 435-453.

- JAYNE, B. C. & BENNETT, A. F. 1989. The effect of tail morphology on locomotor performance in snakes: a comparison of experimental and correlative methods. *Journal of Experimental Zoology* 252: 126-133.
- KAUFMAN, G. A. & GIBBONS, J. W. 1975. Weight - length relationships in thirteen species of snakes in the southeastern United States. *Herpetologica* 31: 31-37.
- KING, R. B. 1989. Sexual dimorphism in snake tail length: sexual selection, natural selection or morphological constraint ? *Biological Journal of the Linnean Society* 38: 133-154.
- KOVACH, W. L. 1999. MVSP-A Mult-Variate statistical package for Windows, v.3.1. Kovach Computing Services, Pentraeth.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. 1996. *Introdução a Ecologia Comportamental*. Atheneu Editora, São Paulo.
- LILLYWHITE, H. B. 1976. Blood pressure in snakes from different habitats. *Nature* 264: 664-666.
- LILLYWHITE, H. B. 1987a. Tissue free fluid pressures in relation to behavioral and morphological variation in snakes. *American Zoologist* 27: 117A.
- LILLYWHITE, H. B. 1987b. Circulatory adaptations of snakes to gravity. *American Zoologist* 27: 81-95.
- LILLYWHITE, H. B. & HENDERSON, R. W. 1993. Behavioral and functional ecology of arboreal snakes, p. 1-48. *In: Snakes: Ecology and Behavior*. SEIGEL, R. A. & COLLINS, J. T. (eds.). New York, MacGraw-Hill.
- LINDELL, L. E. 1994. The evolution of vertebral number and body size in snakes. *Functional Ecology* 8: 708-719.

- LOSOS, J. B. 1990. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian Anolis lizards: an evolutionary analysis. *Ecological Monographs* 60: 369-388.
- LUISELLI, L.; AKANI, G. C.; CORTI, C. & ANGELICI, F. M. 2002. Is sexual size dimorphism in relative head size correlated with intersexual dietary divergence in West African forest cobras, *Naja melanoleuca* ?. *Contributions to Zoology* 71: 141-145.
- MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. 2006. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 1.12 <http://mesquiteproject.org>
- MANLY, B. F. J. 1986. *Multivariate Statistical Methods. A primer*. London, Chapman & Hall.
- MANZANI, P. R. 1995. Ação da gravidade e sistema cardiovascular em serpentes: Hábito ou Filogenia? Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista.
- MARQUES, O. A. V. 1998. Composição faunística, história natural e ecologia de serpentes da Mata Atlântica, na região da Estação Ecológica de Juréia- Itatins, São Paulo. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- MARQUES, O. A. V., ETEROVIC, A. & SAZIMA, I. 2001. Serpentes da Mata Atlântica: Guia Ilustrado para a Serra do Mar. Holos, Ribeirão Preto.
- MARQUES, O. A. V.; ALMEIDA-SANTOS, S. M.; PIZZATTO, L. 2003. Differential reproductive strategies in neotropical coral snakes in the genus *Micrurus*. *In: Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists, Manaus. Abstracts of Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists*.
- MARQUES, O. A. V. & SAZIMA, I. 2004. História natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins, p. 257-277. *In: Estação Ecológica Juréia- Itatins: Ambiente Físico, Flora e Fauna*. MARQUES, O. A. V. & DULEBA, W. (eds.). Ribeirão Preto, Holos Editora.

- MARQUES, O. A. V.; ETEROVIC, A.; STRÜSSMANN, C. & SAZIMA, I. 2005. Serpentes do Pantanal. Holos, Ribeirão Preto.
- MARTINS, M. 1990. História natural do sapo ferreiro (*Hyla faber* Wied) na região de Campinas, Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- MARTINS, M. 1994. História natural de uma taxocenose de serpentes de mata na região de Manaus, Amazônia Central, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- MARTINS, M. & OLIVEIRA, M. E. 1998. Natural history of snakes in forests of the Manaus region, central Amazônia, Brasil. *Herpetological Natural History* 6: 78-150.
- MARTINS, M.; ARAÚJO, M. S.; SAWAYA, R. J. & NUNES, R. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). *Journal of Zoology* 254: 529-538.
- MARTINS, M.; MARQUES, O. A. V. & SAZIMA, I. 2002. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in neotropical pitviper (Genus *Bothrops*), p. 307-328. *In: Biology of the vipers*. SCHUETT, G. W.; HOGGREN, M.; DOUGLAS, M. E. & GREENE, H. W. (eds.). Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain.
- MILES, D. B. & RICKLEFS, R. E. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology* 65: 1629-1640.
- MOERMOND, T. C. 1979. Habitat constraints on the behavior, morphology, and community structure of *Anolis* lizards. *Ecology* 60: 152-164.
- MORATO, S. A. A. 2005. Serpentes da região atlântica do Estado do Paraná, Brasil: diversidade, distribuição e ecologia. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Paraná.

- PETERS, J. A. 1960. The snakes of the family Dipsadinae. Miscellaneous Public Museum of Zoology University of Michigan 144: 1-224.
- PETERS, J. A. & OREJAS-MIRANDA, B. 1970. Catalogue of the neotropical Squamata. Part I. Snakes. Bulletin of United States National Museum 297: 1-347.
- POLLY, P. D.; HEAD, J. J. & COHN, M. J. 2001. Testing modularity and dissociation: the evolution of regional proportions in snakes, p. 305-335. *In*: ZELDITCH, M. L. (ed). Beyond heterochrony: the evolution of development. John Wiley and Sons.
- POUGH, F. H & GROVES, J. D. 1983. Specializations of the body form and food habitats of snakes. American Zoologist 23: 443-454.
- ROCHA, C. F. D.; VRCIBRADIC, D. & VAN SLUYS, M. 1999. Natural history notes: *Chironius multiventris foveatus* (NCN). PREY. Herpetological Review 30: 99.
- SAVITZKY, A. H. 1983. Coadapted character complexes among snakes: fossoriality, piscivory, and durophagy. American Zoologist 23: 397-409.
- SAZIMA, I. & HADDAD, C. F. B. 1992. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história natural, p. 212-236. *In*: História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil. MORELLATO, L. P. C. (org.). Ed. Unicamp e FAPESP, Campinas.
- SCARTOZZONI, R. R. 2005. Morfologia de serpentes aquáticas neotropicais: um estudo comparativo. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo.
- SEYMOUR, R. S. & LILLYWHITE, H. B. 1976. Blood pressure in snakes from different habitats. Nature 264: 664-666.
- SEYMOUR, R. S. 1987. Scaling of cardiovascular physiology in snakes. American Zoologist 27: 97-109.
- SHETTY, S. & SHINE, R. 2002. Sexual divergence in diets and morphology in Fijian sea

- snakes *Laticauda colubrina* (Laticaudinae). *Austral Ecology* 27: 77-84.
- SHINE, R. 1978. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia* 33: 269-278.
- SHINE, R. 1988. Food habitats and reproductive biology of small australian snakes of the genera *Uroechis* e *Suta* (Elapidae). *Journal of Herpetology* 22: 307-315.
- SHINE, R. 1994. Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*: 326-346.
- SHINE, R. & SHETTY, S. 2001. The influence of natural selection and sexual selection on the tails of sea-snakes (*Laticauda colubrina*). *Biology Journal of the Linnean Society* 74: 121-129.
- STARACE, F. 1998. Guide des serpents et amphisbènes de Guyane Française. Íbis Rouge Editions, Guiane.
- STATSOFT. 2005. Statistica for Windows, Release 7.1 J. Statsoft, Inc., Tulsa
- STRÜSSMANN C. & SAZIMA, I. 1990. Esquadrinhar com a cauda: uma tática de caça da serpente *Hydrodynastes gigas* no Pantanal, Mato Grosso. *Memórias do Instituto Butantan* 52: 57-61.
- VINCENT, S. E.; HERREL, A. & IRSCHICK, D. J. 2004. Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology* 264: 53-59.
- VITT, L. J. 1996. Revision of the neotropical snake genus *Chironius* Fitzinger (Serpentes, Colubridae). *Herpetological Review* 27: 95-97.
- VITT, L. J. & VANGILDER, L. D. 1983. Ecology of snake community in the northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 4: 273-296.
- WIKRAMANAYAKE, E. D. 1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology* 71: 1756-1764.

ZAR, J. R. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.