# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo deste trabalho será disponibilizado somente a partir de 20/07/2019.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – RIO CLARO

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

# Termorregulação, balanço hídrico e metabolismo energético de viperídeos Neotropicais (Serpentes: Crotalinae)

RODRIGO SAMUEL BUENO GAVIRA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

**Julho - 2017**

**RODRIGO SAMUEL BUENO GAVIRA**

# Termorregulação, balanço hídrico e metabolismo energético de viperídeos Neotropicais (Serpentes: Crotalinae)

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

**ORIENTADOR: DENIS OTAVIO VIEIRA DE ANDRADE**

**Rio Claro**
**2017**

598.1 Gavira, Rodrigo Samuel Bueno
G283t Termorregulação, balanço hídrico e metabolismo energético de viperídeos Neotropicais (Serpentes: Crotalinae) / Rodrigo Samuel Bueno Gavira. - Rio Claro, 2017
94 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots., mapas

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

1. Réptil. 2. Ecofisiologia de serpentes Crotalinae. 3. Ecofisiologia. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

**Câmpus de Rio Claro**

## CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: **Termorregulação, balanço hídrico e metabolismo energético de viperídeos neotropicais (serpentes: crotalinae)**

**AUTOR: RODRIGO SAMUEL BUENO GAVIRA**
**ORIENTADOR: DENIS OTAVIO VIEIRA DE ANDRADE**

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. DENIS OTAVIO VIEIRA DE ANDRADE
Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Prof. Dr. ARIOVALDO PEREIRA DA CRUZ NETO
Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Prof. Dr. CLÉO ALCANTARA COSTA LEITE
Departamento de Ciências Fisiológicas / UNIVERSIDADE FEDERAL DE SAO CARLOS

Prof. Dr. GUILHERME GOMES
Departamento de Física e Ciência Interdisciplinar / USP - Instituto de São Carlos / SP

Prof. Dr. FABIO CURY DE BARROS
Programa de Ecologia e Evolução / Universidade Federal de São Paulo - UNIFESP

Rio Claro, 20 de julho de 2017

**DEDICO ESTA TESE...**

AOS MEUS PAIS CELSO E JACIRA,

À MINHA ESPOSA FRANCIELE,

AO MEU FILHO DANIEL,

PELO AMOR, CONFIANÇA E APOIO.

*"...If you falter in a time of trouble, how small is your strength!"*

*(PROVERBS 24:10)*

## AGRADECIMENTOS

Muitas pessoas contribuíram e, de alguma forma, muito me ajudaram durante todo o meu caminhar neste Doutorado.

Primeiramente agradeço a DEUS... Por ter entrado no Doutorado com ELE e ter saído da mesma forma... Pela força, luz, paciência, paz, misericórdia, por ouvir minhas orações. Glórias a ELE!

A toda minha família, maiormente àqueles que sofreram e lutaram junto comigo: minha esposa Franciele, meu pai Celso, minha mãe Jacira, meu irmão Celsinho e cunhada Ana. Aos meus queridos sobrinhos Lucas e Davi. Ao meu amado filhinho Daniel, por tantos momentos de alegria e ternura. Aos meus sogros, Dona Maria e Seu José. Faltam palavras para descrever o apoio que recebi ao longo desta etapa... Obrigado pelo carinho, amor, palavras de força e confiança, orações e pelo que sou e tenho hoje. Amo vocês...

Ao Denis V. Andrade pela orientação, confiança depositada, empenho na realização deste trabalho e pela oportunidade oferecida. Seu jeito de lidar com os problemas que se levantam e o modo como prioriza e se dedica à sua família, mesmo com toda a correria acadêmica, servem de inspiração e exemplo a todos. Ainda, pela amizade, pescarias, tererés, picanhas, rabanadas, sinucas, aulas de violão (*"já tive alunos bons, regulares, maus, péssimos e o Quico..."*) e pela muita paciência ao longo de todo este trabalho. Independentemente do caminho que trilharemos, guardarei estes momentos para sempre em meu coração. Agradeço imensamente. Valeu, fih!

Ao Rafael Bovo pelo grande auxílio, conversas, ideias e ajuda com as análises dos dados que foram de grande valia ao longo desse caminhar. Em tempo, agradeço o grande esforço no *sprint* final deste trabalho. Valeu ainda pelos cafés descontraídos, viagens, episódios de Chaves, almoços no RU e desabafos. Sucesso!

Agradeço aos integrantes da banca pela disponibilidade e participação na defesa, bem como pelas valiosas observações, correções e dicas acrescentadas a esse trabalho.

Aos colegas, alunos e pesquisadores do "Jacarezário" da Unesp Rio Claro/SP, em especial a Rafael Bovo, Ailton "Cascão", Rodolfo "Muzambinho", Amanda Clemente, Thiago Gastaldi, Guilherme Gomes, Juliana Alberti, Luis Miguel, Luá Timpone e Marina Sartori pelas muitas conversas, cafés e força que sempre prestaram.

Ao professor Ariovaldo Cruz-Neto, pelo auxílio nas análises de dados e realização deste trabalho.

Ao Guilherme Gomes, parceiro de viagens e dos corredores do laboratório, sempre disposto a ajudar.

Ao Fábio Barros, na discussão das diversas formas de análise dos dados desta tese.

Aos queridos amigos e irmãos CCB pela força, orações e companheirismo. Deus vos abençoe sempre.

Ao Centro de Controle de Zoonoses de Itu-SP (CCZ-Itu), em particular ao biólogo Diogo Barea, por gentilmente ceder algumas serpentes para o trabalho.

Ao Instituto Butantan, São Paulo, em especial ao diretor do Museu Biológico Giuseppe Puorto, bem como a Wilson Fernandes e Kathleen Fernandes Grego, responsáveis pelo Laboratório de Herpetologia do Instituto, por terem cordialmente doado alguns animais utilizados no trabalho.

À FAPESP pela bolsa de estudos concedida durante a realização desse trabalho (processo nº 2012/15697-4).

Peço desculpas se esqueci de agradecer a alguém nominalmente.

Valeu, meu povo! Sucesso, fih! E zás!

# SUMÁRIO

**RESUMO DO TRABALHO**.....08

**INTRODUÇÃO GERAL** .....10

REFERÊNCIAS .....16

**CAPÍTULO I: RESTING METABOLIC RATE AND EVAPORATIVE WATER LOSS IN NEOTROPICAL PITVIPERS (SERPENTES: CROTALINAE)** .....22

ABSTRACT .....23

INTRODUCTION .....24

MATERIAL AND METHODS .....28

RESULTS ….....35

DISCUSSION .....41

REFERENCES .....48

**CAPÍTULO II: THERMAL PREFERENCE AND TOLERANCE IN NEOTROPICAL PITVIPERS (SERPENTES: CROTALINAE)**.....56

ABSTRACT .....57

INTRODUCTION .....58

MATERIAL AND METHODS .....62

RESULTS .....72

DISCUSSION .....79

REFERENCES .....85

**CONCLUSÕES GERAIS** .....93

## RESUMO DO TRABALHO

A temperatura afeta dramaticamente todos os processos fisiológicos dos organismos e, portanto, a maioria dos animais investe tempo e energia consideráveis na termorregulação. Animais ectotérmicos regulam a temperatura corpórea ($T_b$) principalmente com base em fontes externas de calor e por meio de ajustes comportamentais. Como consequência, ectotermos experimentam flutuações muito maiores da $T_b$ do que a grande maioria dos animais endotérmicos. A variação da $T_b$ tem impactos profundos nas capacidades funcionais das ectotermias e pode resultar em importantes consequências ecológicas. Em ectotermos, a taxa metabólica de repouso (TMR) e a perda de água evaporativa (PEA) são em geral diretamente relacionadas com a $T_b$, podendo ainda ser afetadas por características térmicas e disponibilidade de água dos diferentes hábitats. Ademais, a termorregulação nos ectotermos é determinada por um equilíbrio entre os custos e benefícios. Os ajustes no comportamento termorregulatório para compensar as condições adversas do ambiente podem acarretar numa alta demanda energia e tempo para os animais, enquanto que a regulação $T_b$ pode resultar em benefícios associados à otimização de vários processos fisiológicos a uma determinada temperatura. Assim, particularmente para Squamata, os animais exibirão uma temperatura corpórea preferida ($T_{pref}$) na faixa térmica que melhora suas atividades. Estendendo-se abaixo e acima da faixa de $T_{pref}$, ectotermos irão atingir um limite térmico inferior ($CT_{min}$) ou superior ($CT_{max}$), nos quais o desempenho e, consequentemente, a sobrevivência serão comprometidos. Em serpentes, tanto a $T_{pref}$ quanto os limites de tolerância térmica (LTT) variam intra e interspecificamente, sendo influenciados por muitos fatores, como por exemplo as condições ambientais do hábitat dos animais. Portanto, $T_{pref}$ e LTT são atributos centrais da biologia termal de organismos ectotérmicos, incluindo serpentes, uma vez que podem refletir diferenças históricas e/ou adaptativas. Para abordar os aspectos ecofisiológicos envolvidos na termorregulação, balanço hídrico e metabolismo energético acima comentados, examinamos a $T_{pref}$, $CT_{min}$ e $CT_{max}$, bem como os efeitos da temperatura (15, 25 e 35°C) sobre TMR e PEA em quatro serpentes Neotropical Crotalinae da América do Sul (*Bothrops alternatus*, *B. jararaca*, *B. moojeni* e *Crotalus durissus*). Estas espécies de serpente são filogeneticamente relacionadas e ocupam áreas geográficas que se sobrepõem extensivamente, mas apresentam diferenças consideráveis em termos de microhábitats preferidos e outros atributos biológicos. Em geral, *B. jararaca* e *B. moojeni* ocupam principalmente áreas florestadas, enquanto *B. alternatus* e *C. durissus* habitam

regiões de áreas abertas. Os resultados mostraram que tanto a TMR quanto a PEA aumentaram com a temperatura em todas as espécies. Tanto em 15 e 35°C, *B. jararaca* e *B. moojeni* apresentaram PEA semelhante, porém maiores que *B. alternatus* e *C. durissus*. TMR a 25°C não diferiu entre as espécies. *Crotalus durissus* exibiu as menores taxas de PEA dentre todas as espécies, em qualquer temperatura. As espécies de *Bothrops* apresentaram taxas de PEA semelhantes a 15 e 25°C. A 35°C, no entanto, *B. alternatus* exibiu taxas mais baixas de PEA do que espécies congêneres. Todas as espécies de serpentes tiveram $T_{pref}$ à noite maior do que $T_{pref}$ durante o dia. Interespecificamente, $T_{pref}$ diurna não diferiu entre as espécies, enquanto que durante a noite *B. jararaca* e *C. durissus* selecionaram temperaturas mais altas do que *B. alternatus* e *B. moojeni*. $T_{pref}$ noturna em *B. alternatus* foi maior do em *B. moojeni*. *Bothrops alternatus* exibiu o menor $CT_{min}$ entre todas as espécies, enquanto *B. jararaca* apresentou valores de $CT_{min}$ mais baixos do que *B. moojeni*. Os valores de $CT_{max}$ para *B. alternatus* e *C. durissus* foram semelhantes, mas superiores aos de *B. jararaca* e *B. moojeni*. Nossos dados mostraram que TMR e PEA das serpentes foram congruentes com o tipo de ambiente ocupado pelos animais, do ponto de vista da fitofisionomia. As espécies de serpentes de áreas abertas (*B. alternatus* e *C. durissus*) exibiram taxas mais baixas de PEA do que as espécies florestadas (*B. jararaca* e *B. moojeni*). Além disso, *C. durissus*, seguido de *B. alternatus*, seria menos vulnerável a um potencial estresse térmico causado pelo potencial aquecimento climático em comparação com *B. moojeni* e *B. jararaca*, uma vez que, em temperaturas extremas, essas espécies não apresentariam muito um alto gasto de energia e seriam menos suscetíveis à dessecação. Do mesmo modo, tanto para $T_{pref}$ quanto LTT nossos resultados pareceram ter relação com o tipo de ambiente ocupado pelas serpentes. As espécies de áreas abertas (*B. alternatus* e *C. durissus*) apresentaram maior $CT_{max}$ e foram mais tolerantes ao calor do que as espécies florestadas (*B. jararaca* e *B. moojeni*). Entre as espécies de *Bothrops*, *B. alternatus* mostrou ser a espécie mais tolerante ao frio. Em conclusão, todas as serpentes selecionaram temperaturas menores durante o dia, o que poderia proporcionar uma economia de energia durante o período de inatividade. $CT_{max}$ de *C. durissus* e *B. alternatus* indicou que essas espécies seriam menos vulneráveis ao estresse térmico causado pelo aquecimento do clima em comparação com *B. moojeni* e *B. jararaca*.

## INTRODUÇÃO GERAL

É consenso que a temperatura é um dos fatores que afeta de forma mais significativa os processos fisiológicos dos organismos (Cossins and Bowler, 1987; Angilletta et al., 2002). Em decorrência, muitos animais investem considerável energia e tempo a fim de regular a temperatura corpórea ($T_b$) (Pough et al., 2001). Particularmente, nos ectotérmicos terrestres, alterações na $T_b$ podem afetar diversos processos fisiológicos, como a taxa metabólica (Andrade et al., 1997; Secor, 2009; Gavira e Andrade, 2013), perda evaporativa de água (PEA) (Bennett e Licht, 1975; Dmi'el, 1985; Dmi'el, 2001; DeNardo et al., 2004; Tracy et al., 2008) entre outros. No caso dos répteis, a $T_b$ é regulada principalmente por meio de ajustes comportamentais e escolha de micro-hábitats (Cowles e Bogert 1944; Patterson e Davies, 1982; Huey et al., 1989; Krohmer, 1989; Grant, 1990; Peterson et al., 1993), embora ajustes fisiológicos também ocorram (Dzialowski e O'Connor, 1999; Tattersall et al., 2004; Stuginski et al., 2011). Por sua vez, uma das principais consequências da ectotermia é que a regulação da $T_b$ é amplamente influenciada pela disponibilidade de nichos térmicos adequados no ambiente (Angilletta, 2009) e, como tal, os organismos ectotérmicos geralmente apresentam flutuações muito maiores na $T_b$ do que a grande maioria dos endotérmicos (Huey, 1982; Angilletta et al., 2002). Nesse sentido, os ajustes termorregulatórios para compensar condições adversas podem demandar elevado gasto de energia e o tempo (Huey e Slatkin, 1976; Lelièvre et al., 2011). Em contrapartida, a regulação da temperatura corporal pode resultar em benefícios associados à otimização de vários processos fisiológicos a uma dada temperatura ou intervalo térmico (Huey e Bennett, 1987; Hertz et al., 1993; Angilletta et al., 2002, Blouin-Demers e Nadeau, 2005; mas ver Fitzgerald et al., 2003). Neste sentido, muitas espécies de Squamata, quando em condições permitidas, exibirão uma temperatura corpórea preferida ($T_{pref}$) numa faixa termal que melhora o seu desempenho (Huey, 1982; Angilletta, 2009).

Assim como a regulação da $T_b$, a manutenção do balanço hídrico também é fundamental. Em muitos grupos animais, a PEA está correlacionada com a disponibilidade de água e/ou umidade do habitat, refletindo, portanto, na ocupação do habitat (Belasen et al., 2017). De fato, no caso dos Squamata, animais de regiões mais áridas apresentam PEA menores que os de regiões mais úmidas (Dmi'el, 1972; Mautz, 1982; Guillon et al., 2014). A ocupação de hábitat de uma determinada espécie, bem como sua distribuição geográfica, é resultado da interação entre fatores ecológicos e evolutivos, incluindo competição intra- e/ou interespecífica, disponibilidade de recursos, fatores históricos, entre outros (Case e Taper, 2000; Case et al., 2005). Para o grupo dos répteis, o hábitat ocupado por algumas espécies está intimamente relacionado com a temperatura do ambiente (Huey, 1987; Campbell e Solórzano, 1992; Krebs, 1994; Gaston, 2003; Blouin-Demers and Weatherhead, 2001). Consequentemente, com o aquecimento do clima, diversas espécies de ectotérmicos estão sendo forçadas a procurar hábitats altenativos (i.e., com temperaturas mais amenas), a fim de evitar o estresse térmico (Araújo et al., 2006; Moreno-Azócar et al., 2012; ver também Seebacher et al., 2015). De fato, muitas destas espécies vêm apresentando uma drástica diminuição tanto na sua riqueza quanto na densidade, sendo que algumas já se encontram inclusive ameaçadas de extinção (Araújo et al., 2006; Foufopoulos et al., 2011; ver também Huey et al., 2009). Por exemplo, estima-se que daqui cerca de 60 anos, 20% das espécies de lagartos estarão extintas em razão do aquecimento climático, principalmente devido severas restrições no período de atividade destes animais, relacionadas dentre outras causas ao superaquecimento e/ou desidratação (Sinervo et al., 2010). Mesmo considerando que a temperatura influencie funções fisiológicas e, consequentemente, o desempenho dos ectotérmicos, são ainda relativamente poucos os estudos que têm tentado incorporar parâmetros fisiológicos na tentativa de se entender

padrões de distribuição geográfica e ocupação de habitat por esses animais (Kearney e Porter, 2004; 2009; Navas, 2006; Titon e Gomes, 2012; 2015).

As serpentes neotropicais do grupo *Bothrops* fazem parte de um conjunto aparentemente monofilético de cerca de 50 espécies, ocorrendo em praticamente toda a América Latina (Hoge e Romano-Hoge, 1981; Campbell e Lamar, 1989; Greene, 1992; Alencar et al., 2016). Dentro do gênero *Bothrops*, aproximadamente sete linhagens são reconhecidas e as espécies aqui estudadas, *B. alternatus*, *B. jararaca* e *B. moojeni*, são representantes dos grupos *'alternatus'*, *'jararaca'* e *'atrox'*, respectivamente (Carrasco et al., 2012). De uma forma geral as serpentes *Bothrops* ocupam campos florestais e possuem hábito terrestre (Campbell e Lamar, 2004), embora algumas espécies possam ser encontradas em áreas abertas, apresentar hábito arbóreo, ou mesmo exibir uma variação ontogenética na utilização do micro-hábitat (Amaral, 1921; Campbell e Lamar, 2004; Sazima, 1992; Martins et al., 2002). No Brasil, o gênero *Bothrops* é considerado o grupo de maior importância médica, responsável por cerca de 90% das 20.000 ocorrências anuais de acidentes ofídicos (Ribeiro e Jorge, 1997; Melgarejo, 2009), com taxa de letalidade próxima a 0,3% dos casos (Araújo et al., 2003). Entretanto, de acordo com Sandrin et al. (2005), tais informações são transmitidas à população com uma série de problemas conceituais, o que leva a exacerbar a real nocividade das serpentes e, consequentemente, o medo natural das pessoas em relação às serpentes, acarretando possível matança e declínio desses animais. Somando-se a isto, a questão da perda e degradação de hábitats é considerada uma das principais causas da ameaça de extinção entre os répteis, uma vez que grande parte destes vertebrados não é capaz de sobreviver em ambientes demasiadamente alterados por ação antrópica (Martins e Molina, 2008; Marques, 1998; Marques et al., 2010). Por exemplo, segundo o Livro Vermelho do Estado de São Paulo das 29 espécies do grupo *Bothrops* (aqui incluso o gênero *Bothrocophias*; Bérnils e Costa, 2011) pertencentes

à herpetofauna nacional, cinco estão ameaçadas de extinção, sendo que duas (*B. alcatraz* e *B. insularis*) são consideradas como "Criticamente Ameaçadas" (Marques et al., 2009; IUCN, 2015). Portanto, uma melhor compreensão sobre a biologia destas serpentes, incluindo fatores determinates de sua distribuição no habitat, é fundamental para a preservação e conservação tanto das espécies como do hábitat em que estão inseridas.

Devido a isto, a presente tese teve como objetivo central investigar diversos parâmetros fisiológics, até então desconhecidos, para serpentes viperídeas do gênero *Bothrops*, como fisiologia termal, balanço hídrico e metabolismo energético. As espécies de serpentes aqui estudadas foram *B. alternatus*; *B. jararaca;* e *B. moojeni*, escolhidas tanto pela sua disponibilidade quanto pelo fato de representarem linhagens distintas dentro do gênero. Também por estes motivos, incluímos no trabalho uma quarta espécie, a cascavel (*Crotalus durissus*), a qual foi considerada como grupo externo das espécies eleitas dentro do gênero *Bothrops* (Alencar et al., 2016). Assim, investigamos nas quatro espécies de serpente os efeitos da temperatura sobre a taxa metabólica de repouso e perda evaporativa de água, bem como a preferência térmica e as tolerâncias térmicas mínima e máxima.

As três espécies de *Bothrops* selecionadas para o desenvolvimento do presente projeto apresentam ampla distribuição geográfica com algumas áreas de sobreposição (Fig. 1). A distribuição de *B. jararaca* se dá mais ao leste do país, da Bahia até o Rio Grande do Sul, bem como nordeste do Paraguai e norte da Argentina. *Bothrops moojeni* ocorre numa faixa mais central do Brasil, do Piauí ao Paraná, se extendendo ao norte da Argentina e leste da Bolívia e do Paraguai. *Bothrops alternatus* é a espécie que se distribui mais ao sul dentre as três, presente nas regiões centro-oeste, sudeste e sul do Brasil, se estendendo até o Uruguai, Paraguai e norte da Argentina (Campbell e Lamar, 2004). Quanto ao micro-hábitat, tanto *B. jararaca* quanto *B. moojeni* são encontradas em regiões florestadas, sendo

esta última quase sempre associada a matas de galeria (Sazima, 1992; Nogueira et al., 2003; Sawaya et al., 2008; Barbo et al., 2011; Pires et al., 2012). Ademais, embora próxima a corpos de água, *B. moojeni* é frequentemente encontrada em áreas abertas de Cerrado (Martins et al., 2002; Nogueira et al., 2003), ao passo que que *B. jararaca* raramente está ligada a tais regiões não florestadas (Sazima, 1992). *Bothrops alternatus*, por sua vez, é mais comum no campo sujo, próximos a áreas ripárias, podendo estar tanto no solo como sobre a vegetação (Sazima, 1992; Martins et al., 2001; Sawaya et al., 2008). Além disso, *B. alternatus* também é frequentemente encontrada em formações abertas, incluindo áreas agrícolas, suburbanas e perturbadas (Lema, 2002; Campbell & Lamar, 2004; Sawaya et al., 2008). No caso da cascavel sul-americana, *Crotalus durissus*, apresenta ampla distribuição na América do Sul sobrepondo, inclusive, a distribuição geográfica das três espécies de *Bothrops* inclusas neste estudo (Fig. 1). No Brasil, esta serpente habita os cerrados do Centro-oeste, as regiões áridas e semi-áridas do Nordeste e os campos e áreas abertas no Sul, Sudeste e Norte (Campbell e Lamar, 2004; Tozetti e Martins, 2008).

Desta forma, ao longo do desenvolvimento deste trabalho, buscamos responder as seguintes questões:

(i) O aumento da temperatura eleva as taxas metabólica e a perda evaporativa de água das serpentes?

(ii) Espécies que habitam ambientes próximos a corpos d'água apresentam maiores taxas de perda de água?

(iii) Espécies de ambientes com temperaturas mais amenas selecionam temperaturas mais baixas em laboratório?

(iv) Espécies de ambientes com menor variação de temperatura (e.g., áreas florestadas) exibem menores tolerâncias térmicas do que espécies de áreas abertas?

(v) Espécies que habitam ambientes mais secos (e.g., áreas abertas e afastadas de regiões ripárias) apresentam menor PEA em comparação às espécies de locais mais úmidos?

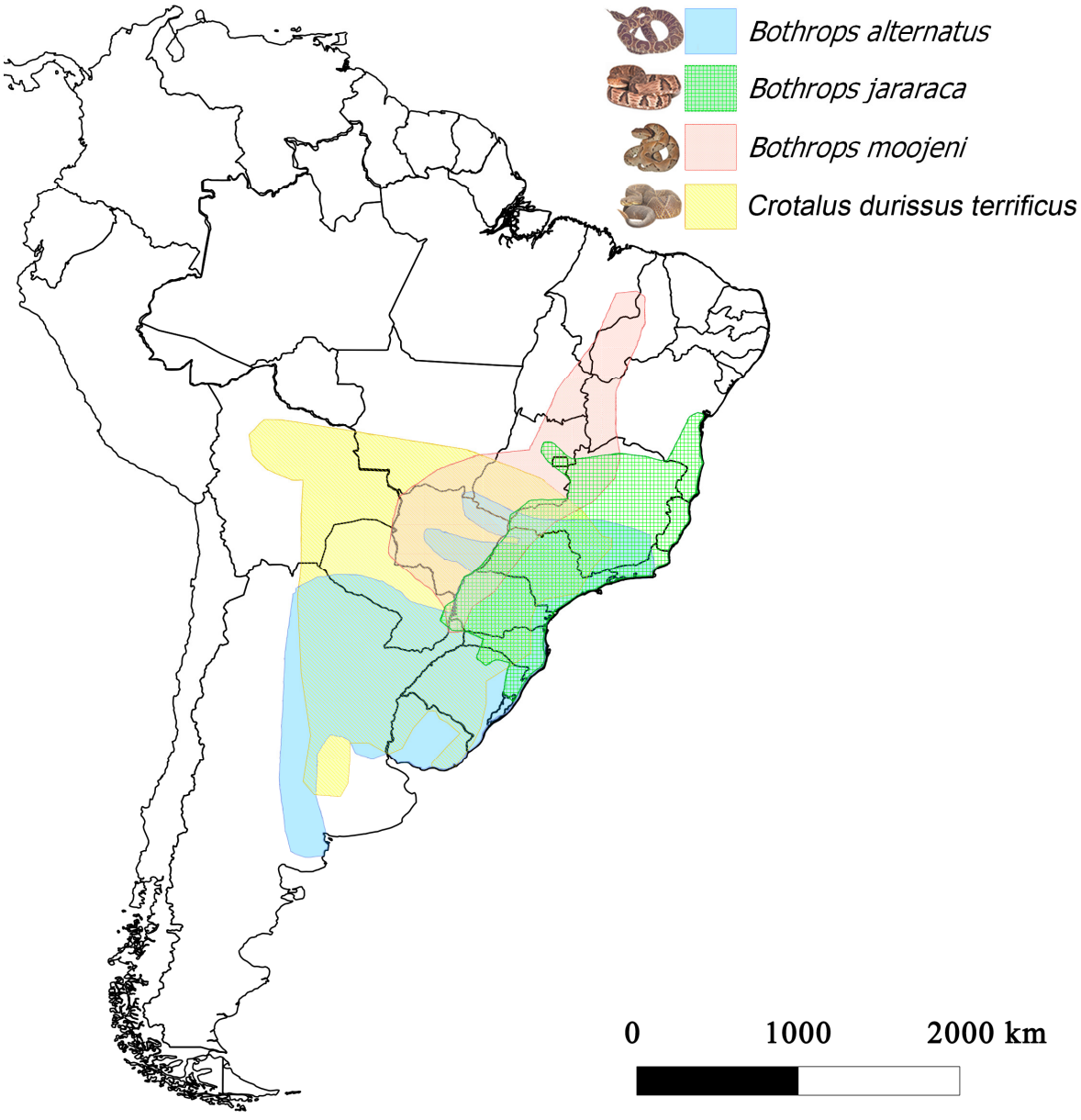



**Figura 1**. Mapa da distribuição geográfica das quatro espécies de serpente utilizadas no presente trabalho (adaptado de Campbell e Lamar, 2004).

## REFERÊNCIAS


ALENCAR, L.R.V.; QUENTAL, T.B.; GRAZZIOTIN, F.G.; ALFARO, M.L; MARTINS, M.; VENZON, M. & ZAHER, H. 2016. Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates. Mol Phylogenet Evol, 105: 50-62.

AMARAL, A. 1921. Contribuição para o conhecimento dos ophidios do Brasil. A. Parte II. Biologia da nova espécie, Lachesis insularis. Anex Mem Inst Butantan 1: 39-44.

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, 53(4): 485-493.

ANGILLETTA, M.J. 2009. Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press. Oxford, New York, USA.

ANGILLETTA, M.J.; NIEWIAROWSKI, P.H. & NAVAS, C.A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. J Therm Biol, 27(4): 249-268.

ARAÚJO, F.A.A.; SANTALÚCIA, M. & CABRAL, R.F. 2003. Epidemiologia dos acidentes por animais peçonhentos. In: CARDOSO, J.L.C.; FRANÇA, F.O.S.; WEN, F.H.; MALAQUE, C.M.S. & HADDAD JUNIOR, V. (Eds). Animais peçonhentos no Brasil: biologia, clínica e terapêutica dos acidentes. Sarvier, São Paulo, SP. p. 6-12.

ARAÚJO, M.B.; THUILLER, W. & PEARSON, R.G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. J Biogeo, 33: 1712-1728.

BARBO F.E.; MARQUES O.A.V. & SAWAYA R.J. 2011. Diversity, natural history, and distribution of snakes in the municipality of São Paulo. South Am J Herpetol, 6(3): 135-160.

BELASEN, A.; BROCK, K.; LI, B.; CHREMOU, D.; VALAKOS, E.; PAFILIS, P.; SINERVO, B. & FOUFOPOULOS, J. 2017. Fine with heat, problems with water: microclimate alters water loss in a thermally adapted insular lizard. Oikos, 126(3): 447-457.

BENNETT, A.F. & LICHT, P. 1975. Evaporative water loss in scaleless snakes. Comp Biochem Physiol, 52A: 213-215.

BÉRNILS, R.S. & COSTA, H.C. 2012. Répteis brasileiros: Lista de espécies. Versão 2012.1. Disponível em http://www.sbherpetologia.org.br/. Sociedade Brasileira de Herpetologia. Acessada em [13/02/2017].

BLOUIN-DEMERS, G. & NADEAU, P. 2005. The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. Ecology, 86: 560-566.

BLOUIN-DEMERS, G. & WEATHERHEAD, P.J. 2001. An experimental test of the link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes Elaphe obsoleta obsoleta. J Anim Ecol, 70: 1006-1013.

CAMPBELL, J.A. & LAMAR, W.W. 1989. The Venomous Reptiles of Latin America. Cornell University Press, Ithaca, New York.

CAMPBELL, J.A. & LAMAR, W.W. 2004. The venomous reptiles of the western hemisphere. Volumes 1 and 2. Comstock (Cornell University Press), Ithaca, New York, 962 pp.

CAMPBELL, J.A. & SOLÓRZANO, A. 1992. The distribution, variation, and natural history of the middle American montane pitviper, *Porthidium godmani*. In: CAMPBELL, J.A. & BRODIE JR, E.D. (Eds.). Biology of the pitvipers. Tyler, TX: Selva Press, pp. 223-250.

CARRASCO, P.A.; MATTONI, C.I.; LEYNAUD, G.C. & SCROCCHI, G.J. 2012. Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). Zool Scr, 41: 109-124.

CASE, T.J.; HOLT, R.D. & MCPEEK, M.A. 2005. The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. Oikos, 108: 28-46.

CASE, T.J. & TAPER, M.L. 2000. Interspecific competition environmental gradients, gene flow, and the coevolution of species' borders. Am Nat, 155: 583-605.

COSSINS, A.R. & BOWLER, K.B. 1987. Temperature biology of animals. New York, Chapman and Hall.

COWLES, R.B. & BOGERT, C.M. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. Bull Am Mus Nat Hist, 83: 261-296.

DENARDO, D.F.; ZUBAL, T.E. & HOFFMAN, T.C.M. 2004. Cloacal evaporative cooling: a previously undescribed means of increasing evaporative water loss at higher temperatures in a desert ectotherm, the Gila Monster, *Heloderma suspectum*. J Exp Biol, 207: 945-953.

DMI'EL, R. 1972. Effect of activity and temperature on metabolism and water loss in snakes. Am J Physiol, 223: 510-516.

DMI'EL, R. 1985. Effect of body size and temperature on skin resistance to water loss in a desert snake. J Thermal Biol, 10(3): 145-149.

DMI'EL, R. 2001. Skin resistance to evaporative water loss in reptiles: a physiological adaptive mechanism to environmental stress or a phyletically dictated trait? Israel J Zool, 47: 55-67.

DZIALOWSKI, E.M. & O'CONNOR, M.P. 1999. Utility of blood flow to the appendages in physiological control of heat exchange in reptiles. J Therm Biol, 24: 21-32.

FITZGERALD, M.; SHINE, R. & LEMCKERT, F. 2003. A reluctant heliotherm: thermal ecology of the arboreal snake *Hoplocephalus stephensii* (Elapidae) in dense forest. J Therm Biol, 28: 515-524.

FOUFOPOULOS, J.; KILPATRICK, A.M. & IVES, A.R. 2011. Climatechange and elevated extinction rates of reptiles from Mediterranean Islands. Am Nat, 177(1): 119-129.

GASTON, K.J. 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford, UK: Oxford Univ. Press.

GAVIRA, R.S.B. & ANDRADE, D.V. 2013. Temperature and thermal regime effects on the specific dynamic action of *Bothrops alternatus* (Serpentes, Viperidae). Amphibia-Reptilia, 34(4): 483-491.

GRANT, B.W. 1990. Trade-offs in activity time and physiological performance for thermoregulating desert lizards, *Sceloporus merriami*. Ecology, 71 (6): 2323-2333.

GREENE, H.W. 1992. The ecological and behavioral context for pitvipers' evolution, p. 107-117. In: J.A. CAMPBELL & E.D. BRODIE (Eds). Biology of the Pitvipers. Tyler, Selva, 467p.

GUILLON, M.; GUILLER, G.; DENARDO, D.F. & LOURDAIS, O. 2014. Microclimate preferences correlate with contrasted evaporative water loss in parapatric vipers at their contact zone. Can J Zool, 92(1): 81-86.

HERTZ, P.E.; HUEY, R.B. & STEVENSON, R.D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. Am Nat, 142(5): 796-818.

HOGE, A.R. & ROMANO-HOGE, S.A.R.W.L. 1981. Poisonous snakes of the world. Part 1: Checklist of the pit vipers, Viperoidea, Viperidae, Crotalinae. Mem Inst Butantan 42/43: 179-309.

HUEY, R.B.; DEUTSCH, C.A.; TEWKSBURY, J.J.; VITT, L.J.; HERTZ, P.E.; ÁLVAREZ-PÉREZ, H.J. & GARLAND, T. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. Proc R Soc Lon B, 276: 1939-1948.

HUEY, R.B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: Biology of the Reptilia, Vol. 12. Physiological Ecology, pp. 25-91. C. GANS & POUGH, F.H. (eds). Academic Press, New York and London.

HUEY, R.B. & BENNETT, A.F. 1987. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. Evolution, 41(5): 1098-1115.

HUEY, R.B. & KINGSOLVER, J.G. 1989. Evolution of thermal sensitivy of ectotherm performance. Trends Ecol Evol, 4: 131-135.

HUEY, R.B. & SLATKIN, M. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. Q Rev Biol, 51(3): 363-384.

IUCN. 2015. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-3. Available from: http://www.iucnredlist.org. (Accessed 17 October 2016).

KEARNEY, M. & PORTER, W. 2004. Mapping the fundamentalniche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. Ecology, 85: 3119-3131.

KEARNEY, M. & PORTER, W. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. Ecol Lett, 12: 334-350.

KREBS, C.J. 1994. The experimental analysis of distribution and abundance. In: KREBS, C.J. (Ed.). Ecology. Oxford, UK, Addison-Wesley, pp. 93-116.

KROHMER, R.W. 1989. Body temperature relationships in the lined snake, *Tropidoclonion lineatum*. Comp Biochem Physiol, 92A: 541-543.

LELIÈVRE, H.; BLOUIN-DEMERS, G.; PINAUD, D.; LISSE, H.; BONNET, X. & LOURDAIS, O. 2011. Contrasted thermal preferences translate into divergences in habitat use and realized performance in two sympatric snakes. J Zool, 284: 265-275.

LEMA, T. 2002. Os Répteis do Rio Grande do Sul: atuais e fósseis – biogeografia – ofidismo. Porto Alegre, EDIPUCRS, 264p.

MARQUES, O.A.V. 1998. Composição faunística, história natural e ecologia de serpentes da Mata Atlântica na Estação Ecológica Juréia-Itatins, SP. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

MARQUES, O.A.V.; NOGUEIRA, C.; MARTINS, M. & SAWAYA, R.J. 2010. Impactos potenciais das mudanças propostas no Código Florestal Brasileiro sobre os répteis brasileiros. Biota Neotrop, 10(4): 39-41.

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*). J Zool, 254: 529-538.

MARTINS, M.; MARQUES, O.A.V. & SAZIMA, I. 2002. Ecological and phylogenetics correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*. In: Biology of the vipers. SCHUETT, G.; HÖGGREN, M. & GREENE, H.W. (Eds.). Carmel: Biological Sciences Press, 1-22.

MARQUES, O.A.V.; NOGUEIRA, C.; SAWAYA, R.J.; BÉRNILS, R.S.; MARTINS, M.; MOLINA, F.; FERRAREZZI, H.; FRANCO, F.L. & GERMANO, V.J. 2009. Répteis. In: Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção do Estado de São Paulo (C. Kierulff, org.). SEMA, São Paulo, p.285-327.

MAUTZ, W.J. 1982. Correlation of both respiratory and cutaneous water losses of lizards with habitat aridity. J Comp Physiol B, 149: 25-30.

MELGAREJO, A.R. 2009. Serpentes Peçonhentas do Brasil. In: Animais peçonhentos no Brasil: biologia, clínica e terapêutica dos acidentes, 2. ed. J.L.C. Cardoso; F.O.S. França; F.H. Wen; C.M.S. Málaque & V.H. Junior (eds). Sarvier, São Paulo, SP, Brasil.

MORENO-AZÓCAR, D.L.; VANHOOYDONCK, B.; BONINO, M.F.; PEROTTI, M.G.; ABDALA, C.S.; SCHULTE, J.A. & CRUZ, F.B. 2012. Chasing the Patagonian sun: Comparative thermal biology of *Liolaemus* lizards. Oecologia, 171: 773-788.

NAVAS C.A. 2006. Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. Integr Comp Biol, 46(1): 82-91.

NOGUEIRA, C.; SAWAYA, R.J. & MARTINS, M. 2003. Ecology of *Bothrops moojeni* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. J Herpetol, 37(4): 653-659.

PATTERSON, J.W. & DAVIES, P.M.C. 1982. Predatory behavior and temperature relation in the snake *Natrix maura*. Copeia, 1982: 472-474.

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, pp. 241-314. SEIGEL, R.A. and COLLINS, J.T. (Eds.). McGraw-Hill, New York, USA, p. 241-314.

PIRES, R.C.; BORGES, V.S.; SOUZA, A.M. & ETEROVICK, P.A. 2012. Natural history of a snake assemblage alongside a river in south-eastern Brazil. J Nat Hist 46(5-6): 369-381.

POUGH, F.H.; ANDREWS, R.M.; CADLE, J.E.; CRUMP, M.L.; SAVITZKY, A.H. & WELLS, K.D. 2001. Herpetology, 2nd ed. Prentice Hall, New Jersey. 612 pp

RIBEIRO, L.A. & JORGE, M.T. 1997. Bites by snakes in the genus *Bothrops*: a series of 3,139 cases. Rev Soc Bras Med Trop, 30: 475-480.

SANDRIN, M.F.N.; PUORTO, G. & NARDI, R. 2005. Serpentes e acidentes ofídicos: um estudo sobre erros conceituais em livros didáticos. Invest Ens Ciências, 10(3): 281-298.

SAWAYA, R.J.; MARQUES, O.A.V. & MARTINS, M. 2008. Composition and natural history of a Cerrado snake assemblage at Itirapina, São Paulo state, southeastern Brazil. Biota Neotrop. 8(2): 127-149.

SAZIMA, I. 1992. Natural history of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil. Pp. 199-216 In: Campbell JA, Brodie ED (Eds.), Biology of the Pitvipers. Selva, Tyler, Texas

SECOR, S.M. 2009. Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response. J Comp Physiol B, 179(1): 1-56

SEEBACHER, F.; WHITE, C.R. & FRANKLIN, C.E. 2015. Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. Nat Clim Change, 5: 61-66.

SINERVO, B.; MÉNDEZ-DE-LA-CRUZ, F.; SITES, J.W.; et al. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. Science, 328(5980): 894-899.

STUGINSKI, D.R.; FERNANDES, W.; TATTERSALL, G.J. & ABE, A.S. 2011. Postprandial thermogenesis in *Bothrops moojeni* (Serpentes: Viperidae). J Venom Anim Toxins incl Trop Dis, 17(3): 287-292.

TATTERSALL, G.J.; MILSOM, W.K.; ABE, A.S.; BRITO, S.P. & ANDRADE, D.V. 2004. The thermogenesis of digestion in rattlesnakes. J Exp Biol, 207: 579-585.

TITON, B. & GOMES, F.R. 2012. Balanço hídrico e a distribuição geográfica dos anfíbios. Rev Biol, 8: 49-57.

TITON, B. & GOMES, F.R. 2015. Relation between water balance and climatic variables associated with the geographical distribution of anurans. Plos One, 10(10) e0140761.

TOZETTI, A.M. & MARTINS, M. 2008. Habitat use by the South-American rattlesnake (*Crotalus durissus*) in south-eastern Brazil. J Nat Hist, 42(19-): 1435-1444.

TRACY, C.R.; CHRISTIAN, K.A.; BETTS, G. & TRACY, C.R. 2008. Body temperature and resistance to evaporative water loss in tropical Australian frogs. Comp Biochem Physiol, 150A: 102-108.

## CONCLUSÕES GERAIS

1) A temperatura afetou a TMR e a PEA em todas as espécies de serpente, de modo que o consumo de oxigênio e a taxa de perda de água aumentaram juntamente com a temperatura;

2) A TMR dos animais pareceu se refletir com o tipo de ambiente das espécies: A 15°C, *Bothrops alternatus* (espécie com distribuição mais ao sul dentre as quatro estudadas) e *B. moojeni* (que apresentou a menor $T_{pref}$) tiveram as taxas mais elevadas. A 35°C, as espécies de área aberta (*B. alternatus* e *Crotalus durissus*), sujeitas a maiores variações de temperatura no ambiente natural, apresentaram TMR menores que as serpentes de área florestada (*B. jararaca* e *B. moojeni*), onde a temperatura ambiente é tipicamente mais constante;

3) *Crotalus durissus*, frequentemente encontrada em ambientes mais áridos, apresentou as menores taxas de PEA em todas as temperaturas. As serpentes do gênero *Bothrops* não diferiram quanto à PEA a 15 e 25°C. A 35°C, entretanto, *B. alternatus* apresentou PEA menor que as espécies congêneres. Desta forma, particularmentes em temperaturas mais elevadas, as espécies de área aberta tiveram taxas de PEA menores que as de área florestadas, onde a umidade relativa do ar é sempre elevada e temperatura raramente se extende acimda dos 30°C;

4) Todas as espécies de serpentes, nas quais predominam hábitos noturnos, apresentaram $T_{pref}$ durante a noite maiores que a $T_{pref}$ durante o dia;

5) Durante o período de inatividade das serpentes (i.e., durno) a $T_{pref}$ não variou entre as espécies. À noite, *B. jararaca* e *C. durissus* apresentrarm os maiores valores de $T_{pref}$, seguidos por *B. alternatus* e *B. moojeni*.

6) Para todas as espécies, o $CT_{min}$ foi mais lábil que o $CT_{max}$. O $CT_{min}$ foi diferente nas três espécies de *Bothrops*, sendo que *B. alternatus* é a espécie mais tolerante ao frio, seguida por *B. jararaca* e *B. moojeni*. *Crotalus durissus* apresentou $CT_{min}$ similar aos de *B. jararaca* e *B. moojeni*.

7) Os valores de $CT_{max}$ foram relacionados com o tipo de hábitat das serpentes. Espécies de áreas abertas (*B. alternatus* e *C. durissus*) foram mais tolerantes ao calor do que as espécies de hábitats florestados (*B. jararaca* e *B. moojeni*).

8) Os resultados dos parâmetros fisiológicos analisados foram congruentes com o tipo de hábitat ocupado pelas serpentes, do ponto de vista da fitofisionomia. *Bothrops alternatus* e, principalmente, *C. durissus*, espécies de áreas abertas, demonstraram ser menos susceptíveis a condições ambientais adversas do que espécies que habitam áreas florestadas (*B. jararaca* e *B. moojeni*), visto que sob temperaturas elevadas (35°C), apresentaram menor TMR, PEA e maior tolerância ao calor.