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

**“DETERMINANTES DO AUMENTO METABÓLICO PÓS-
PRANDIAL EM URUTUS, *BOTHROPS ALTERNATUS*
(SERPENTES, VIPERIDAE)”**

RODRIGO SAMUEL BUENO GAVIRA

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências do
Câmpus de Rio Claro,
Universidade Estadual Paulista
“Júlio de Mesquita Filho”, como
parte dos requisitos para
obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas (Área de
Concentração: Zoologia).

**Rio Claro – SP
Outubro 2011**

**“DETERMINANTES DO AUMENTO METABÓLICO PÓS-
PRANDIAL EM URUTUS, *BOTHROPS ALTERNATUS*
(SERPENTES, VIPERIDAE)”**

RODRIGO SAMUEL BUENO GAVIRA

Orientador: Prof. Dr. Denis Otavio Vieira de Andrade

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração: Zoologia).

**Rio Claro – SP
Outubro 2011**

AOS MEUS PAIS,
CELSO E JACIRA, PELO AMOR,
CONFIANÇA E APOIO

DEDICO...

“... Mas buscai primeiro o Seu reino e a Sua justiça, e todas estas coisas vos serão acrescentadas.”

(MATEUS 6:33)

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela força, luz, paciência, paz, misericórdia, por ouvir minhas orações...

A Denis V. Andrade pela orientação, confiança, empenho na realização deste trabalho e pela oportunidade oferecida. Ainda, pela amizade, pescarias, tererés, picanhas e pela muita paciência ao longo de todo este trabalho. Agradeço imensamente. Valeu, fih!

A Augusto S. Abe pela oportunidade oferecida, amizade, muitas e excelentes conversas, dicas, críticas e descontrações ao longo desses anos.

Muito obrigado a Cléo A. C. Leite pelo apoio, amizade e idéias que muito me ajudaram, desde o início.

Agradeço aos integrantes da banca, José Eduardo de Carvalho e Fernando Ribeiro Gomes, pela disponibilidade e participação na defesa, bem como pelas valiosas observações, correções e dicas acrescentadas a esse trabalho.

Aos alunos/pesquisadores do “Jacarezário” da Unesp: Marina R. Sartori, Manuel “Argentino” Gontero, Adriana Fuga e Gabrielle “Boca” de Paula pelas muitas conversas, cafés e força que sempre prestaram. Junto a esses, agradeço a Rafael P. Bovo e Fernanda C. Centeno que também me auxiliaram na revisão do trabalho.

Aos técnicos Johnny e Carlinhos, pela manutenção e manipulação dos animais, por estarem sempre presentes quando precisei ao longo desses anos. Muito obrigado!

À coordenação do Serpentário da Faculdade de Medicina da USP de Ribeirão Preto, em especial ao Dr. Eduardo Brandt de Oliveira e Luiz Henrique Anzalon Pedrosa; e a Wilson Fernandes do Instituto Butantan, São Paulo, por cederem alguns exemplares de urutus para o trabalho.

A Carlos R. Brocardo pela amizade e pelos nossos Chiquinho's.

À FAPESP pela bolsa de estudos concedida durante a realização desse trabalho (processo nº 2009/03186-2).

Ao pessoal de Dourados-MS que, mesmo longe, sempre me apoiaram.

Aos meus queridos amigos (as) da pequena grande Penápolis. Valeu pela força e torcida. Sucesso!

À valorosa família CCB de Rio Claro, que me acolheu com grande estima e esteve presente em todo o tempo. Pelos abraços, orações e companheirismo, obrigado sempre.

A toda minha família, maiormente àqueles que sofreram e lutaram junto comigo: Pai, mãe, Celsinho, Ana e Fran. Obrigado pelo carinho, amor, palavras de força e confiança, orações e pelo que sou e tenho hoje. Amo vocês...

Deus abençoe a todos. Muito obrigado...

ÍNDICE

Resumo do Trabalho.....	01
Introdução Geral	02
Objetivos	03
Capítulo 1: Efeitos da Temperatura e do Termoperíodo sobre a Ação Dinâmica Específica de	
Urutus, <i>Bothrops alternatus</i> (Serpentes, Viperidae)	08
Resumo	09
Introdução	10
Material e Métodos	12
Resultados	16
Discussão	26
Referências Bibliográficas	31
Capítulo 2: Efeitos do Tamanho da Presa sobre a Ação Dinâmica Específica de Urutus,	
<i>Bothrops alternatus</i> (Serpentes, Viperidae)	37
Resumo	38
Introdução	39
Material e Métodos	41
Resultados	44
Discussão	53
Referências Bibliográficas	55
Conclusões Gerais	60

RESUMO DO TRABALHO

O grupo das serpentes é formado por animais estritamente carnívoros que ingerem suas presas inteiras, sem mastigação. Algumas espécies podem tolerar períodos prolongados de jejum intercalados com ingestão ocasional de presas muito grandes em relação à sua massa corpórea. Tais serpentes apresentam, dentre todos os vertebrados, algumas das mais dramáticas especializações morfológicas, comportamentais e fisiológicas associadas à alimentação. Uma das consequências da ingestão de grandes massas de alimento é o excepcional aumento da taxa metabólica pós-prandial, referido como Ação Dinâmica Específica (ADE). A magnitude dessa resposta metabólica pós-prandial depende essencialmente do tamanho e da natureza do alimento, associado a fatores como o tamanho corpóreo e a temperatura do ambiente. No entanto, raros são os trabalhos que caracterizaram a ADE de espécies de serpentes neotropicais e examinaram os fatores que potencialmente poderiam afetar esta resposta. Deste modo, ao longo dos dois capítulos que compõem a presente dissertação, investiguei alguns dos determinantes proximais do aumento metabólico pós-prandial da urutu-cruzeiro, *Bothrops alternatus* (Serpentes, Viperidae). O capítulo I foi dedicado à investigação dos efeitos da temperatura e do termoperíodo sobre a ADE de *Bothrops alternatus* (Serpentes, Viperidae). O capítulo II foi dedicado ao estudo dos efeitos do tamanho da presa sobre a ADE de *Bothrops alternatus* (Serpentes, Viperidae). Nossos resultados mostraram que o aumento da temperatura corpórea é acompanhado por uma aceleração do processo digestivo às custas de um maior incremento metabólico. A variação destes parâmetros ocorre de maneira inteiramente proporcional de forma que a energética da ADE não foi afetada pela variação da temperatura. Para as serpentes submetidas a um regime térmico flutuante (ciclos de 12:12 h; a 20°C:30°C) observamos um retardo e uma aceleração do processo digestivo comparado à digestão na temperatura constante de 30 e 20°C, respectivamente. A energética da ADE não foi afetada pelo regime flutuante de temperatura. O tamanho da presa afetou significativamente todos os parâmetros associados à ADE em *B. alternatus*, em especial o aumento metabólico máximo e a duração da digestão. Proporcionalmente, o custo energético da digestão de presas menores (5% da MC das serpentes) foi menor do que aquele observado em presas maiores (20% da MC das serpentes).

INTRODUÇÃO GERAL

Para que animais mantenham sua integridade estrutural e realizem suas atividades é necessário que obtenham energia por meio da alimentação. Dentre os vários processos fisiológicos desencadeados pela ingestão do alimento, um dos mais notáveis é o aumento pós-prandial da taxa metabólica. Conhecido como Ação Dinâmica Específica (ADE) (KLEIBER, 1961), esta resposta metabólica é causada por complexos processos catabólicos, tais como secreção enzimática e ácida, digestão mecânica, transporte intestinal, peristaltismo, absorção e armazenamento de nutrientes, além dos processos anabólicos, incluindo custos de desaminação de aminoácidos, síntese e excreção de produtos, aumento de síntese e deposição de proteínas (JOBLING, 1981, 1983; McCUE et al., 2005).

A resposta metabólica pós-prandial encontra-se descrita em diversos grupos de vertebrados, como lagartos (HICKS et al., 2000; IGLESIAS et al., 2003), anfíbios (SECOR & FAULKNER, 2002; ANDERSEN & WANG, 2003) e peixes (BROWN & CAMERON, 1991), porém essa resposta é excepcionalmente notável em serpentes (ver SECOR, 2009). Com uma única exceção (JAYNE et al., 2002), todas as serpentes ingerem suas presas inteiras. Ademais, várias espécies experimentam longos períodos de jejum interrompidos ocasionalmente pela ingestão de presas relativamente grandes que, em casos extremos, podem até ultrapassar a massa corpórea da própria serpente (GREENE, 1992, 1997). Este conjunto de características ajuda a explicar a resposta metabólica pós-prandial ímpar das serpentes e o interesse que este tópico tem suscitado ao longo da última década. Em geral, o aumento metabólico pós-prandial em serpentes varia de 5 a 15 vezes acima da taxa metabólica medida em animais jejunos e em repouso (SECOR, 2001). Ainda, em casos extremos, esse aumento pode atingir valores até 44 vezes acima dos níveis observados durante o jejum (SECOR & DIAMOND, 1997) e ser superior ao aumento da taxa metabólica causado pela realização de exercício forçado (ANDRADE et al., 1997). O aumento metabólico pós-prandial pode, inclusive, elevar endogenamente a temperatura corpórea das serpentes (TATTERSALL et al., 2004).

A ingestão do alimento em serpentes é seguida de uma reorganização morfológica do trato gastrointestinal (SECOR, 2003; STARCK & BEESE, 2001, 2002), alterações na ventilação pulmonar, na tensão dos gases do sangue arterial e no equilíbrio ácido-base (OVERGAARD et al., 1999; WANG et al., 2001). Estes processos decorrentes da ADE utilizam uma quantidade de energia considerável nos animais ectotérmicos e persistem até o

fim do processo digestivo que dura, em média, de 10 a 20 dias (BENEDICT, 1932; ANDRADE et al., 1997 e 2005; WANG et al., 2001). Sendo assim, a energia despendida na digestão do alimento pelas serpentes pode ser considerável, variando de 10 a 20% da energia total obtida a partir do alimento (JOBILING, 1981; PANDIAN, 1987; SECOR, 2001).

Objetivos

A ADE depende essencialmente do tamanho e da natureza do alimento, associado a fatores como o tamanho corpóreo dos animais e a temperatura do ambiente, entre outros (ANDRADE et al., 2005). Os efeitos destas variáveis sobre a ADE de serpentes tem sido objeto de extenso exame em anos recentes (revisão McCUE, 2006; SECOR, 2009), porém, raros são os trabalhos que caracterizaram a ADE de espécies de serpentes neotropicais e examinaram os fatores que potencialmente poderiam afetá-la. Neste sentido, é ainda incerto se os padrões de resposta metabólica à ingestão do alimento em serpentes, idealizado com base em grupo restrito de espécies, podem ser generalizados para diferentes grupos filogenéticos e/ou ecologicamente diversos. Deste modo, o presente estudo foi dedicado à investigação de alguns dos determinantes proximais do aumento metabólico pós-prandial da urutu-cruzeiro, *Bothrops alternatus* (Serpentes, Viperidae).

O primeiro destes determinantes, cuja investigação constitui o primeiro capítulo desta dissertação, foi dedicado à investigação dos efeitos da temperatura e do termoperíodo sobre o aumento metabólico pós-prandial da urutu-cruzeiro, *Bothrops alternatus* (Serpentes, Viperidae) (Cap. I). Em geral, o aumento da temperatura corpórea durante a digestão de serpentes é acompanhado por um maior incremento da taxa metabólica pós-prandial conjugada a uma aceleração da ADE (revisão ANDRADE et al., 2005). Este efeito da temperatura possui implicações ecológicas e fisiológicas relevantes, cuja magnitude e importância podem variar interespecificamente. Desta forma, considerando a carência de dados básicos sobre os efeitos da temperatura sobre a digestão de serpentes neotropicais, o primeiro objetivo específico desta parte do estudo foi avaliar os efeitos de três temperaturas (20, 25 e 30°C, constantes) sobre a ADE de *B. alternatus*. Neste caso, como em todos os trabalhos dedicados à investigação dos efeitos da temperatura sobre a ADE de serpentes (e de qualquer outro organismo), a temperatura experimental foi mantida constante durante todo o processo digestivo. Esta abordagem embora amplamente difundida é bastante diferente da realidade biológica, na qual os animais experimentam flutuações circadianas marcantes na temperatura corpórea. Desta forma, o segundo objetivo específico deste capítulo foi testar os efeitos potenciais de um regime flutuante (circadiano) da temperatura sobre a ADE.

O segundo fator envolvido na determinação da resposta metabólica pós-prandial de *B. alternatus* investigado, o qual constitui o segundo capítulo desta dissertação, foi o efeito do tamanho do alimento (Cap. II). O aumento do tamanho do alimento compreensivelmente produz uma ADE caracterizada por taxas metabólicas mais elevadas e de maior duração (ver McCUE, 2006). Em termos energéticos e ecológicos, porém, presas de diferentes tamanhos podem implicar em relações custo x benefício bastante diversas em função da espécie considerada, especialmente face diferenças de hábitos e especializações alimentares. A ingestão esporádica de presas relativamente grandes, por exemplo, parece ter sido evolutivamente favorecida em serpentes viperídeas (GREENE, 1983). No entanto, é incerto se essa biologia alimentar particular é refletida pela fisiologia e energética da digestão desse grupo de serpentes. *Bothrops alternatus* é uma serpente viperídea que ingere presas relativamente grandes em intervalos infreqüentes e, portanto, presta-se, a excelência, ao exame dos efeitos do tamanho do alimento sobre a fisiologia e energética da digestão. Esta investigação constitui o foco do estudo apresentado no capítulo dois desta dissertação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSEN, J. B. & WANG, T. 2003. Cardio-respiratory consequences of forced activity and digestion in toads. *Physiol Biochem Zool* 76: 459–470.
- ANDRADE, D. V., CRUZ-NETO, A. P. & ABE, A. S. 1997. Meal size and specific dynamic action in the rattlesnake *Crotalus durissus* (Serpentes: Viperidae). *Herpetologica*, v. 53, n 4, p. 485–493.
- ANDRADE, D. V., CRUZ-NETO, A. P., ABE, A. S. & WANG, T. 2005. Specific Dynamic Action in Ectothermic Vertebrates: A Review of Determinants of Postprandial Metabolic Response in Fishes, Amphibians and Reptiles. *Science Publisher*. 12: 306–324.
- BENEDICT, F. G. 1932. The physiology of large reptiles with special reference to the heat production of snakes, tortoises, lizards and alligators. *Carnegie Inst Washington Publ* 425: 1–539.
- BROWN, C. R. & CAMERON, J. N. 1991. The relationship between specific dynamic action (SDA) and protein synthesis rates in the catfish. *Physiol Zool* 64: 298–309.
- GREENE, H. W. 1983. Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. *Am Zool* 23, 431–441.
- _____. 1992. The ecological and behavioral context for pitvipers' evolution. Pp. 107–117. In: *Biology of the Pitvipers*. Campbell, J. A. & Brodie, E. D. (Eds.) Selva, Tyler, Tex.
- _____. 1997. Snakes: The Evolution of Mystery in Nature. University of California. Press, Berkeley.
- HICKS, J. W., WANG, T. & BENNETT, A. F. 2000. Patterns of cardiovascular and ventilatory response to elevated metabolic states in the lizard *Varanus exanthematicus*. *J Exp Biol* 203: 2437–2445.

- IGLESIAS, S., THOMPSON, M. B. & SEEBACHER, F. 2003. Energetic cost of a meal in a frequent feeding lizard. *Comp Biochem Physiol* 135: 377–382.
- JAYNE, B. C., VORIS, H. K. & NG, P. K. L. 2002. Snake circumvents constraints on prey size. *Science* 418: 143.
- JOBLING, M. 1981. The influences feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. *J Fish Biol* 18: 385–400.
- _____. 1983. Towards an explanation of specific dynamic action (SDA). *J Fish Biol* 23: 549–555.
- KLEIBER, M. 1961. The fire of life: An introduction into animal energetics. *Wiley*, New York.
- MCCUE, M. D. 2006. Specific dynamic action: a century of investigation. *Comp Biochem Physiol* 144: 381–394.
- MCCUE, M. D., BENNETT, A. F. & HICKS, J. W. 2005. The effect of meal composition on specific dynamic action in Burmese pythons (*Python molurus*). *Physiol Biochem Zool* 78: 182–192.
- OVERGAARD, J., BUSK, M., HICKS, J. W., JENSEN, F. B. & WANG, T. 1999. Respiratory consequences of feeding in the snake *Python molurus*. *Comp Biochem Physiol* 124: 359–365.
- PANDIAN T. J. 1987. Fish. In: Animal Energetics. Pandian, T. J. & Vernberg, F. J. (Eds.). *Acad. Press*, San Diego, C.A., pp. 358–465.
- SECOR, S. M. 2001. Regulation of digestive performance: a proposed adaptive response. *Comp Biochem Physiol* 128: 565–577.
- SECOR, S. M. 2003. Gastric function and its contribution to the postprandial metabolic response of the Burmese python (*Python molurus*). *J Exp Biol* 205: 1621–1630.

- SECOR, S. M. 2009. Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response. *J Comp Physiol Biochem. Syst Environ Physiol* 179(1): 1–56.
- SECOR, S. M. & DIAMOND, J. 1997. Determinants of the post feeding metabolic response of the Burmese pythons, *Python molurus*. *Physiol Zool* 70: 202–212.
- SECOR, S. M. & FAULKNER, A. C. 2002. Effects of meal size, meal type, body temperature, and body size on the specific dynamic action of the marine toad, *Bufo marinus*. *Physiol Biochem Zool* 75: 557–571.
- STARCK, J. M. & BEESE, K. 2001. Structural flexibility of the intestine of Burmese python in response to feeding. *J Exp Biol* 204: 325–335.
- _____. 2002. Structural flexibility of the small intestine and liver of garter snakes in response to feeding and fasting. *J Exp Biol* 205: 1377–1388.
- 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(4): 579–85.
- WANG, T., BUSK, M. & OVERGAARD, J. 2001. The respiratory consequences of feeding in amphibians and reptiles. *Comp Biochem Physiol* 128: 535–549.

CAPÍTULO I

EFEITOS DA TEMPERATURA E DO TERMOPERÍODO SOBRE A AÇÃO DINÂMICA ESPECÍFICA DE URUTUS, *BOTHROPS ALTERNATUS* (SERPENTES, VIPERIDAE)



RODRIGO SAMUEL BUENO GAVIRA
DENIS OTAVIO VIEIRA DE ANDRADE

RESUMO

Uma das consequências da ingestão de grandes massas de alimento pelas serpentes é o excepcional aumento da taxa metabólica pós-prandial, referido como Ação Dinâmica Específica (ADE). Em serpentes, a ADE pode persistir por vários dias e resultar em considerável investimento de tempo e energia. Como ocorre em outros animais ectotérmicos, o aumento metabólico pós-prandial em serpentes é fortemente influenciado pela temperatura ambiente. De fato, algumas espécies de serpentes podem, inclusive, ajustar seu comportamento termorregulatório de forma a elevar sua temperatura corpórea durante a ADE. Esta resposta termofílica pós-prandial, via de regra, acelera a digestão. No presente trabalho, testamos os efeitos da temperatura (20°C, 25°C e 30°C, constante) sobre o incremento metabólico pós-prandial em juvenis de urutu-cruzeiro, *Bothrops alternatus* alimentadas com camundongos de massa equivalente a 30% de sua própria massa corpórea. Nestes tratamentos, a temperatura experimental foi mantida constante durante todo o processo digestivo. Esta abordagem embora amplamente difundida é bastante diferente da realidade biológica, na qual os animais experimentam flutuações circadianas marcantes na temperatura corpórea. Desta forma, um segundo objetivo deste estudo foi testar os efeitos potenciais de um regime flutuante (circadiano) da temperatura sobre a fisiologia e energética da ADE. Para tanto, a resposta metabólica pós-prandial de *B. alternatus* foi também determinada em animais submetidos a um regime flutuante de temperatura (termoperíodo com ciclos de 12:12h; 30:20°C). Nossos resultados mostraram que o $\dot{V}O_2$ máximo durante a digestão foi maior na medida em que a temperatura aumentou. A elevação da temperatura acelerou o T_{pico} e a duração do processo digestivo, porém não influenciou o aumento fatorial nem a energética da ADE. O custo relativo da digestão do alimento foi equivalente a cerca de 18% do conteúdo calórico da presa e não foi afetado pela temperatura. A variação circadiana da temperatura (regime flutuante de temperatura) foi acompanhada de uma diminuição da TMP e do $\dot{V}O_{2pico}$ e um aumento da duração da digestão quando comparado com a temperatura constante de 25°C (a qual é equivalente à temperatura média do regime flutuante). No entanto, o regime térmico não afetou o custo energético da digestão em *B. alternatus*.

INTRODUÇÃO

Após a ingestão do alimento, o custo de uma série de processos catabólicos, tais como secreção enzimática, digestão mecânica, transporte intestinal, peristaltismo, absorção e armazenamento de nutrientes, além de processos anabólicos, incluindo custos de desaminação de aminoácidos, síntese e excreção de produtos e acréscimos na síntese e deposição de proteínas (JOBLING, 1981, 1983; McCUE et al., 2005) redundam em um aumento metabólico considerável. Esta resposta metabólica pós-prandial é conhecida como Ação Dinâmica Específica (ADE) (KLEIBER, 1961).

A resposta metabólica pós-prandial encontra-se descrita em diversos grupos de vertebrados, como lagartos (HICKS et al., 2000; IGLESIAS et al., 2003), anfíbios (SECOR & FAULKNER, 2002; ANDERSEN & WANG, 2003) e peixes (BROWN & CAMERON, 1991), porém esta resposta é excepcionalmente notável em serpentes. Com uma única exceção (JAYNE et al., 2002), todas as serpentes ingerem suas presas inteiras. Ademais várias espécies experimentam longos períodos de jejum interrompidos ocasionalmente pela ingestão de presas relativamente grandes que, em casos extremos, podem até ultrapassar a massa corpórea da própria serpente (GREENE, 1992, 1997; SECOR & DIAMOND, 1997). Este conjunto de características ajuda a explicar a resposta metabólica pós-prandial ímpar das serpentes e o interesse que este tópico tem suscitado ao longo da última década. Nestes animais, a ingestão do alimento é seguida de uma reorganização morfológica do trato gastrointestinal (SECOR, 2003; STARCK & BEESE, 2001, 2002), alterações na ventilação pulmonar e nos gases do sangue arterial, assim como no equilíbrio ácido-base (OVERGAARD et al., 1999; WANG et al., 2001). Em geral, o aumento metabólico pós-prandial gira em torno de 5 a 15 vezes acima da taxa metabólica medida em animais jejuos e em repouso (ANDRADE et al., 1997; SECOR, 2001; McCUE & LILLYWHITE, 2002). Ainda, em casos extremos, esse aumento pode atingir valores até 44 vezes acima dos níveis observados durante o jejum (SECOR & DIAMOND, 1997) e ser superior ao aumento da taxa metabólica causado pela realização de exercício forçado (ANDRADE et al., 1997; SECOR et al., 2000). A ADE persiste até o fim do processo digestivo que dura, em média, de 10 a 20 dias (BENEDICT, 1932; ANDRADE et al., 1997, 2005; WANG et al., 2001) podendo, inclusive, elevar endogenamente a temperatura corpórea das serpentes (TATTERSALL et al., 2004).

A ADE depende essencialmente do tamanho e da natureza do alimento (McCUE et al., 2002; TOLEDO et al., 2003), associado a fatores como o tamanho corpóreo dos animais e a

temperatura do ambiente (LUO & XIE, 2008), entre outros. Em serpentes, bem como em todos os animais ectotérmicos, a taxa metabólica é fortemente influenciada pela temperatura ambiente (HUEY & STEVENSON, 1979). Deste modo, o aumento da taxa metabólica associado à elevação da temperatura corpórea, durante a digestão, resulta em uma aceleração nas taxas de digestão e assimilação do alimento. Assim, variações da temperatura corpórea durante a ADE podem afetar significativamente a fisiologia e energética do processo digestivo (McCUE, 2006). Ademais, algumas espécies de serpentes (GREENWALD & KANTER, 1979; HUEY, 1982; SIEVERT & ANDREADIS, 1999; TATTERSALL, 2004), e mesmo outros répteis (REGAL, 1966; HUEY, 1982), podem exibir uma reposta termofílica pós-prandial, a qual eleva a temperatura corpórea e acelera a digestão (REGAL, 1966; DORCAS et al, 1997; VINEGAR et al, 1970; PETERSON et al., 1993; WANG et al., 2003).

Em geral, a aceleração da digestão com o aumento da temperatura corpórea é acompanhada pela concomitante elevação, temperatura-dependente, da taxa metabólica pós-prandial (ver ANDRADE et al, 2005). Este efeito possui implicações ecológicas e fisiológicas relevantes, cuja magnitude e importância podem variar interespecificamente. Desta forma, considerando a carência de dados básicos sobre os efeitos da temperatura sobre a digestão de serpentes neotropicais, o primeiro objetivo específico deste estudo foi avaliar os efeitos de três temperaturas (20, 25 e 30°C, constantes) sobre a ADE de *B. alternatus*. Em um segundo momento, nós objetivamos investigar se o regime térmico exerce efeito significativo sobre a fisiologia e energética da ADE de *B. alternatus*. Esta investigação foi motivada pelo fato de que virtualmente todos os trabalhos dedicados ao estudo dos efeitos da temperatura sobre a ADE terem sido realizados sob regimes de temperatura constante, ao passo que os animais, especialmente os ectotérmicos, experimentam flutuações circadianas marcantes na temperatura corpórea. Desta forma, um segundo objetivo deste trabalho foi testar os efeitos de um regime de temperatura flutuante (12:12 h; 20:30°C) sobre a ADE de *B. alternatus* e compará-lo com os resultados obtidos em regimes de temperatura constante.

MATERIAL E MÉTODOS

Animais

A urutu-cruzeiro, *Bothrops alternatus* Duméril, Bibron & Duméril, 1854, é um crotalídeo de hábito terrestre e corpo robusto, que pode ultrapassar 1,5 m de comprimento. Possui manchas dorsolaterais castanho-escuras bordejadas de amarelo-esbranquiçado em forma de ferradura (CARDOSO et al., 2003). Vive nos campos e outras áreas abertas, altas e pedregosas, desde o centro-oeste do Brasil até a região central da Argentina, estendendo-se até o Paraguai e Uruguai em altitudes de aproximadamente 700 m em relação ao nível do mar. *B. alternatus* se alimenta de endotérmicos durante todas as fases de sua vida (CAMPBELL & LAMAR, 1989; MARTINS et al., 2002).

No presente estudo, foram utilizados oito indivíduos de *B. alternatus*, de ambos os sexos, nascidos em cativeiro de fêmeas prenhes coletadas em diversas localidades do estado de São Paulo. As serpentes foram mantidas individualmente em caixas de madeira com frente de vidro e furos laterais para ventilação (30 x 29 x 27 cm), forradas com papelão corrugado mantidas em sala com temperatura controlada em aproximadamente 25°C ($\pm$ 5°C). A alimentação foi constituída de camundongos (*Mus musculus*) e os animais tiveram acesso livre à água. Foram utilizados nos experimentos apenas os animais aparentemente saudáveis e que não estavam em fase de ecdise. Previamente às medições de metabolismo, todas as serpentes foram mantidas em jejum por um período de 15 a 20 dias.

Protocolo experimental

A resposta metabólica pós-prandial de *B. alternatus* foi obtida através das taxas de consumo de O₂ ($\dot{V}O_2$) das serpentes antes (Taxa Metabólica Padrão, TMP) e após a ingestão do alimento (detalhes logo abaixo). As serpentes foram medidas nas seguintes temperaturas: 20°C, 25°C, 30°C e “Temperatura Flutuante” (T° Flut). No tratamento T° Flut, as serpentes foram submetidas a ciclos de 12:12 h nos quais a temperatura oscilava de 20 a 30°C, sendo que a temperatura de 30°C foi mantida durante o dia (06h00 às 17h59) e a temperatura de 20°C durante a noite (18h00 às 05h59). Para o controle da temperatura experimental, as serpentes foram mantidas dentro de uma câmara climática BOD (Fanem, 347CD; e Eletrolab,

122FC). A temperatura desta câmara era periodicamente aferida através de um termômetro de máxima e mínima, aceitando-se uma variação de até $\pm 1^{\circ}\text{C}$. Para tais medidas, foi utilizada respirometria, conforme detalhado abaixo.

A Taxa Metabólica Padrão (TMP) dos animais em jejum foi analisada por um período de 48 horas, sendo 24 horas de aclimação e 24 horas de coleta efetiva dos dados. Depois disso, as serpentes foram retiradas do respirômetro e devolvidas à caixa de manutenção, onde um camundongo (*Mus musculus*) de massa equivalente a 30% da massa corpórea da serpente foi ofertado vivo às serpentes que, quando voluntariamente capturaram e ingeriram esta presa, foram imediatamente reconduzidas ao respirômetro. A partir deste momento, o $\dot{V}\text{O}_2$ das serpentes foi monitorado continuamente até que seus valores retornassem aos níveis da TMP, indicando assim o término da digestão.

Todos os indivíduos experimentais foram medidos, de forma aleatorizada, em todos os tratamentos.

Respirometria

Para a quantificação das taxas de consumo de oxigênio utilizamos um sistema automatizado de respirometria intermitentemente fechada. As serpentes foram colocadas em câmaras respirométricas hermeticamente lacradas e de volume adequado ao seu tamanho (~700 ml). Com a utilização do programa DATACAN V (Sable Systems), um controlador múltiplo de fluxo (Multiplexer TR-RM8, Sable Systems) foi programado para intercalar períodos de 60 minutos nos quais as câmaras eram ventiladas com ar exterior, de forma a renovar o ar contido nos respirômetros (fase aberta), com períodos de 10 minutos (fase fechada) na qual o ar contido nos respirômetros era recirculado através de um analisador de oxigênio (Sable Systems, PA-1B).

A queda na concentração fracional de O_2 registrada durante a fase fechada foi utilizada para o cálculo do $\dot{V}\text{O}_2$. Deste modo, o sistema permitiu que coletássemos uma medição de $\dot{V}\text{O}_2$ para cada serpente a cada 70 minutos. A queda na concentração de O_2 foi, via de regra, linear e a inclinação da regressão entre estas duas variáveis (valor de b) foi utilizada para o cálculo do $\dot{V}\text{O}_2$. Como foi utilizada taxa de aquisição de dados de 1 Hertz, para cada regressão (fase fechada de 10 minutos) foram obtidas 600 amostras individuais; as 100 amostras iniciais e 10 finais do período foram desprezadas e, desta forma, para cada cálculo de $\dot{V}\text{O}_2$ foram utilizadas regressões de 490 amostras e, em geral o r^2 obtido era superior a 0,8.

Tratamento e análise dos dados

A TMP foi estimada como a média dos valores do $\dot{V}O_2$ dos animais em jejum. O $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ foi definido como o consumo máximo de oxigênio observado durante a ADE, determinado, bem como o tempo para atingir tal nível, através da curva que melhor se ajustou à variação do $\dot{V}O_2$ pós-prandial ($r^2 \geq 0,90$). Pela inclinação da curva, também calculamos a duração da digestão, determinada com o lapso de tempo compreendido entre o momento da alimentação até àquele em que o limite inferior do intervalo de confiança do período pós-prandial atingisse o valor do limite superior do mesmo intervalo durante a TMP (ver ANDRADE et al., 1997). O aumento fatorial da taxa metabólica foi calculado como a razão entre $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ e TMP.

Para analisar os parâmetros associados à energética digestiva em *B. alternatus* foi estimado o conteúdo calórico total do alimento (CCT) em kJ (ver COX & SECOR, 2007). Para estimar o custo energético da digestão (CED) foi calculada a soma da quantidade total de oxigênio consumido pelas serpentes durante a ADE descontando-se o custo de manutenção estimado para este período com base nos valores da TMP pré-prandial, considerando que cada 1 mL de oxigênio utilizado no metabolismo aeróbico implica no gasto de 0,0198 kJ (GESSMAN & NAGY, 1988). O custo relativo da digestão (%CCT) foi calculado como a porcentagem da energia gasta na digestão (CED) em relação ao conteúdo total de energia do alimento (CCT).

Para a comparação dos parâmetros associados à ADE obtidos para o grupo submetido ao regime térmico flutuante e os grupos experimentais submetidos à temperatura constante, adotamos dois procedimentos distintos: 1) Comparamos o tratamento T° Flut ao tratamento 25°C constante, uma vez que a temperatura de 25°C corresponde à média das temperaturas do regime flutuante; e 2) Analisamos, isoladamente, as duas temperaturas que compunham o termoperíodo do tratamento T° Flut (20 e 30°C), comparando-as com os parâmetros obtidos para as temperaturas constantes de 20 e 30°C, respectivamente.

Em todas as comparações, para a análise dos efeitos da temperatura sobre os diferentes parâmetros associados à ADE foi empregado o teste ANOVA de Medidas Repetidas (Oneway). Quando observada ausência de normalidade e/ou homocedasticidade das variâncias, os dados foram inicialmente logaritimizados e o teste repetido. Se ainda assim os

dados não atenderam as premissas necessárias, o teste não-paramétrico de postos com sinais de Wilcoxon foi empregado. Quando necessário, a comparação entre o tratamento T° Flut e as temperaturas constantes, utilizamos o teste *t* pareado. Todos os dados são apresentados como média $\pm$ erro padrão. O nível de significância adotado foi de $P < 0,05$.

RESULTADOS

A massa das serpentes utilizadas, aferida no início dos experimentos, (média para todos os tratamentos experimentais = $101,43 \pm 3,13$ gramas; ver Tabela 1) não variou entre os grupos experimentais ($P = 0,076$).

Efeitos da temperatura constante

Quando submetidas a regimes de temperatura constante, o aumento metabólico pós-prandial de *Bothrops alternatus* foi caracterizado pelo rápido aumento inicial no consumo de oxigênio, o qual culminou em valores máximos ($\dot{V}O_{2\text{pico}}$) entre o 28 e 74 horas pós-prandial, seguido por um retorno paulatino até os níveis de $\dot{V}O_2$ registrados durante pré-alimentação (TMP). Este padrão geral não foi influenciado pela temperatura (Fig. 1).

A temperatura, porém, fez com que a TMP variasse significativamente entre todos os tratamentos, aumentando na medida em que a temperatura foi elevada ($P < 0,001$; Fig. 2A; Tab. 1). O valor do coeficiente de temperatura (Q_{10}) para a TMP no intervalo de 20 para 25°C e de 25 para 30°C não apresentou diferença significativa ($P = 0,480$) e foi de $2,64 \pm 0,26$. Os valores do $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ também apresentaram diferenças significativas entre todos os tratamentos atingindo o valor máximo de $319,5 \text{ mL}O_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ a 30°C ($P < 0,001$; Fig. 2B; Tab. 1). O valor de Q_{10} para o $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ de 20 para 25°C ($3,69 \pm 0,48$) foi significativamente maior do que aquele obtido entre 25 e 30°C ($2,12 \pm 0,13$; $P = 0,003$). O aumento fatorial da taxa metabólica não sofreu influência da temperatura e apresentou um valor aproximado de 6,2 ($P = 0,202$; Fig. 3A; Tab. 1).

A temperatura influenciou o tempo para atingir $\dot{V}O_{2\text{pico}}$, o qual diminuiu com a elevação da temperatura ($P < 0,001$; Fig. 2C; Tab. 1). A duração da digestão variou de 6 a 20 dias e foi significativamente reduzida com a elevação da temperatura ($P < 0,001$; Fig. 3B; Tab. 1).

A temperatura não afetou a energética da digestão de *B. alternatus*. O custo energético da digestão (CED) apresentou média de $448,43 \pm 28,62 \text{ kJ} \cdot \text{kg}^{-1}$ e não diferiu entre os grupos experimentais ($P = 0,646$; Fig. 4A; Tab. 2). Similarmente, conteúdo calórico total do alimento (CCT) e o custo energético relativo à digestão (%CCT) também não diferiram entre as temperaturas experimentais ($P = 0,646$; Fig. 4B; Tab. 2).

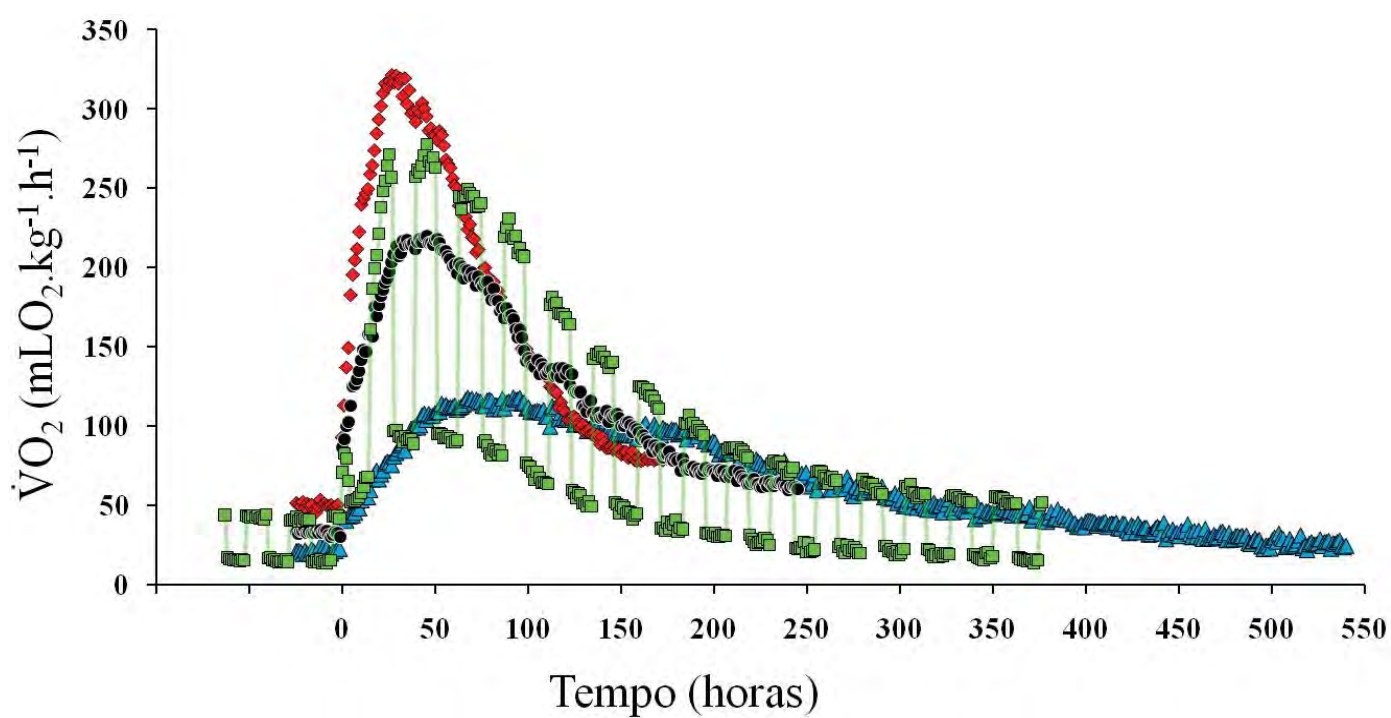


Figura 1. Variação temporal do $\dot{V}O_2$ durante a digestão de *Bothrops alternatus* alimentadas com presas de massa equivalente a 30% de sua massa corpórea a 20°C ($\blacktriangle$), 25°C ($\bullet$), 30°C ($\blacklozenge$) e T° Flutuante ($\blacksquare$). O tempo “0” (zero) indica o momento da alimentação. O intervalo entre dois pontos consecutivos é de 70 minutos; cada ponto representa a média de 8 indivíduos. Linhas verdes indicam a mudança do termoperíodo (entre 20°C e 30°C a cada 12h). Barras de erro padrão omitidas para facilitar a visualização dos dados.

Tabela 1. Parâmetros associados à Ação Dinâmica Específica (ADE) de *Bothrops alternatus* (n=8), alimentadas com presas de massa relativa equivalente a 30% da massa corporal das serpentes em diferentes temperaturas e regimes térmicos.

Temperatura	MC	TMP	$\dot{V}O_{2\text{pico}}$	T _{pico}	AF	Duração
20°C	110,68 ± 8,64	21,09 ± 1,80	117,66 ± 3,90	74,56 ± 4,51	5,79 ± 0,39	502,73 ± 16,30
25°C	101,26 ± 6,57	33,37 ± 1,43	221,28 ± 11,78	41,77 ± 1,78	6,65 ± 0,28	217,73 ± 12,80
30°C	94,82 ± 4,43	51,41 ± 2,09	319,49 ± 15,19	28,72 ± 0,61	6,26 ± 0,34	153,69 ± 9,92
T° Flut *	98,94 ± 4,18	Média: 27,57 ± 2,59	Média: 188,30 ± 10,08	41,69 ± 6,85	Média: 7,02 ± 0,40	287,20 ± 19,44
		20° C: 15,10 ± 2,35	20° C: 102,05 ± 5,81		20° C: 7,33 ± 0,62	
		30° C: 42,02 ± 3,16	30° C: 274,56 ± 14,45		30° C: 6,67 ± 0,37	

MC = massa corporal das serpentes (g); TMP = taxa metabólica padrão ($\text{mLO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$); $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ = consumo máximo de O_2 durante a ADE ($\text{mLO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$); T_{pico} = tempo para atingir o $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ (horas); AF = Aumento fatorial ($\dot{V}O_{2\text{pico}}/\text{TMP}$); Duração = duração da ADE (horas). * Média = valor médio durante todo o processo flutuante, 20°C = termoperíodo em 20°C e 30°C = termoperíodo em 30°C. Valores médios ± EP.

Tabela 2. Parâmetros associados à energética da digestão de *Bothrops alternatus* (n=8), alimentadas com presas de massa relativa equivalente a 30% da massa corporal das serpentes em diferentes temperaturas e regimes térmicos.

Temperatura	CED	CCT	% CCT
20°C	467,42 ± 16,50	495,56 ± 0,00	18,73 ± 0,66
25°C	444,24 ± 21,94	495,56 ± 0,00	17,80 ± 0,87
30°C	433,63 ± 32,36	495,56 ± 0,00	17,37 ± 1,29
T° Flut	420,89 ± 21,99	495,56 ± 0,00	16,86 ± 0,88

CED = custo energético da digestão (kJ.kg⁻¹); CCT = conteúdo calórico total contido no alimento (kJ; ajustado para serpente com massa de 1 kg, i.e., alimento = 300g); % CCT = porcentagem da quantidade de energia despendida durante a ADE em relação ao total de energia ingerida. Valores médios ± EP.

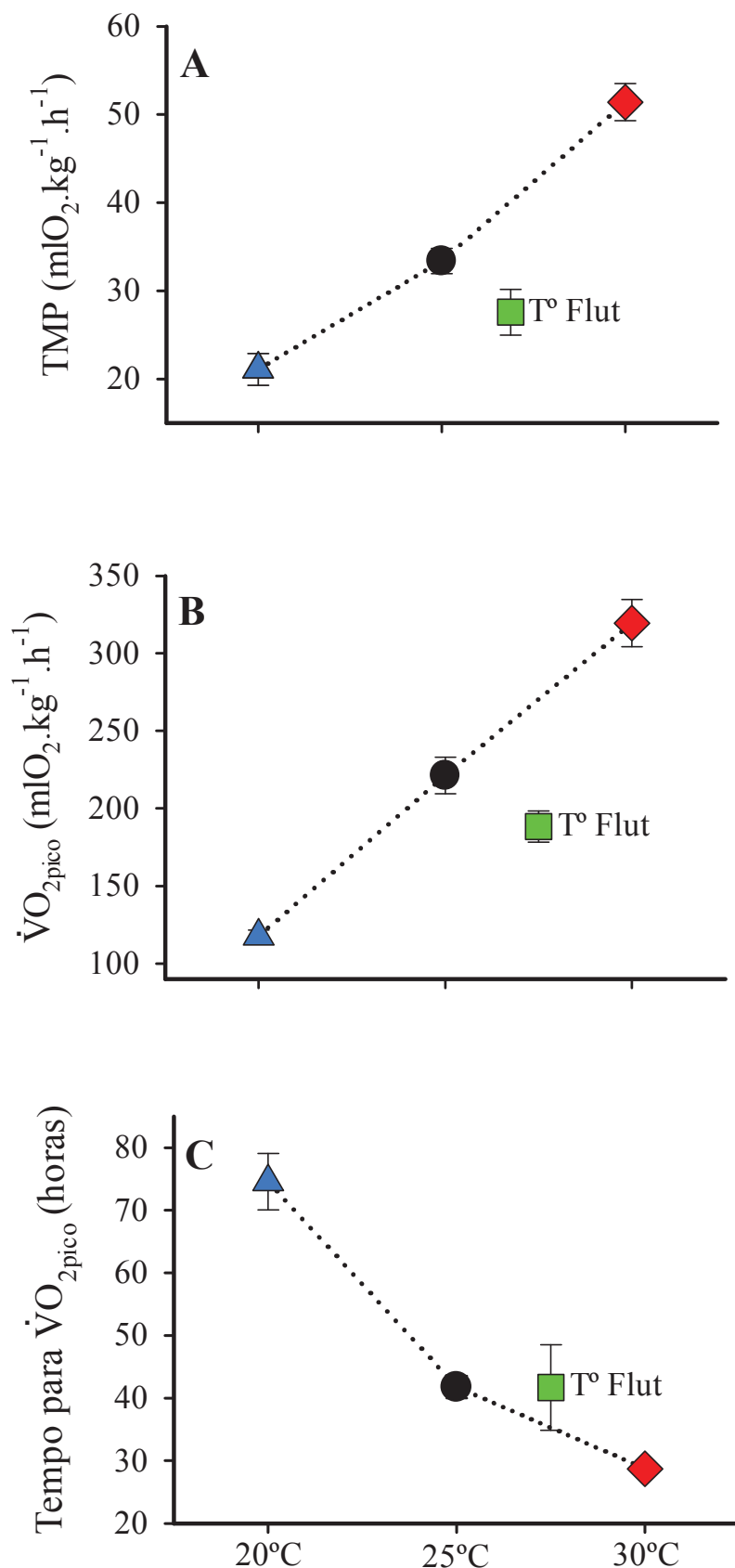


Figura 2. Parâmetros associados à ADE de *Bothrops alternatus* (n=8), alimentadas com presas de massa relativa equivalente a 30% da massa corporal das serpentes, em função da temperatura e regime térmico. **A)** Taxa metabólica padrão; **B)** Consumo máximo de O_2 ($\dot{\text{V}}\text{O}_{2\text{pico}}$) durante a ADE; e **C)** Tempo gasto para atingir o $\dot{\text{V}}\text{O}_{2\text{pico}}$. Para evitar sobreposição com os valores registrados a 25°C constante, T°Flut é representado algo deslocado para a direita desta temperatura, onde, a rigor, deveria estar localizado.

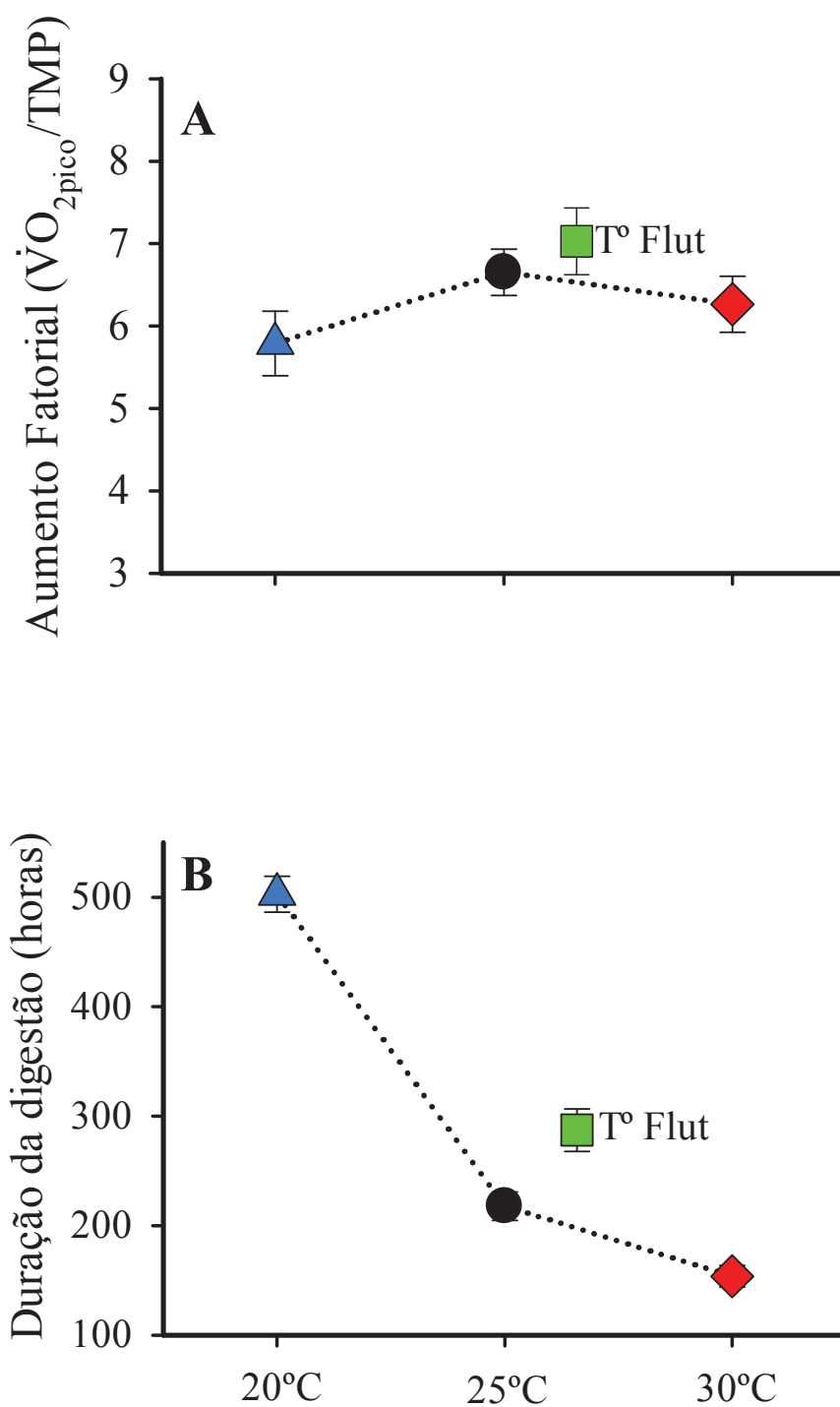


Figura 3. Parâmetros associados à ADE de *Bothrops alternatus* (n=8), alimentadas com presas de massa relativa equivalente a 30% da massa corporal das serpentes, em função da temperatura. **A)** Aumento fatorial da taxa metabólica; e **B)** Duração da digestão. Para evitar sobreposição com os valores registrados a 25°C constante, T°Flut é representado algo deslocado para a direita desta temperatura, onde, a rigor, deveria estar localizado.

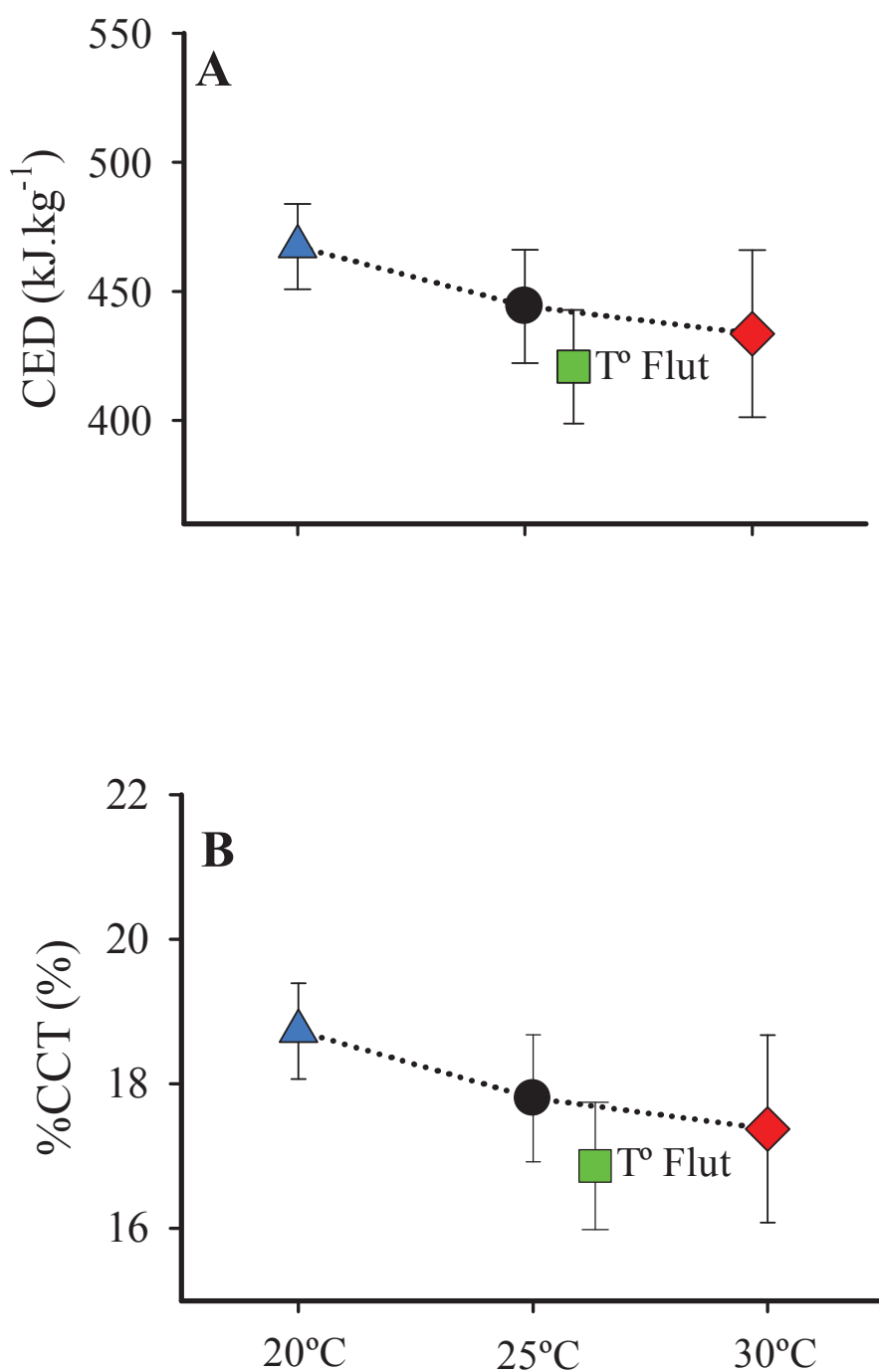


Figura 4. Parâmetros energéticos associados à ADE de *Bothrops alternatus* (n=8), alimentadas com presas de massa relativa equivalente a 30% da massa corporal das serpentes, em função da temperatura. **A)** Custo energético da digestão; e **B)** Porcentagem do conteúdo calórico total do alimento gasto durante a digestão. Para evitar sobreposição com os valores registrados a 25°C constante, T°Flut é representado algo deslocado para a direita desta temperatura, onde, a rigor, deveria estar localizado.

Efeitos do termoperíodo

O padrão geral da ADE no grupo Temperatura Flutuante (T° Flut) foi semelhante ao do regime constante de temperatura, porém, com a sobreposição de uma variação marcante associada ao termoperíodo, tanto pré como pós alimentação (Fig. 1). No geral, a ADE do tratamento T°Flut, cuja temperatura variou entre 20 e 30°C, pode ser caracterizada como uma aceleração/retardamento desta resposta em comparação com a ADE registrada nos tratamentos de 20 e 30°C constante, respectivamente.

25°C Flutuante vs 25°C Constante

B. alternatus apresentou menor TMP quando submetida ao regime de temperatura flutuante ($27,57 \pm 2,03 \text{ mL O}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) do que à 25°C constante ($33,37 \pm 1,43 \text{ mL O}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$; $P = 0,024$; Fig. 2A; Tab. 1). Entretanto, estes dois grupos não apresentaram diferenças significantes no $\dot{V}\text{O}_{2\text{pico}}$ ($P = 0,061$; Fig. 2B; Tab. 1), T_{pico} ($P = 0,990$; Fig. 2C; Tab. 1) e incremento fatorial ($P = 0,513$; Fig. 3A; Tab. 1). O tempo de duração da ADE foi significativamente maior para T° Flut ($287,20 \pm 19,44$ horas) quando em comparação a 25°C constante ($217,73 \pm 12,80$ horas; $P = 0,007$; Fig. 3B; Tab. 1). O regime flutuante de temperatura não influenciou a energética da ADE das urutus (CED: $P = 0,357$; Fig. 4A; Tab. 2; e %CCT: : $P = 0,357$; Fig. 4B; Tab. 2).

20 e 30°C Flutuante vs 20 e 30°C Constante

Nesta seção, os parâmetros associados à ADE de *B. alternatus* registrados nas temperaturas de 20 e 30°C durante o regime flutuante de temperatura foram comparados, quando apropriado, com os valores registrados nestas mesmas temperaturas sob regime constante.

A 20°C, os animais sujeitos às temperaturas constantes apresentaram TMP maior do que àquela registrada para o regime de temperatura flutuante (constante = $21,09 \pm 1,80$ e flutuante = $15,10 \pm 2,35 \text{ mL O}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$; $P = 0,011$). Porém, a 30°C, a TMP não apresentou diferença estatística entre os tratamentos (constante = $51,41 \pm 2,09$ e flutuante = $42,02 \pm 3,16 \text{ mL O}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$; $P = 0,056$; Fig. 5A). Em contraste, o $\dot{V}\text{O}_{2\text{pico}}$ das serpentes foi mais alto a 30°C constante ($319,49 \pm 15,19 \text{ mL O}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) do que a 30°C flutuante ($274,56 \pm 14,45 \text{ mL O}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$; $P = 0,018$), ao passo que, a 20°C, a diferença não foi significativa (constante = $117,66 \pm 3,90$ e flutuante = $102,05 \pm 5,81 \text{ mL O}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$; $P = 0,100$; Fig. 5B).

O aumento fatorial da taxa metabólica apresentou diferença significativa entre os regimes constante e flutuante a 20°C ($5,79 \pm 0,39$ e $7,33 \pm 0,62$, respectivamente; $P = 0,032$). No entanto, a 30°C não houve diferença entre os regimes constante e flutuante ($6,26 \pm 0,34$ e $6,67 \pm 0,37$, respectivamente; $P = 0,572$; Fig. 5C).

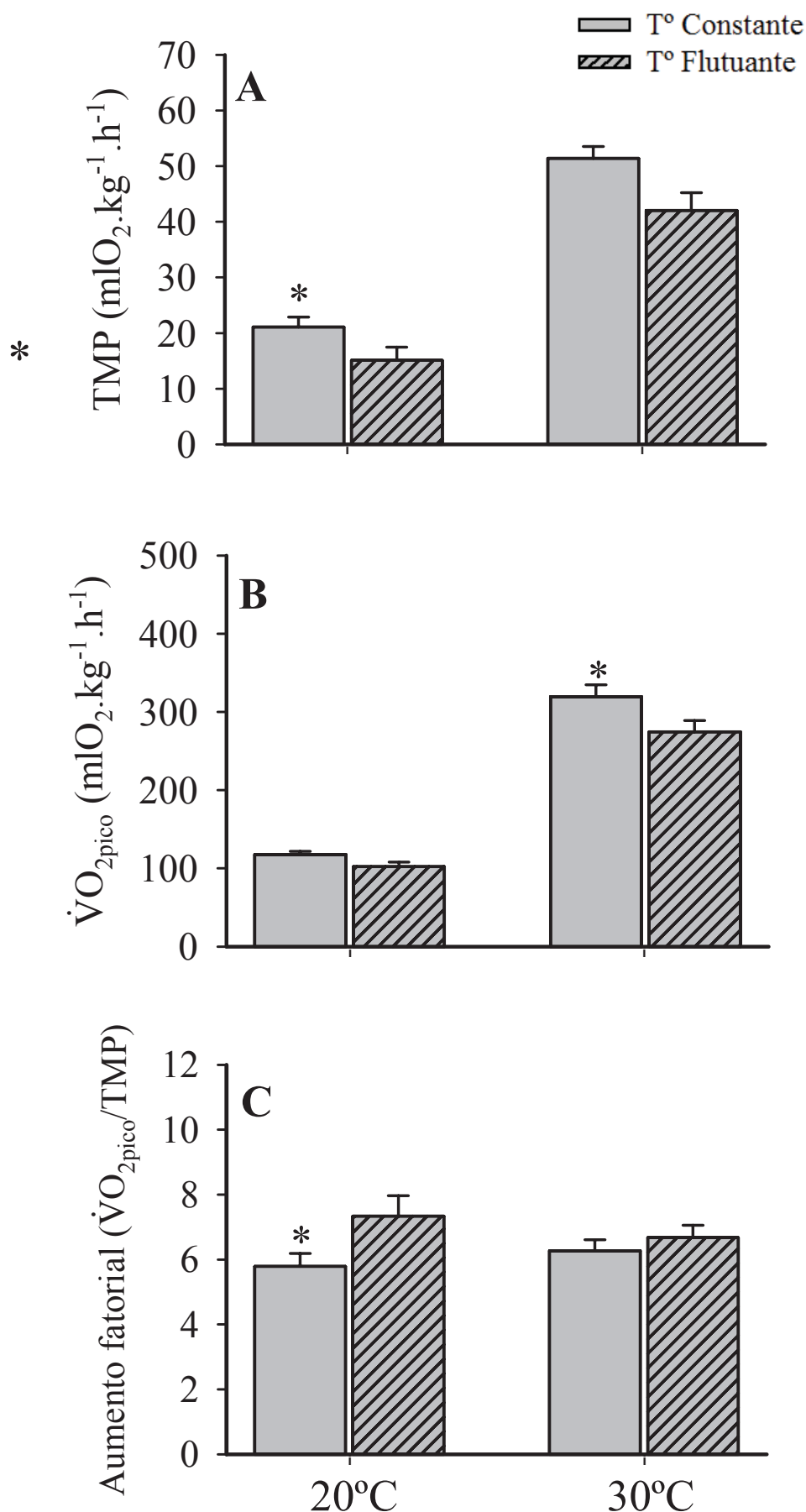


Figura 5. Parâmetros associados à ADE de *Bothrops alternatus* (n=8), alimentadas com presas de massa relativa equivalente a 30% da massa corporal das serpentes, em função da temperatura e de diferentes regimes térmicos. **A)** Taxa metabólica padrão; **B)** Consumo máximo de O₂ (V̇O_{2pico}) durante a ADE; e **C)** Aumento fatorial da taxa metabólica. * = diferença significativa entre os regimes de temperatura.

DISCUSSÃO

O padrão de variação do metabolismo pós-prandial de *B. alternatus* concordou com àquele comumente descrito para outras espécies de serpentes (ver ANDRADE et al., 2005). Este padrão pode ser caracterizado pelo rápido aumento metabólico logo após a ingestão do alimento, o qual atinge valores máximos em forma de pico (i.e., sem formação de um plateau) nos primeiros dias da digestão e é seguido por um paulatino retorno às taxas pré-alimentação, o qual pode demorar vários dias.

A temperatura corpórea é um fator determinante nos processos fisiológicos de animais ectotérmicos (DORCAS et al., 1997; ANGILLETTA et al., 2002; ANGILLETTA, 2009), afetando diretamente suas taxas metabólicas (SECOR, 2009). Em serpentes, o aumento na temperatura corpórea é acompanhado pela diminuição do tempo de digestão, porém às custas de taxas metabólicas mais elevadas (WANG et al., 2003). Concordando com este padrão, a TMP e o $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ de *B. alternatus* foram nitidamente influenciadas pela temperatura, ambos aumentando com a elevação da temperatura.

O $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ de *B. alternatus* atingiu níveis até 8 vezes superiores a TMP, valores que são comparáveis aos de outros viperídeos sob condições semelhantes (ANDRADE et al., 1997; McCUE & LILLYWHITE, 2002; ZAIDAN & BEAUPRE, 2003). Porém ainda muito menores que o encontrado por Secor & Diamond (1995) para *Python molurus*, cujo incremento fatorial durante a digestão de presas com 25% da massa corpórea da serpentes foi de 17 vezes a TMP. Entretanto, estudos posteriores mostraram que esse aumento pode estar superestimado, uma vez que Secor & Diamond (1995) reportam valores muito baixos no consumo de O_2 em repouso de *P. molurus*, o que infla a razão $\dot{V}O_{2\text{pico}}/TMP$ (OVERGAARD et al., 1999; WANG et al., 2003).

O efeito temperatura-dependente sobre o metabolismo das serpentes parece independe do estado alimentar dos animais, jejuno ou alimentado, pois o aumento fatorial da taxa metabólica pós-prandial das serpentes geralmente não é afetado pela temperatura (HAILEY & DAVIES, 1987; TOLEDO et al., 2003; WANG et al., 2003). Ou seja, tanto a TMP como o $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ são afetados em igual magnitude pela variação da temperatura (ANDRADE et al., 2005). Também em *B. alternatus*, a temperatura não afetou o incremento fatorial da taxa metabólica pós-prandial.

Tanto o tempo para atingir o $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ quanto a duração da ADE em *B. alternatus* diminuíram com a elevação da temperatura. Estes resultados, esperados, são semelhantes aos registrados para outras serpentes (McCUE & LILLYWHITE, 2002; TOLEDO et al., 2003; WANG et al., 2003; ZAIDAN & BEAUPRE, 2003; CHU et al., 2009). Contudo, interessante a elevação da temperatura no intervalo de 20 para 25°C causou uma diminuição muito acentuada da duração da digestão (~131%) em comparação com o efeito registrado no intervalo de 25 a 30°C (42%). Concordante com esta observação, nós também encontramos que embora o incremento da TMP com a temperatura (i.e., Q_{10}) não varie na dependência do intervalo de temperatura considerado, o aumento do $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ foi consideravelmente maior no intervalo de 20 a 25°C do que no intervalo de 25 a 30°C. Isto indica que os processos envolvidos na digestão do alimento em *B. alternatus* aproximam-se de um ótimo térmico por volta dos 25°C, tendendo a diminuir com aumentos da temperatura além deste ponto. Ainda que o sistema cardiorrespiratório consiga sustentar a elevação da TMP nos intervalos de 20 a 25°C e de 25 a 30°C de maneira totalmente proporcional, a sobreposição da demanda metabólica provocada pela digestão do alimento e o aumento temperatura-dependente no intervalo 25 – 30°C talvez não possa ser totalmente acomodado pela capacidade de transporte de oxigênio do sistema cardiorrespiratório de *B. alternatus*. É possível que este padrão guarde relação com as características climáticas dos habitats ocupados pelas urutus e, possivelmente, com sua biologia termal, como discutido a seguir.

Para a maioria das serpentes, a temperatura ótima para o processo digestivo varia de 25 a 30°C (SKOCZYLAS, 1970; DORCAS et al., 1997; SECOR, 2001; WANG et al., 2003). Por exemplo, a temperatura preferida de *Trimeresurus stejnegeri* em um gradiente térmico durante a digestão foi de 27,8°C (TSAI & TU, 2005), temperatura esta que promove melhor retorno energético (TSAI et al., 2009). Embora a temperatura preferida de *B. alternatus* seja desconhecida, bem como a possível ocorrência de uma resposta termofílica pós-prandial, a temperatura média de sua área de ocorrência gira em torno 20,6°C (dados extraídos do WorldClim para a área de distribuição de *B. alternatus* referida em CAMPBELL & LAMAR, 2004). Ademais, *B. alternatus* tem sido encontrada ativa em temperatura ambiente de até 13°C (NOGUEIRA et al., 2003), ao passo que a maioria das outras espécies deste gênero são encontradas ativas em temperaturas relativamente mais altas (OLIVEIRA & MARTINS, 2001; NOGUEIRA et al., 2003). Com base nestas observações e no padrão de variação da ADE em função da temperatura comentado acima, nos parece plausível que a fisiologia do processo digestivo de *B. alternatus* seja otimizada em temperaturas ao redor de 25°C,

deteriorando-se a partir desta marca. Esta idéia é ainda corroborada pela capacidade de *B. alternatus* alimentar-se voluntariamente e completar a digestão de presas equivalentes a 30% de sua massa corpórea na temperatura de 20°C. Esta capacidade é relativamente incomum em serpentes. Por exemplo, embora *Vipera aspis* consiga completar a digestão de suas presas a 20°C em 92% dos casos, a taxa de aceite/ingestão do alimento nesta temperatura foi de apenas 9% (NAULLEAU, 1983). Já em *Python molurus*, durante a medição da ADE a 20°C, com uma única exceção, todas as serpentes regurgitaram seu alimento nesta temperatura (WANG et al., 2003).

Em geral a temperatura parece não influenciar significativamente a energética da digestão em serpentes (SECOR, 2009). No entanto, em *Natrix maura* (HAILEY & DAVIES, 1987) e *Crotalus horridus* (ZAIDAN & BEAUPRE, 2003) foi encontrado que o custo energético da digestão (CED) aumentou com a elevação da temperatura corpórea. Em contraste, Toledo et al. (2003) observaram que o aumento da temperatura de 25 para 30°C diminuiu o CED durante a digestão de jiboias (*Boa constrictor amarali*). Para *B. alternatus*, a temperatura não afetou significativamente o CED, bem como o custo relativo da digestão (%CCT). Isto indica que a diminuição da duração da ADE pode ser inteiramente atribuída ao aumento, diretamente proporcional, da taxa metabólica em função da elevação da temperatura. Desta forma, em termos puramente energéticos a elevação da temperatura corpórea não deve auferir qualquer tipo de vantagem à *B. alternatus*. Em termos ecológicos, porém, o aumento da velocidade da digestão pode resultar em vantagens importantes. Serpentes recém alimentadas têm sua capacidade de locomoção (GARLAND & ARNOLD, 1983) e possivelmente de defesa consideravelmente diminuídas podendo ficar mais vulneráveis a predadores potenciais. Ademais, a aceleração da digestão pode facilitar o engajamento das serpentes em novos episódios alimentares ou em outras atividades ecologicamente relevantes (WANG et al., 2003).

Até onde pudemos verificar, virtualmente todos os trabalhos dedicados ao exame da influência da temperatura sobre a ADE sempre testaram regimes constantes de temperatura. No presente trabalho, portanto, nós demonstramos pela primeira vez que uma variação cíclica da temperatura (termoperíodo) com o aumento metabólico pós-prandial, não altera o padrão geral desta resposta. Isto é aparente no gráfico apresentado na Fig. 1 para o regime T°Flut, no qual é possível reconhecer imediatamente que a ADE obtida sob esta condição pode ser decomposta em “duas” curvas, uma formada pelas taxas mais elevadas obtida a 30°C e outra com taxas menores correspondentes a temperatura de 20°C. Em cada momento no qual a temperatura é alterada, percebe-se claramente que a taxa metabólica retorna aos patamares

registrados no período térmico anterior. Isto indica que a digestão ocorre de maneira progressiva em ambas as temperaturas que compuseram o termoperíodo, ou seja, o custo metabólico da digestão foi sempre aditivo aos efeitos diretos da temperatura, independentemente da fase do termoperíodo considerada. Portanto, em termos gerais, os efeitos do regime flutuante de temperatura de 20 a 30°C sobre a ADE de *B. alternatus*, podem ser descritos como uma aceleração/retardo desta resposta em comparação com os regimes de 20 e 30°C, constantes.

A TMP registrada no regime T°Flut, cuja temperatura média corresponde a 25°C, foi menor do que àquela registrada no tratamento 25°C constante. Este resultado pode ser atribuído à diminuição da TMP registrada tanto a 20°C quanto a 30°C para o regime flutuante, em comparação com estas mesmas temperaturas sob regime constante. Também para $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ as taxas registradas nas duas temperaturas que compuseram o regime flutuante foram menores do que aquelas registradas nas mesmas temperaturas em regime constante. Desta forma, a alternância circadiana da temperatura parece ser acompanhada por uma diminuição da taxa metabólica tanto em repouso/jejum quanto durante o período pós-prandial. Apesar de ignorarmos os fatores causais desta redução, acreditamos que a submissão de um animal que experimenta ritmos diários de variação da temperatura corpórea e, por conseguinte da taxa metabólica, a um regime de temperatura constante que impede a ocorrência destes ciclos possa ocasionar uma resposta de estresse que, talvez, possa ser a raiz da diferença por nós documentada. Esta hipótese carece ainda de verificação.

Concordante com a redução das taxas metabólicas no regime flutuante comparado aos regimes constantes (comentado acima), a duração da digestão de T°Flut foi menor do que àquela encontrada para 25°C constante. No entanto, em termos energéticos, a digestão de T°Flut foi indiscernível daquela observada no regime 25°C constante. Indicando que, mesmo para o regime flutuante, as alterações de duração da ADE são sempre proporcionais ao aumento metabólico pós-prandial, como também observado para os regimes constantes. Portanto, em termos energéticos, pura e simplesmente, a variação circadiana da temperatura corpórea provavelmente não produz uma maior eficiência do processo digestivo. Por outro lado, embora cascavéis, *Crotalus durissus*, dificilmente completem a digestão a 20°C constante, em condições semi-naturais (i.e., em cativeiro, porém, expostas às variações climáticas de sua área de ocorrência) elas são capazes de suportar temperaturas tão baixas quanto 10°C durante a noite e ainda assim completar a digestão (D. V. ANDRADE, obs. pessoal). Desta forma, é possível que a alternância diária de temperatura seja especialmente

relevante ao permitir que a digestão do alimento possa ocorrer a despeito da ocorrência de períodos de baixa temperatura. No caso específico de *B. alternatus*, a temperatura mais baixa testada no presente estudo, tanto no regime flutuante como no regime constante (i.e., 20°C), permitiu que as serpentes completassem a digestão, tanto em uma condição quanto na outra. Desta forma, não é possível esclarecer se, em temperaturas tão baixas que impeçam a digestão, possa ocorrer uma priorização dos custos de manutenção (TMP) em detrimento dos custos associados à digestão (ADE), o que eventualmente levaria à interrupção do processo digestivo. Igualmente incerto, é se a elevação diária da temperatura preveniria esta cascata de eventos, com benefícios óbvios para as serpentes, ou não. Neste sentido, nos parece ser altamente relevante a determinação futura da ADE de *B. alternatus* em temperaturas, flutuantes e constantes, abaixo de 20°C.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSEN, J. B. & WANG, T. 2003. Cardio-respiratory consequences of forced activity and digestion in toads. *Physiol Biochem Zool* 76: 459–470.
- ANDRADE, D. V., CRUZ-NETO, A. P. & ABE, A. S. 1997. Meal size and specific dynamic action in the rattlesnake *Crotalus durissus* (Serpentes: Viperidae). *Herpetologica*, v. 53, n 4, p. 485–493.
- ANDRADE, D. V., CRUZ-NETO, A. P., ABE, A. S. & WANG, T. 2005. Specific Dynamic Action in Ectothermic Vertebrates: A Review of Determinants of Postprandial Metabolic Response in Fishes, Amphibians and Reptiles. *Science Publisher*. 12: 306–324.
- ANGILLETTA JR., M. J. 2009. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford: Oxford University Press.
- ANGILLETTA JR., M. J., NIEWIAROWSKI, P. H. & NAVAS, C. A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J Therm Biol* 27(4): 249–268.
- BENEDICT, F. G. 1932. The physiology of large reptiles with special reference to the heat production of snakes, tortoises, lizards and alligators. *Carnegie Inst Washington Publ* 425: 1–539.
- BROWN, C. R. & CAMERON, J. N. 1991. The relationship between specific dynamic action (SDA) and protein synthesis rates in the catfish. *Physiol Zool* 64: 298–309.
- CAMPBELL, J. A. & LAMAR, W. W. 1989. The Venomous Reptiles of Latin America. Ithaca. London, 425p.
- CAMPBELL, J. A. & LAMAR, W. W. 2004. The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere. Volumes 1 and 2. *Ithaca*. Cornell University Press. 774 pp.

- CARDOSO, J. L. C., FRANÇA, F. O. S., WEN, F. H., MÁLAQUE, C. M. S. & HADDAD JR, V. 2003. Animais Peçonhentos no Brasil: Biologia, Clínica e Terapêutica dos Acidentes. *Ed. Sarvier*, São Paulo.
- CHU, C. W., TSAI, T. S., TSAI, I. H., LIN, Y. S. & TU, M. C. 2009. Prey envenomation does not improve digestive performance in Taiwanese pit vipers (*Trimeresurus gracilis* and *T. stejnegeri stejnegeri*). *Comp Biochem Physiol* 152: 579–585.
- COX, C. L. & SECOR, S. M. 2007. Effects of meal size, clutch, and metabolism on the energy efficiencies of juvenile Burmese pythons, *Python molurus*. *Comp Biochem Physiol* 148: 861–868.
- DORCAS, M. E., PETERSON, C. R. & FLINT, M. E. 1997. The thermal biology of digestion in rubber boas (*Charina bottae*): behavior, physiology, and environmental constraints. *Physiol Zool* 70: 292–300.
- GARLAND, T. & ARNOLD, S. J. 1983. Effects of a full stomach on locomotory performance of juvenile garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Copeia* 1092–1096.
- GESSMAN, J. A. & NAGY, K. A. 1988. Energetic metabolism: errors in exchange conversion factors. *Physiol Zool* 61: 507–513.
- GREENE, H. W. 1992. The ecological and behavioral context for pitvipers' evolution. Pp. 107–117. In: *Biology of the Pitvipers*. Campbell, J. A. & Brodie, E. D. (Eds.) *Selva*, Tyler, Tex.
- _____. 1997. *Snakes: The Evolution of Mystery in Nature*. University of California Press, Berkeley.
- GREENWALD, O. E. & KANTER, M. E. 1979. The effects of temperature and behavioral thermoregulation on digestive efficiency and rate in corn snakes (*Elaphe guttata guttata*). *Physiol Zool* 52: 398–408.

- HAILEY, A. & DAVIES, P. M. C. 1987. Digestion, specific dynamic action, and ecological energetics of *Natrix maura*. *Herpetol J* 1: 159–166.
- HICKS, J. W., WANG, T. & BENNETT, A. F. 2000. Patterns of cardiovascular and ventilatory response to elevated metabolic states in the lizard *Varanus exanthematicus*. *J Exp Biol* 203: 2437–2445.
- HUEY, R. B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In *Biology of the Reptilia*, vol. 12: Physiology C Physiological Ecology (Eds.) Gans, C. & Pough, F. H. pp. 25–74. *Ithaca*, NY: Academic Press.
- HUEY, R. B. & STEVENSON, R. D. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Am Zool* 19: 357–366.
- IGLESIAS, S., THOMPSON, M. B. & SEEBACHER, F. 2003. Energetic cost of a meal in a frequent feeding lizard. *Comp Biochem Physiol* 135: 377–382.
- JAYNE, B. C., VORIS, H. K. & NG, P. K. L. 2002. Snake circumvents constraints on prey size. *Science* 418: 143.
- JOBLING, M. 1981. The influences feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. *J Fish Biol* 18: 385–400.
- _____. 1983. Towards an explanation of specific dynamic action (SDA). *J Fish Biol* 23: 549–555.
- KLEIBER, M. 1961. *The fire of life: An introduction into animal energetics*. Wiley, New York.
- LUO, Y. & XIE, X. 2008. Effects of temperature on the specific dynamic action of the southern catfish, *Silurus meridionalis*. *Comp Biochem Physiol* 149: 150–156.

- MARTINS, M., MARQUES, O. A. V. & SAZIMA, I. 2002. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers (genus *Bothrops*). In *Biology of the Vipers*, 307–328. Schuett, G. W., Höggren, M., Douglas, M. E. & Greene, H. W. (Eds.). *Eagle Mountain*: Eagle Mountain Publishing.
- MCCUE, M. D. 2006. Specific dynamic action: a century of investigation. *Comp Biochem Physiol* 144: 381–394.
- MCCUE, M. D. & LILLYWHITE, H. B. 2002. Oxygen consumption and the energetics of island-dwelling Florida cottonmouth snakes. *Physiol Biochem Zool* 75: 165–178.
- MCCUE, M. D., BENNETT, A. F. & HICKS, J. W. 2002. Effects of meal type on postprandial calorogenesis in *Python molurus*. *Physiologist* 45:345.
- MCCUE, M. D., BENNETT, A. F. & HICKS, J. W. 2005. The effect of meal composition on specific dynamic action in Burmese pythons (*Python molurus*). *Physiol Biochem Zool* 78: 182–192.
- NAULLEAU, G. 1983. The effects of temperature on digestion in *Vipera aspis*. *J Herpetol* 17(2): 166–170.
- NOGUEIRA, C., SAWAYA, R. J. & MARTINS, M. 2003. Ecology of *Bothrops moojeni* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. *J Herpetol* 37: 653–659.
- OLIVEIRA, M. E. & MARTINS, M. 2002. When and where to find a pitviper: activity patterns and habitat use of the lancehead, *Bothrops atrox*, in central Amazonia, Brazil. *Herp Nat Hist* 8: 101–110.
- OVERGAARD, J., BUSK, M., HICKS, J. W., JENSEN, F. B. & WANG, T. 1999. Respiratory consequences of feeding in the snake *Python molurus*. *Comp Biochem Physiol* 124: 359–365.

- PETERSON, C. R., GIBSON, A. R. & DORCAS, M. E. 1993. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body temperature variation. In: Seigel, R. A., Collins, J. T. (Eds.) *Snakes: Ecology and Behavior*. McGraw-Hill, New York, pp. 241–314.
- REGAL, P. J. 1966. Thermophilic responses following feeding in certain reptiles. *Copeia* 1966: 588–590.
- SECOR, S. M., HICKS, J. W. & BENNETT, A. F. 2000. Ventilatory and cardiovascular responses of a python (*Python molurus*) to exercise and digestion. *J Exp Biol* 203:2447–2454.
- SECOR, S. M. 2001. Regulation of digestive performance: a proposed adaptive response. *Comp Biochem Physiol* 128: 565–577.
- SECOR, S. M. 2003. Gastric function and its contribution to the postprandial metabolic response of the Burmese python (*Python molurus*). *J Exp Biol* 205: 1621–1630.
- SECOR, S. M. 2009. Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response. *J Comp Physiol Biochem. Syst Environ Physiol* 179(1): 1–56.
- SECOR, S. M. & DIAMOND, J. 1995. Adaptive responses to feeding in Burmese pythons: pay before pumping. *J Exp Biol* 198: 1313–1325.
- SECOR, S. M. & DIAMOND, J. 1997. Determinants of the post feeding metabolic response of the Burmese pythons, *Python molurus*. *Physiol Zool* 70: 202–212.
- SECOR, S. M. & FAULKNER, A. C. 2002. Effects of meal size, meal type, body temperature, and body size on the specific dynamic action of the marine toad, *Bufo marinus*. *Physiol Biochem Zool* 75: 557–571.
- SIEVERT, L. M. & ANDREADIS, P. 1999. Specific dynamic action and postprandial thermophily in juvenile northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *J Therm Biol* 24: 51–55.
- SKOCZYLAS, R. 1970. Influence of temperature on gastric digestion in the grass snake, *Natrix natrix* L. *Comp Biochem Physiol* 33: 793–803.

- STARCK, J. M. & BEESE, K. 2001. Structural flexibility of the intestine of Burmese python in response to feeding. *J Exp Biol* 204: 325–335.
- _____. 2002. Structural flexibility of the small intestine and liver of garter snakes in response to feeding and fasting. *J Exp Biol* 205: 1377–1388.
- 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(4): 579–85.
- TOLEDO, L. F., ABE, A. S. & ANDRADE, D. V. 2003. Temperature and meal mass effects on the post-prandial metabolism and energetics in a Boid Snake. *Physiol Zool* 76(2): 240–246.
- TSAI, T. S. & TU, M. C. 2005. Postprandial thermophily of Chinese green tree vipers, *Trimeresurus s. stejnegeri*: interfering factors on snake temperature selection in a thigmothermal gradient. *J Therm Biol* 30: 423–430.
- TSAI, T. S., LEE, T. S. & TU, M. C. 2009. Bioenergetic modeling reveals that Chinese green tree vipers select postprandial temperatures in laboratory thermal gradients that maximize net energy intake. *Comp Biochem Physiol* 154 (3): 394–400.
- VINEGAR, A., HUTCHISON, V. H. & DOWLING, H. G. 1970. Metabolism, energetics and thermoregulation during brooding of snakes of the genus *Python* (Reptilia, Boidae). *Zoologica* 55: 19–48.
- WANG, T., BUSK, M. & OVERGAARD, J. 2001. The respiratory consequences of feeding in amphibians and reptiles. *Comp Biochem Physiol* 128: 535–549.
- WANG, T., ZAAR, M., ARVEDSEN, S., VEDEL-SMITH, C. & OVERGAARD, J. 2003. Effects of temperature on the metabolic response to feeding in *Python molurus*. *Comp Biochem Physiol* 133: 519–527.
- ZAIDAN, F. & BEAUPRE, S. J. 2003. Effects of body mass, meal size, fast length, and temperature on specific dynamic action in the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*). *Physiol Biochem Zool* 76: 447–458.

CAPÍTULO II

EFEITOS DO TAMANHO DA PRESA SOBRE A AÇÃO DINÂMICA

ESPECÍFICA DE URUTUS, *BOTHROPS ALTERNATUS*

(SERPENTES, VIPERIDAE)



RODRIGO SAMUEL BUENO GAVIRA

DENIS OTAVIO VIEIRA DE ANDRADE

RESUMO

Uma das consequências da ingestão de grandes massas de alimento pelas serpentes é o excepcional aumento da taxa metabólica pós-prandial, referido como Ação Dinâmica Específica (ADE). Em serpentes, a ADE pode persistir por vários dias e resultar em considerável investimento de tempo e energia. A magnitude desta resposta metabólica pós-prandial depende de variáveis como a temperatura corpórea e o tamanho e natureza do alimento, entre outros. Dentre estas determinantes, a massa da presa é um dos fatores que exerce influência marcante sobre a ADE. Ademais, durante a evolução de alguns grupos de serpentes, o comportamento de forrageio caracterizado pela ingestão infrequente de presas bastante grandes parece ter sido favorecido. Desta forma, no presente trabalho, testamos os efeitos do tamanho da presa sobre o incremento metabólico pós-prandial em juvenis de urutu-cruzeiro, *Bothrops alternatus*, alimentadas com camundongos de massa equivalente a 5, 10, 20 e 40% da massa corpórea das serpentes. O $\dot{V}O_2$ máximo durante a digestão aumentou com o tamanho do alimento, levando a incrementos fatoriais da taxa metabólica entre 2,8–7,8 vezes acima da taxa metabólica registrada antes da alimentação. A duração da ADE variou de 54 a 212 horas e também aumentou com o incremento no tamanho da presa. O custo relativo da ADE variou entre 14–26% do conteúdo calórico do alimento e, em alguns casos, foi afetado pelo tamanho da presa. A digestão de presas equivalentes a 40% de sua massa corpórea na temperatura experimental empregada, 30°C, parece impor desafios fisiológicos importantes para *B. alternatus*. De fato, neste grupo, apenas um único indivíduo foi capaz de completar a digestão nestas condições.

INTRODUÇÃO

A ingestão do alimento é seguida por um aumento da taxa metabólica devido aos custos de complexos processos catabólicos, tais como secreção enzimática, digestão mecânica, transporte intestinal, peristaltismo, absorção e armazenamento de nutrientes, além dos processos anabólicos, incluindo custos de desaminação de aminoácidos, síntese e excreção de produtos e acréscimos na síntese e deposição de proteínas (JOBLING, 1981, 1983; McCUE et al., 2005). Este aumento metabólico pós-prandial é comumente denominado de Ação Dinâmica Específica (ADE) (KLEIBER, 1961).

A resposta metabólica pós-prandial encontra-se descrita em diversos grupos de vertebrados, como lagartos (HICKS et al., 2000; IGLESIAS et al., 2003), anfíbios (SECOR & FAULKNER, 2002; ANDERSEN & WANG, 2003) e peixes (BROWN & CAMERON, 1991), porém esta resposta é excepcionalmente notável em serpentes. Com uma única exceção (JAYNE et al., 2002), todas as serpentes ingerem suas presas inteiras, ademais várias espécies experimentam longos períodos de jejum interrompidos ocasionalmente pela ingestão de presas relativamente grandes que, em casos extremos, podem até ultrapassar a massa corpórea da própria serpente (GREENE, 1992, 1997; SECOR & DIAMOND, 1997a). Em serpentes, a ingestão do alimento é seguida de uma reorganização morfológica do trato gastrointestinal (SECOR, 2003; STARCK & BEESE, 2001, 2002), alterações na ventilação pulmonar e nos gases do sangue arterial, assim como no equilíbrio ácido-base (OVERGAARD et al., 1999; WANG et al., 2001). Em geral, o aumento metabólico pós-prandial gira em torno de 5 a 15 vezes acima da taxa metabólica medida em animais jejuos e em repouso (ANDRADE et al., 1997; SECOR, 2001; McCUE & LILLYWHITE, 2002). Ainda, em casos extremos, esse aumento pode atingir valores até 44 vezes acima dos níveis observados durante o jejum (SECOR & DIAMOND, 1997a) e ser superior ao aumento do metabolismo causado pela realização de exercício forçado (ANDRADE et al., 1997; SECOR et al., 2000). A ADE persiste até o fim do processo digestivo que dura, em média, de 10 a 20 dias (BENEDICT, 1932; ANDRADE et al., 1997, 2005; WANG et al., 2001) podendo, inclusive, elevar endogenamente a temperatura corpórea das serpentes (TATTERSALL et al., 2004). Este conjunto de características ajuda a explicar a resposta metabólica pós-prandial ímpar das serpentes e o interesse que este tópico tem suscitado ao longo da última década.

A ADE depende essencialmente do tamanho e da natureza do alimento (McCUE et al., 2002; TOLEDO et al., 2003), associado a fatores como o tamanho corpóreo dos animais e a

temperatura do ambiente (LUO & XIE, 2008). Dentre estes fatores, a massa do alimento exerce influência marcante sobre a ADE. Em geral, o aumento no tamanho do alimento é acompanhado por um incremento proporcional da resposta metabólica pós-prandial (ANDRADE et al., 2005), afetando o tempo para atingir a taxa máxima de consumo de oxigênio ($\dot{V}O_{2\text{pico}}$), o aumento fatorial da taxa metabólica, a duração e a energética do processo digestivo (JOBLING & DAVIES, 1980; ANDRADE et al., 1997; SECOR & DIAMOND, 1997a; SECOR & FAULKNER, 2002).

Segundo Greene (1997), desde sua origem no Período Cretáceo, as serpentes têm experimentado um alto grau de radiação adaptativa. Mudanças no seu comportamento alimentar têm sido tratadas como elementos-chave no sucesso evolutivo deste grupo e alguns estudos sugerem vantagens adaptativas associadas à captura de presas relativamente grandes (GREENE, 1983). No entanto, o exame dos efeitos do tamanho do alimento sobre a energética da digestão em serpentes tem revelado que o custo da ADE normalmente equivale a uma proporção fixa do conteúdo calórico do alimento, não sendo afetado pelo tamanho da presa (SECOR, 2009). Em alguns casos, reporta-se, inclusive, que a digestão de presas maiores tem um custo relativo mais alto do que presas menores (SECOR & DIAMOND, 1997a, b; McCUE & LILLYWHITE, 2002). Neste sentido, embora os efeitos do tamanho do alimento sobre a ADE de serpentes tenha sido objeto de extenso exame em anos recentes, raros foram os trabalhos dedicados a espécies de serpentes neotropicais. Portanto, parece ser ainda incerto se, em termos energéticos, a digestão de presas de maior tamanho relativo resulta em um melhor retorno energético e se esta resposta é influenciada por diferenças da biologia alimentar entre diferentes espécies de serpentes.

No presente trabalho, investigamos os efeitos do tamanho sobre o aumento metabólico pós-prandial da urutu-cruzeiro, *Bothrops alternatus*, uma serpente Viperidae, Neotropical, conhecida por capturar e ingerir presas de ampla gama de tamanhos.

MATERIAL E MÉTODOS

Animais

A urutu-cruzeiro, *Bothrops alternatus* Duméril, Bibron & Duméril, 1854, é um crotalídeo de hábito terrestre e corpo robusto, que pode ultrapassar 1,5 m de comprimento. Possui manchas dorsolaterais castanho-escuras bordejadas de amarelo-esbranquiçado, em forma de ferradura (CARDOSO et al., 2003). Vive nos campos e outras áreas abertas, altas e pedregosas, desde o centro-oeste do Brasil até a região central da Argentina, estendendo-se até o Paraguai e Uruguai em altitudes de aproximadamente 700 m em relação ao nível do mar. *B. alternatus* se alimenta de endotérmicos durante todas as fases de sua vida (CAMPBELL & LAMAR, 1989; MARTINS et al., 2002).

Foram utilizados seis indivíduos de *B. alternatus*, de ambos os sexos, nascidos em cativeiro de fêmeas prenhes coletadas em diversas localidades do estado de São Paulo. As serpentes foram mantidas individualmente em caixas de madeira com frente de vidro e furos laterais para ventilação (30 x 29 x 27 cm), forradas com papelão corrugado, mantidas em sala com temperatura controlada em aproximadamente 25°C ($\pm$ 5°C). A alimentação foi constituída de camundongos (*Mus musculus*) e os animais tiveram acesso livre à água. Foram utilizados nos experimentos apenas os animais aparentemente saudáveis e que não estavam em fase de ecdise. Previamente às medições de metabolismo, todas as serpentes foram mantidas em jejum por um período de 15 a 20 dias.

Protocolo experimental

Para verificarmos os efeitos do tamanho da presa sobre a ADE de *B. alternatus*, a taxa metabólica foi obtida antes (jejum) e após a alimentação com um único camundongo (*Mus musculus*) de massa relativa equivalente a 5, 10, 20 ou 40% da massa corpórea da própria serpente. Estes grupos são referidos como G5%, G10%, G20% e G40%, respectivamente. Para tais medidas, foi utilizada respirometria, conforme detalhado abaixo.

A Taxa Metabólica Padrão (TMP) dos animais em jejum foi analisada por um período de 48 horas, sendo 24 horas de aclimação e 24 horas de coleta efetiva dos dados. Depois disto, as serpentes foram retiradas do respirômetro e devolvidas à caixa de manutenção onde um camundongo de massa apropriada foi ofertado vivo. Após a captura voluntária e ingestão

da presa, as serpentes foram imediatamente reconduzidas ao respirômetro. A partir deste momento, o $\dot{V}O_2$ foi monitorado continuamente até que seus valores retornassem aos níveis da TMP, indicando assim o término da digestão.

Respirometria

Para quantificar as taxas de consumo de oxigênio utilizamos um sistema automatizado de respirometria intermitentemente fechada. Inicialmente, as serpentes foram colocadas em câmaras respirométricas hermeticamente lacradas e de volume adequado ao tamanho das serpentes (~700 ml). Com a utilização do programa DATACAN V (Sable Systems), um controlador múltiplo de fluxo (Multiplexer TR-RM8, Sable Systems) foi programado para intercalar períodos de 60 minutos nos quais as câmaras eram ventiladas com ar exterior, de forma a renovar o ar contido nos respirômetros (fase aberta), com períodos de 10 minutos (fase fechada) onde o ar contido nos respirômetros era recirculado através de um analisador de oxigênio (Sable Systems, PA-1B).

A queda na concentração fracional de O_2 registrada durante a fase fechada foi utilizada para o cálculo do $\dot{V}O_2$. Deste modo, o sistema permitiu que coletássemos uma medição de $\dot{V}O_2$ para cada serpente a cada 70 minutos. A queda na concentração de O_2 foi, via de regra, linear e a inclinação da regressão entre estas duas variáveis (valor de b) foi utilizada para o cálculo do $\dot{V}O_2$. Como utilizamos taxa de aquisição de dados de 1 Hertz isso nos dava, para cada regressão (fase fechada de 10 minutos), 600 amostras individuais; as 100 amostras iniciais e 10 finais do período foram desprezadas e, desta forma, para cada cálculo de $\dot{V}O_2$ trabalhamos com regressões de 490 amostras e, em geral o r^2 obtido era superior a 0,8.

Para o controle da temperatura experimental, as serpentes foram mantidas dentro de uma câmara climática BOD (Fanem, 347CD; e Eletrolab, 122FC). A temperatura desta câmara foi periodicamente aferida através de um termômetro de máxima e mínima, aceitando-se uma variação de até $\pm 1^\circ C$.

Tratamento e análise dos dados

A TMP foi estimada como a média dos valores do $\dot{V}O_2$ dos animais em jejum. O $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ foi definido como o consumo máximo de oxigênio observado durante a ADE, determinado, bem como o tempo para atingir tal nível, através da curva que melhor se ajustou à variação temporal do $\dot{V}O_2$ pós-prandial ($r^2 \geq 0,90$). A duração da digestão foi determinada com o lapso de tempo compreendido entre o momento da alimentação até àquele em que o limite inferior do intervalo de confiança das taxas medidas durante o período pós-prandial atingisse o limite superior deste mesmo intervalo registrado para a TMP (ver ANDRADE et al., 1997). O aumento fatorial da taxa metabólica foi calculado como a razão entre $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ e TMP.

O conteúdo calórico total do alimento (CCT) em kJ foi estimado com base em Cox & Secor (2007). Para estimar o custo energético da digestão (CED) foi calculada a quantidade total de oxigênio consumido pelas serpentes durante a ADE descontando-se o custo de manutenção estimado para este período com base nos valores da TMP pré-prandial, considerando que cada 1 mL de oxigênio utilizado no metabolismo aeróbico implica no gasto de 0,0198 kJ (GESSMAN & NAGY, 1988). O custo relativo da digestão (%CCT) foi calculado como a porcentagem da energia gasta na digestão (CED) em relação ao conteúdo total de energia do alimento (CCT).

Para a análise dos efeitos do tamanho da presa sobre os diferentes parâmetros associados à ADE foi empregado o teste ANOVA de Medidas Repetidas (Oneway). Quando observada ausência de normalidade e/ou homocedasticidade das variâncias, os dados foram inicialmente logaritimizados e o teste repetido. Se ainda assim os dados não atenderam as premissas necessárias, empregamos então o teste não-paramétrico de postos com sinais de Wilcoxon sobre os dados originais. Todos os dados são apresentados como média $\pm$ erro padrão. O nível de significância adotado foi de $P < 0,05$.

RESULTADOS

A massa das serpentes não variou entre os grupos experimentais apresentando média de $153,33 \pm 3,58$ gramas ($P = 0,722$). Da mesma maneira, a TMP também não diferiu entre os tratamentos ($P = < 0,321$; Tab. 1).

O aumento metabólico pós-prandial de *Bothrops alternatus*, independentemente do tamanho do alimento, foi caracterizado pelo rápido aumento inicial no consumo de oxigênio logo após a ingestão até atingir um pico ($\dot{V}O_{2\text{pico}}$), seguido por um retorno paulatino até os níveis de $\dot{V}O_2$ registrados durante a pré-alimentação (TMP) (Fig. 1). Contudo, no G40%, embora todos os indivíduos tenham ingerido suas presas e atingido o $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ durante a digestão, apenas um animal foi capaz de digerir completamente sua presa sem regurgitá-la. Por esta razão não utilizamos o G40% nas análises estatísticas das medidas de duração da digestão, de CED e de %CCT.

Os valores do consumo máximo de oxigênio durante a ADE ($P = < 0,001$; Fig. 3A; Tab. 1), bem como o tempo necessário para atingir o $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ ($P = < 0,001$; Fig. 3B; Tab. 1) apresentaram diferenças significativas entre todos os grupos e foram maiores na medida em que a massa do alimento aumentou. Embora apenas um animal do grupo alimentado com presas equivalente a 40% tenha sido capaz de completar a digestão (ver Fig. 1), todas as outras serpentes deste grupo ingeriram suas presas e mantiveram a digestão por tempo suficiente para que o $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ pudesse ser identificado com segurança (ver Fig. 2). Desta forma, tanto os dados de $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ e o tempo para atingi-lo são apresentados na Tab. 1 e foram submetidos à análise estatística.

O incremento fatorial da taxa metabólica ($P < 0,001$; Fig. 4A; Tab. 1) e a duração do processo digestivo ($P < 0,001$) também se elevaram com o aumento do tamanho das presas. O único indivíduo de *B. alternatus* que foi capaz de digerir completamente uma presa de 40% de sua massa corpórea gastou 212,33 horas (aproximadamente 9 dias) para completar a digestão (Fig. 1 e 6B; Tab. 1).

A análise estatística referente à energética da ADE de *B. alternatus* incluiu apenas os grupos G5%, G10% e G20%. Nestes grupos, o aumento no tamanho das presas causou uma elevação significativa do custo energético da digestão ($P < 0,001$; Fig. 5A; Tab. 2). O conteúdo calórico total do alimento (CCT) aumentou na mesma proporção que a massa das

presas (Fig. 5B; Tab. 2), e o custo relativo da digestão (%CCT) diferiu apenas entre G5% e G20% ($P = 0,008$).

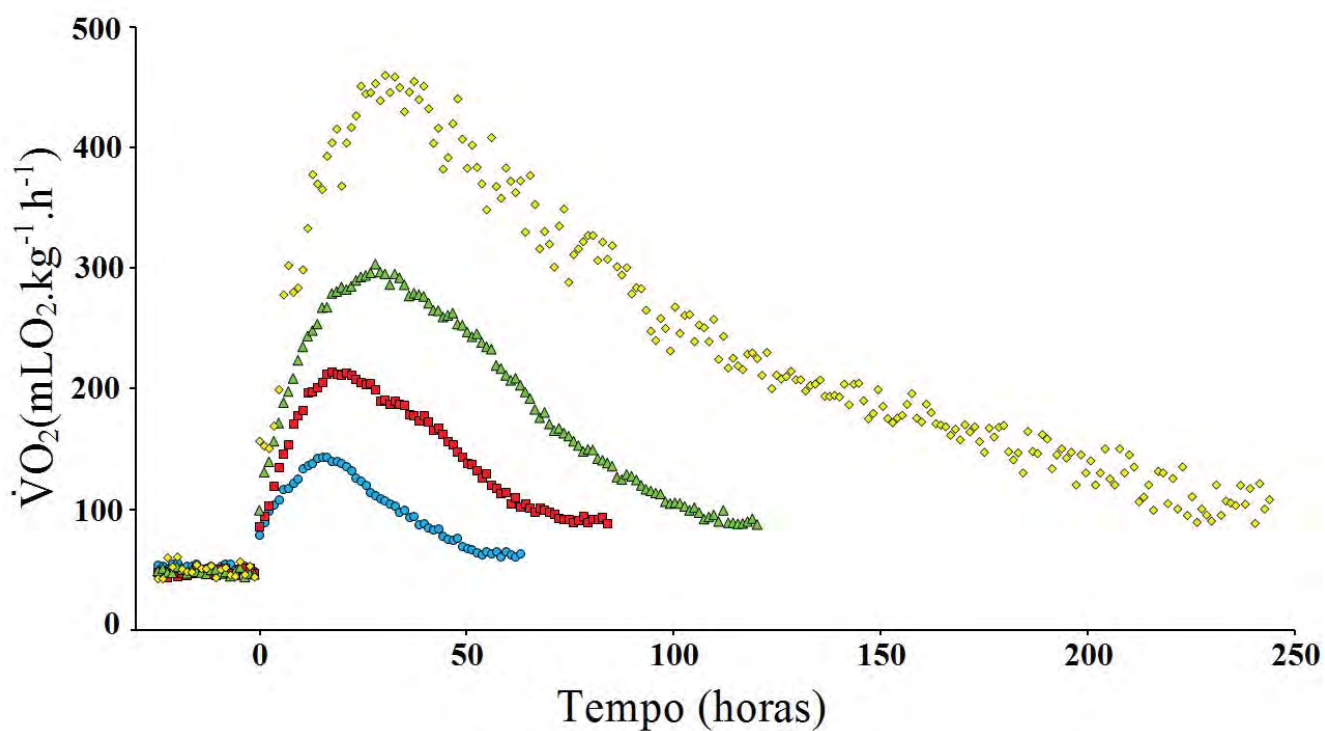


Figura 1. Variação temporal do $\dot{V}O_2$ durante a digestão de *Bothrops alternatus* alimentadas com presas de massa equivalente a 5% (●), 10% (■), 20% (▲) e 40% (◆) de sua massa corpórea a 30°C. O tempo “0” (zero) indica o momento da alimentação. O intervalo entre dois pontos consecutivos é de 70 minutos; cada ponto representa a média de 6 indivíduos, com exceção do G40% (n=1). Barras de erro padrão omitidas para facilitar a visualização dos dados.

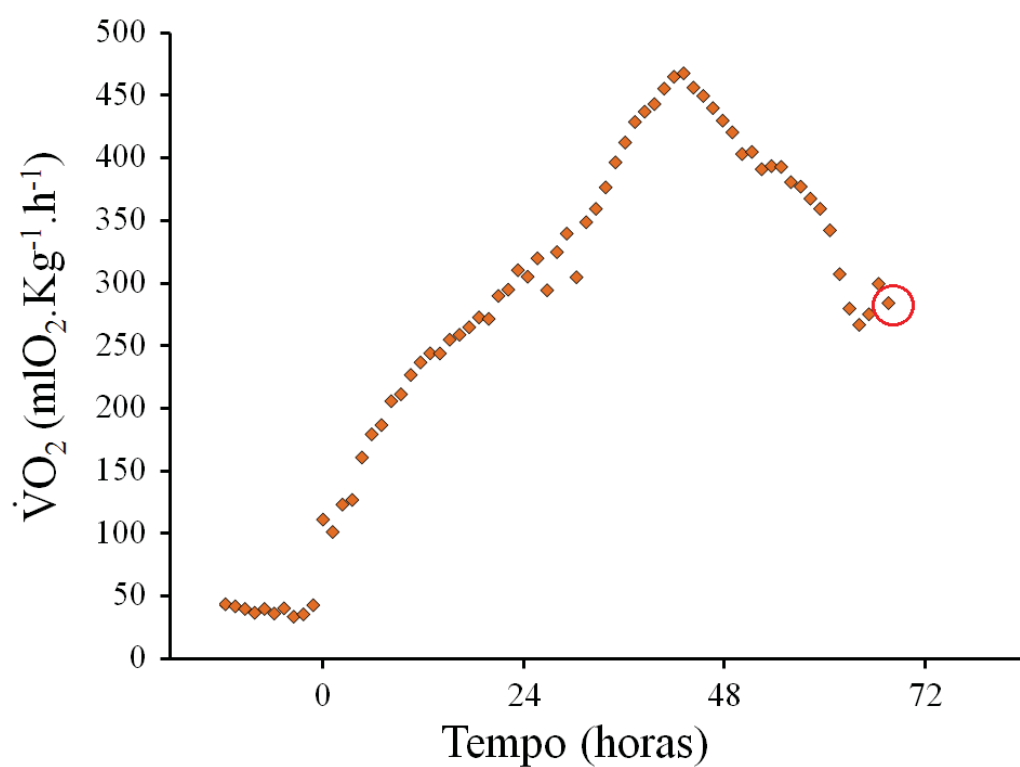


Figura 2. Gráfico mostrando a variação temporal do $\dot{V}O_2$ durante a digestão incompleta de uma serpente (animal número 8), alimentada com presa de massa equivalente a 40% de sua massa corpórea a 30°C. O tempo “0” (zero) indica o momento da alimentação. O intervalo entre dois pontos consecutivos é de 70 minutos. O círculo vermelho mostra o momento em que o animal regurgitou (ca. de 67 horas após a ingestão).

Tabela 1. Parâmetros associados à Ação Dinâmica Específica (ADE) de *Bothrops alternatus* (n=6), alimentadas com presas de diferentes tamanhos relativos (5, 10, 20 e 40% da massa corpórea) a 30°C.

Tamanho relativo da presa	MC	TMP	$\dot{V}O_{2\text{pico}}$	T_{pico}	AF	Duração
G5%	153,50 ± 7,64	51,98 ± 3,78	143,13 ± 5,43	14,68 ± 1,01	2,80 ± 0,15	54,09 ± 1,76
G10%	151,18 ± 6,43	47,59 ± 3,23	213,96 ± 13,27	18,24 ± 1,20	4,56 ± 0,31	70,19 ± 4,38
G20%	153,39 ± 8,23	48,12 ± 8,10	297,22 ± 12,37	25,30 ± 0,98	6,25 ± 0,27	106,60 ± 4,03
G40%	155,25 ± 8,20	54,00 ± 3,00	410,35 ± 13,48	38,10 ± 2,33	7,78 ± 0,68	212,33*

MC = massa corporal das serpentes (g); TMP = taxa metabólica padrão ($\text{mLO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$); $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ = consumo máximo de O_2 durante a ADE ($\text{mLO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$); T_{pico} = tempo para atingir o $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ (horas); AF = Aumento fatorial ($\dot{V}O_{2\text{pico}}/\text{TMP}$); Duração = duração da ADE (horas).

*n=1.

Tabela 2. Parâmetros associados à energética da Ação Dinâmica Específica (ADE) de *Bothrops alternatus* (n=6; *n=1), alimentadas com presas de diferentes tamanhos relativos (5, 10, 20 e 40% da massa corpórea) a 30°C.

Tamanho relativo da presa	CED	CCT	% CCT
G5%	58,04 ± 3,45	405,56 ± 0,0	14,31 ± 0,85
G10%	153,02 ± 15,61	823,56 ± 0,0	18,58 ± 1,89
G20%	332,75 ± 18,34	1.659,56 ± 0,0	20,05 ± 1,10
*G40%	892,66	3.331,56	26,79

CED = custo energético da digestão (kJ.kg⁻¹); CCT = conteúdo calórico total contido no alimento (kJ; ajustado para serpente com massa de 1 kg); % CCT = porcentagem da energia gasta na ADE (CED) em relação ao CCT.

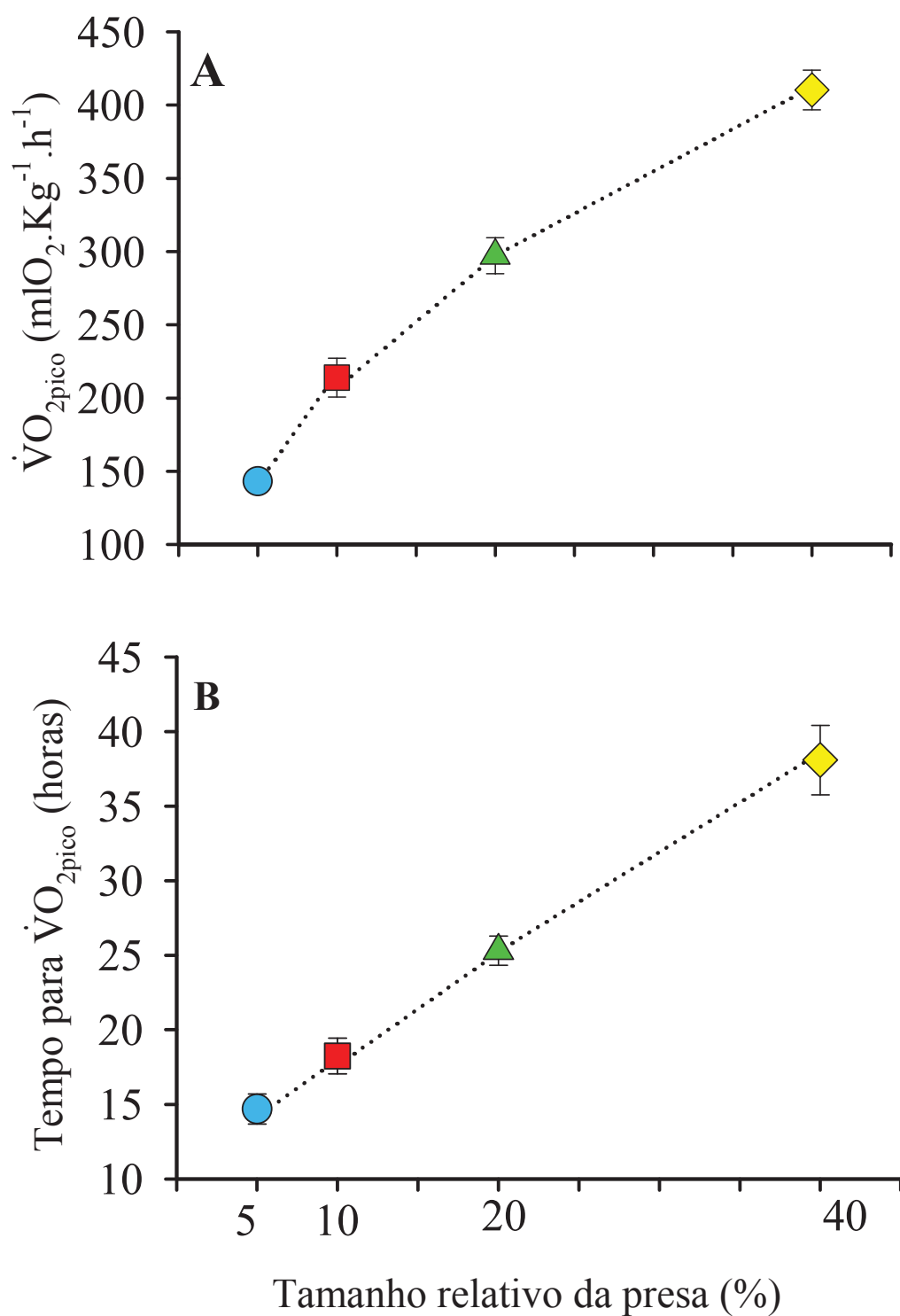


Figura 3. Parâmetros associados à ADE em função do tamanho do alimento. **A)** Consumo máximo de O_2 ($\dot{V}O_{2pico}$) durante a ADE; e **B)** Tempo gasto para atingir o $\dot{V}O_{2pico}$; $n=6$.

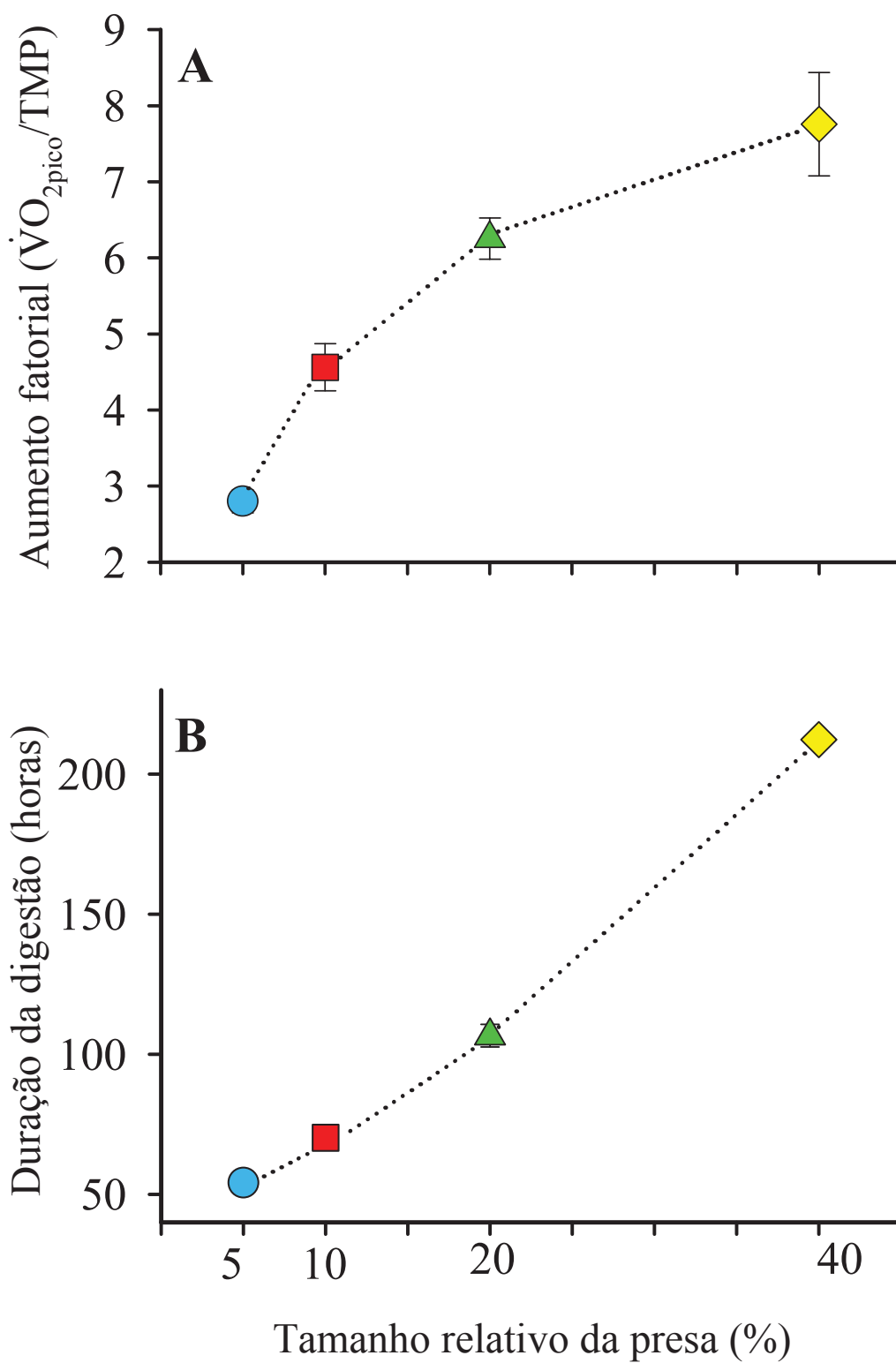


Figura 4. Parâmetros associados à ADE em função do tamanho do alimento. **A)** Aumento fatorial e **B)** Duração da digestão; n=6, exceto duração da ADE para G40% (n=1).

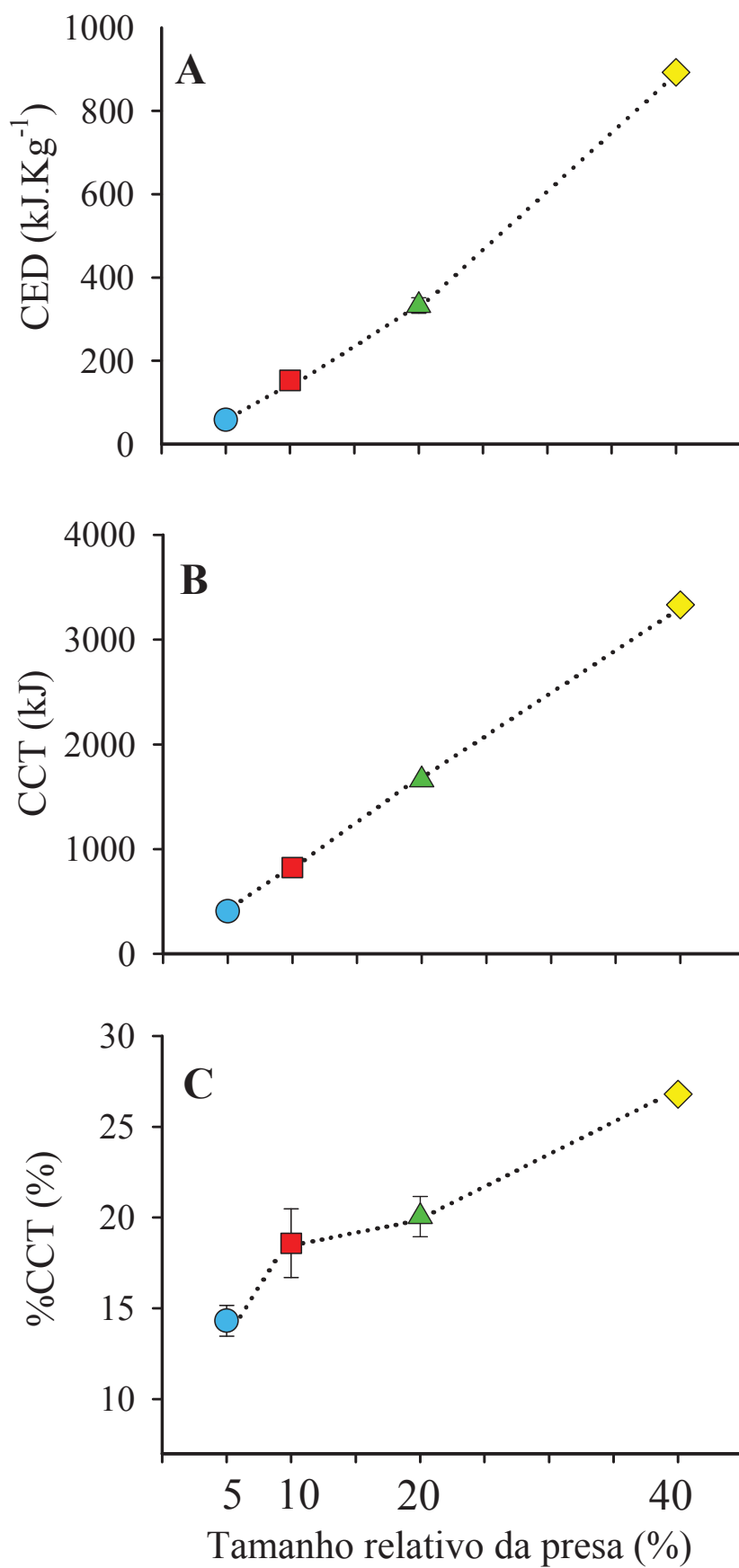


Figura 5. Parâmetros energéticos associados à ADE em função do tamanho do alimento; **A)** Custo energético da digestão; **B)** Conteúdo calórico total do alimento, ajustado para serpente com massa de 1 kg ; e **C)** Porcentagem do conteúdo calórico total do alimento gasto durante a digestão; $n=6$, exceto para G40 ($n=1$).

DISCUSSÃO

Seguindo o padrão geral da resposta metabólica pós-prandial comumente reportada para as serpentes (ver ANDRADE et al., 2005), *Bothrops alternatus* aumentou rapidamente as taxas de consumo de O₂ logo após a ingestão do alimento até atingir valores máximos entre 14 e 38. Em seguida, o $\dot{V}O_2$ diminuiu lentamente durante vários dias até retornar aos níveis metabólicos registrados antes da alimentação.

O tamanho do alimento afetou praticamente todos os parâmetros da ADE de *B. alternatus*. Os valores máximos no consumo de oxigênio pós-prandial aumentaram com o aumento do tamanho da presa, o que resultou em proporcional elevação do incremento metabólico fatorial. Esse incremento fatorial alcançou valores máximos de até seis vezes a taxa metabólica em repouso, o que está de acordo com o esperado para outras espécies de serpentes estudadas sob condições similares (WANG et al., 2001; ANDRADE et al., 2005; McCUE, 2006). Contudo, o incremento fatorial registrado em *B. alternatus* foi bem inferior do que àqueles encontrados por Secor & Diamond (1995, 1997a,b; 2000) em *Python molurus* (=17 vezes acima da TMP) e em *Boa constrictor* (=18,5 vezes acima da TMP) durante a digestão de presas com massa equivalente a 25% da massa corpórea das serpentes. Estes valores são bastante superiores daqueles usualmente reportados para o incremento metabólico pós-prandial em serpentes e parecem ser claramente superestimados, bem como fisiologicamente improváveis (WANG et al., 2001).

Umas das características mais marcantes das serpentes macrostomata é a capacidade de ingestão de presas de grande tamanho relativo (GANS, 1983; GREENE, 1983; POUGH, 1983), as quais podem facilmente ultrapassar 30% da massa corpórea relativa (ver SECOR, 2009). A ingestão de presas de grande tamanho, porém, impõe vários desafios fisiológicos importantes. Por exemplo, a diminuição na razão superfície/volume que ocorre com o aumento do tamanho da presa pode prejudicar a ação de enzimas digestivas (POUGH & GROOVES, 1983) e levar a uma maior duração da ADE (ANDRADE et al., 1997). Talvez ainda de maior importância seja o fato de que, uma vez deglutida, a presa deve ser processada antes que os microrganismos do trato intestinal causem a putrefação do alimento (POUGH et al., 2003). No caso de *B. alternatus* talvez este aspecto tenha sido o mais relevante para explicar a grande dificuldade destas serpentes em completar a digestão de presas de massa

relativa de 40%. Quando comparamos o aumento fatorial da taxa metabólica em função do tamanho da presa (Fig. 4A) nota-se que enquanto no intervalo entre 5 e 20% a taxa metabólica aumenta quase linearmente, entre 20 e 40% este aumento revela-se bastante assintótico. Ou seja, o aumento no pico da taxa metabólica pós-prandial não acompanhou proporcionalmente o aumento do tamanho do alimento no intervalo de 20 a 40%, talvez por aproximar-se da capacidade máxima do sistema cardiorrespiratório das serpentes, especialmente considerando que os experimentos foram realizados a 30°C, temperatura na qual uma limitação do sistema cardiorrespiratório parece ocorrer para serpentes digerindo presas de tamanho relativo de 30% (ver Cap. 1). Assim, nos parece possível que, para as serpentes alimentadas com presas de 40% na temperatura experimental escolhida, o alimento não tenha sido processado com velocidade adequada durante as fases iniciais da digestão levando a deterioração da massa alimentar e a eventual interrupção da digestão. Se de fato a incapacidade de *B. alternatus* em digerir presas de massa relativa de 40% for atribuída a uma limitação na capacidade do sistema cardiorrespiratório em acomodar o aumento metabólico pós-prandial a 30°C, seria revelador que o mesmo experimento fosse repetido em temperaturas mais baixas. Esta questão permanece em aberto para investigações futuras.

O aumento do custo energético da digestão com o aumento do tamanho do alimento foi algo superior ao incremento notado para o conteúdo calórico total do alimento. Como resultado, o custo relativo da digestão tendeu a aumentar com a elevação no tamanho do alimento, embora esta diferença só tenha sido significativa para a comparação entre serpentes alimentadas com presas de massa relativa de 5 e 20%. Desta forma, em termos relativos, a ingestão de presas menores parece ser mais vantajosa para as serpentes, o que a primeira vista encontra-se em desacordo com o cenário evolutivo proposto por Greene (1983) para a evolução dos hábitos alimentares em serpentes. No entanto, em termos absolutos, presas de maior tamanho provêm um retorno energético substancialmente maior do que presas menores, a despeito do maior custo relativo associado à sua digestão. De fato, enquanto a diferença de 5,7% no custo relativo da digestão de presas de 20% em comparação com presas de 5% representa um investimento adicional de apenas 95 kJ.kg⁻¹, o retorno absoluto da ingestão de uma presa de 20% é de 836 kJ.kg⁻¹, superior àquele provido pelo consumo de uma presa de 5% (ver Tab. 2). Ademais, a ingestão de presas de grande tamanho deve redundar em vantagens significativas para serpentes que forrageiam de espreita, cuja oportunidade de alimentar-se ocorre de maneira fortuita.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSEN, J. B. & WANG, T. 2003. Cardio-respiratory consequences of forced activity and digestion in toads. *Physiol Biochem Zool* 76: 459–470.
- ANDRADE, D. V., CRUZ-NETO, A. P. & ABE, A. S. 1997. Meal size and specific dynamic action in the rattlesnake *Crotalus durissus* (Serpentes: Viperidae). *Herpetologica*, v. 53, n 4, p. 485–493.
- ANDRADE, D. V., CRUZ-NETO, A. P., ABE, A. S. & WANG, T. 2005. Specific Dynamic Action in Ectothermic Vertebrates: A Review of Determinants of Postprandial Metabolic Response in Fishes, Amphibians and Reptiles. *Science Publisher*. 12: 306–324.
- BENEDICT, F. G. 1932. The physiology of large reptiles with special reference to the heat production of snakes, tortoises, lizards and alligators. *Carnegie Inst Washington Publ* 425: 1–539.
- BROWN, C. R. & CAMERON, J. N. 1991. The relationship between specific dynamic action (SDA) and protein synthesis rates in the catfish. *Physiol Zool* 64: 298–309.
- CAMPBELL, J. A. & LAMAR, W. W. 1989. The Venomous Reptiles of Latin America. Ithaca. London, 425p.
- CARDOSO, J. L. C., FRANÇA, F. O. S., WEN, F. H., MÁLAQUE, C. M. S. & HADDAD JR, V. 2003. Animais Peçonhentos no Brasil: Biologia, Clínica e Terapêutica dos Acidentes. *Ed. Sarvier*, São Paulo.
- COX, C. L. & SECOR, S. M. 2007. Effects of meal size, clutch, and metabolism on the energy efficiencies of juvenile Burmese pythons, *Python molurus*. *Comp Biochem Physiol* 148A: 861–868.

- GANS, C. 1983. Snake feeding strategies and adaptations: Conclusion and prognosis. *Am Zool* 23: 455–460.
- GESSMAN, J. A. & NAGY, K. A. 1988. Energetic metabolism: errors in exchange conversion factors. *Physiol Zool* 61: 507–513.
- GREENE, H. W. 1983. Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. *Am Zool* 23: 431–441.
- _____. 1992. The ecological and behavioral context for pitvipers' evolution. Pp. 107–117. In: *Biology of the Pitvipers*. Campbell, J. A. & Brodie, E. D. (eds.) Selva, Tyler, Tex.
- _____. 1997. *Snakes: The Evolution of Mystery in Nature*. University of California Press, Berkeley.
- HICKS, J. W., WANG, T. & BENNETT, A. F. 2000. Patterns of cardiovascular and ventilatory response to elevated metabolic states in the lizard *Varanus exanthematicus*. *J Exp Biol* 203: 2437–2445.
- IGLESIAS, S., THOMPSON, M. B. & SEEBACHER, F. 2003. Energetic cost of a meal in a frequent feeding lizard. *Comp. Biochem Physiol A* 135: 377–382.
- JAYNE, B. C., VORIS, H. K. & NG, P. K. L. 2002. Snake circumvents constraints on prey size. *Science* 418: 143.
- JOBLING, M. 1981. The influences feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. *J Fish Biol* 18: 385–400.
- _____. 1983. Towards an explanation of specific dynamic action (SDA). *J Fish Biol* 23: 549–555.

- JOBLING, M. & DAVIES, P. S. 1980. Effects of feeding on metabolic rate, and the specific dynamic action in plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J Fish Biol* 16: 629–638.
- KLEIBER, M. 1961. The fire of life: An introduction into animal energetics. Wiley, New York.
- LUO, Y. & XIE, X. 2008. Effects of temperature on the specific dynamic action of the southern catfish, *Silurus meridionalis*. *Comp Biochem Physiol A* 149: 150–156.
- MARTINS, M., MARQUES, O. A. V. & SAZIMA, I. 2002. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers (genus *Bothrops*). In *Biology of the Vipers*, 307–328. Schuett, G. W., Höggren, M., Douglas, M. E. & Greene, H. W. (Eds.). *Eagle Mountain*: Eagle Mountain Publishing.
- MCCUE, M. D. 2006. Specific dynamic action: a century of investigation. *Comp Biochem Physiol* 144A: 381–394.
- MCCUE, M. D. & LILLYWHITE, H. B. 2002. Oxygen consumption and the energetics of island-dwelling Florida cottonmouth snakes. *Physiol Biochem Zool* 75: 165–178.
- MCCUE, M. D., BENNETT, A. F. & HICKS, J. W. 2002. Effects of meal type on postprandial calorigenesis in *Python molurus*. *Physiologist* 45:345.
- MCCUE, M. D., BENNETT, A. F. & HICKS, J. W. 2005. The effect of meal composition on specific dynamic action in Burmese pythons (*Python molurus*). *Physiol Biochem Zool* 78: 182–192.
- OVERGAARD, J., BUSK, M., HICKS, J. W., JENSEN, F. B. & WANG, T. 1999. Respiratory consequences of feeding in the snake *Python molurus*. *Comp Biochem Physiol* 124: 359–365.
- POUGH, F. H. 1983. Feeding mechanisms, body size, and the ecology and evolution of snakes. Introduction to the symposium. *Am Zool* 23: 339–342.

- POUGH, F. H. & GROVES, J. D. 1983. Specializations of the body form and food habits of snakes. *Am Zool* 23: 443–454.
- POUGH, F. H., ANDREWS, R. M., CADLE J. E., CRUMP, M. L., SAVITSKY, A. H. & WELLS, K. D. 2003. Herpetology. 3 ed. *Prentice-Hall, Inc.*, Upper Saddle River, New Jersey.
- SECOR, S. M. 2001. Regulation of digestive performance: a proposed adaptive response. *Comp Biochem Physiol. A* 128: 565–577.
- SECOR, S. M. 2003. Gastric function and its contribution to the postprandial metabolic response of the Burmese python (*Python molurus*). *J Exp Biol* 205: 1621–1630.
- SECOR, S. M. 2009. Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response. *J Comp Physiol. B Biochem. Syst Environ Physiol* 179(1): 1–56.
- SECOR, S. M. & DIAMOND, J. 1995. Adaptive responses to feeding in Burmese pythons: Pay before pumping. *J Exp Biol* 198: 1313–1325.
- SECOR, S. M. & DIAMOND, J. 1997 A. Determinants of the post feeding metabolic response of the Burmese pythons, *Python molurus*. *Physiol Zool* 70: 202–212.
- SECOR, S. M. & DIAMOND, J. 1997 B. Effects of meal size on postprandial responses in juvenile Burmese pythons (*Python molurus*). *Am J Physiol* 272: (3) R902–R912.
- SECOR, S. M. & DIAMOND, J. 2000. Evolution of regulatory responses to feeding in snakes. *Physiol Biochem Zool* 73: 123–141.
- SECOR, S. M. & FAULKNER, A. C. 2002. Effects of meal size, meal type, body temperature, and body size on the specific dynamic action of the marine toad, *Bufo marinus*. *Physiol Biochem Zool* 75: 557–571.

- SECOR, S. M., HICKS, J. W. & BENNETT, A. F. 2000. Ventilatory and cardiovascular responses of a python (*Python molurus*) to exercise and digestion. *J Exp Biol.* 203:2447–2454.
- STARCK, J. M. & BEESE, K. 2001. Structural flexibility of the intestine of Burmese python in response to feeding. *J Exp Biol* 204: 325–335.
- _____. 2002. Structural flexibility of the small intestine and liver of garter snakes in response to feeding and fasting. *J Exp Biol* 205: 1377–1388.
- 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(4): 579–85.
- TOLEDO, L. F., ABE, A. S. & ANDRADE, D. V. 2003. Temperature and meal mass effects on the post-prandial metabolism and energetics in a Boid Snake. *Physiol Zool* 76(2): 240–246.
- WANG, T., BUSK, M. & OVERGAARD, J. 2001. The respiratory consequences of feeding in amphibians and reptiles. *Comp Biochem Physiol* 128: 535–549.

CONCLUSÕES GERAIS

- *Bothrops alternatus* apresentou uma elevação significativa na taxa metabólica após a alimentação (Ação Dinâmica Específica, ADE);
- O aumento da temperatura corpórea foi acompanhado por uma aceleração do processo digestivo às custas de um maior incremento metabólico;
- A elevação da temperatura acelerou o T_{pico} e a duração do processo digestivo, porém não influenciou o aumento fatorial nem a energética da ADE;
- O regime flutuante de temperatura foi acompanhado de uma diminuição da TMP e do $\dot{V}O_{2\text{pico}}$ e um aumento da duração da digestão quando comparado com a temperatura constante de 25°C. No entanto, o regime térmico não afetou o custo energético da digestão em *B. alternatus*;
- O custo relativo da digestão do alimento foi equivalente a cerca de 18% do conteúdo calórico da presa e não foi afetado pela temperatura;
- O tamanho da presa afetou significativamente todos os parâmetros associados à ADE em *B. alternatus*, em especial o aumento metabólico máximo e a duração da digestão;
- O custo relativo da ADE variou entre 14–26% do conteúdo calórico do alimento e, em alguns casos, foi afetado pelo tamanho da presa;
- Proporcionalmente, o custo energético da digestão de presas menores (5% da MC das serpentes) foi menor do que aquele observado em presas maiores (20% da MC das serpentes).

