

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

FACULDADE DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOCÊNCIAS - ZOOLOGIA

**HISTÓRIA NATURAL DA COMUNIDADE DE SERPENTES DE UMA REGIÃO
DE DUNAS DO LITORAL NORTE DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL.**

Roberto Baptista de Oliveira

Orientador: Dr. Marcos Di Bernardo

TESE DE DOUTORADO

PORTO ALEGRE - RS - BRASIL

2005

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

SUMÁRIO

Agradecimentos	IV
Resumo	VI
Abstract	VII
Apresentação	VIII
Prancha I	IX
Prancha II	X
Prancha III	XI
Artigo 1: "História natural da comunidade de serpentes de uma área de dunas do Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil".....	1
Resumo	2
Abstract	3
Introdução	3
Material e Métodos	4
Resultados e Discussão	10
6. Agradecimentos	40
7. Literatura Citada	41
8. Apêndice I	47
9. Apêndice II	48
Artigo 2: "Atividade sazonal e diária de <i>Lystrophis dorbignyi</i> (Duméril, Bibron e Duméril, 1854) (Serpentes, Colubridae) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil.".....	49
Abstract	49
Introdução	50
Material e Métodos	51
Resultados	54

Discussão	61
Agradecimentos	67
Referências Bibliográficas	68
Artigo 3. "Reprodução de <i>Lystrophis dorbignyi</i> (Duméril, Bibron e Duméril, 1854) (Serpentes, Colubridae) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil."	72
Abstract.....	72
Introdução.....	73
Material e Métodos.....	75
Resultados.....	79
Discussão.....	88
Agradecimentos.....	99
Referências Bibliográficas.....	100
Apêndice	105
Conclusões gerais.....	107

AGRADECIMENTOS

A Marcos Di Bernardo, pela orientação, incentivo e dedicação durante todo o desenvolvimento deste trabalho, e sobretudo pela amizade e como grande inspirador na minha formação herpetológica.

Aos meus pais e irmã que me acompanharam em todos os momentos, tiveram um papel determinante na minha educação e sem dúvida foram muito importantes para a realização deste trabalho. Também pela utilização da casa da praia como base durante grande parte deste estudo.

A Gláucia Pontes, que esteve sempre ao meu lado desde o início deste projeto, pelo companheirismo, amizade e carinho, bem como pelas valorosas discussões, críticas, sugestões, auxílio nas atividades de campo e laboratório, auxílio na maçante formatação de bibliografia, apoio logístico para aquisição de trabalhos e materiais, entre outros.

Ao tio Adão e a avó Geni, que inúmeras vezes nos emprestaram suas casas de praia para a instalação da equipe, e ao tio Álvaro, pelo grande apoio logístico, auxiliando nos problemas com veículos, motores de água, luz, empréstimo de ferramentas, consultoria sobre materiais de construção, entre outros. Também ao tio Carlinhos pela ajuda na melhoria da "sede".

A Ana Paula Maciel pela participação nas atividades de campo e discussões.

A Leandro Gomes, que participou intensamente das atividades de campo, incluindo a penosa tarefa de caminhar nas dunas das 11 às 14 horas em pleno verão, sob um sol de quarenta e vários graus, apenas para "cumprir tabela"; no inverno, sob uma temperatura de mais ou menos seis graus e um tremendo "nordestão", ficou várias horas dentro das poças de água gelada, à noite, me auxiliando na procura por cobras-d'água (que como já sabíamos, não estavam lá!). Também a Leandro Montechiaro, Marcelo Santos e demais pessoas que muito me auxiliaram nas atividades de campo e laboratório. L. Montechiaro contribuiu ainda resolvendo diversos problemas de informática.

Ao grande velho amigo e companheiro José Antônio Bicudo (vulgo Rex) que, embora não tenha participado das atividades de campo, sempre esteve ao nosso lado quando estávamos em Magistério. Agradeço também à Tia Olga e ao seu Edgar (Degas), que sempre permitiram ao "Bicudo" ficar com a gente.

Aos nossos amigos e colaboradores Antônio Reinheimeir e família, Doni e Marlene Chaves, Pedro Rocha, Marcelo, Cristina e Jorge Lima, Elmar Pinto, Jussara e Lúcio, Amílton Santos, Valter Saldanha, Luciano Biolo, Roberto Flores (Beto) e família, por coletarem e doarem serpentes encontradas mortas.

A Márcio Borges Martins, por suas valorosas sugestões, discussões e críticas, e pela grande amizade.

Aos colegas Lipe, Rafael Balestrin e Raul Maneyro, por discussões interessantes.

A Moema Leitão de Araújo (curadora da coleção MCN) pelo empréstimo de material.

A Axel Kwet, Mirco Solé e José Francisco Pezzi da Silva pela identificação de conteúdos estomacais.

Ao professor Jeter Jorge Bertoletti pela utilização da infraestrutura do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS.

Ao Departamento Estadual de Portos Rios e Canais (DEPRC) pelo fornecimento dos dados climáticos, em especial ao funcionário Jorge Xavier, da estação de Imbé.

A CAPES, CNPq e FAPERGS pelas bolsas e auxílios concedidos para a realização deste trabalho.

A todos que contribuíram de forma direta e indireta com este trabalho, mas que não tiveram seus nomes citados.

RESUMO

O presente estudo foi realizado em uma área de dunas com 333 ha, localizada na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil, com o objetivo de analisar a composição, estrutura e história natural da comunidade de serpentes. A metodologia empregada consistiu na marcação e recaptura de exemplares na área de estudo, entre julho de 1998 e junho de 2004, e na dissecação e análise do tubo digestório e aparelho reprodutivo de 320 espécimes depositados em coleções científicas, procedentes da mesma região fisiográfica. Foram capturados 1544 indivíduos de 15 espécies (14 colubrídeos e 1 viperídeo), dentre as quais, as mais freqüentemente encontradas foram *Lystrophis dorbignyi* (n = 537), *Philodryas patagoniensis* (n = 355) e *Liophis poecilogyrus* (n = 297). A maioria das espécies ocorrentes na área é terrestre (n = 11), mas foram registradas também espécies aquáticas ou semi-aquáticas (n = 3) e uma espécie fossória. Indivíduos ativos foram encontrados ao longo do ano inteiro, mas as taxas de captura foram mais elevadas entre outubro e dezembro. Sete espécies são exclusivamente diurnas, duas espécies são exclusivamente noturnas, e seis espécies são diurnas e noturnas. Dados sobre a dieta foram obtidos para 11 espécies, sete das quais predam sobre anfíbios anuros, que corresponde à categoria de presa mais consumida pela comunidade. Onze espécies são ovíparas e quatro espécies são vivíparas. A reprodução é sazonal, ocorrendo nos meses de primavera e verão. Os padrões de atividade sazonal e diário da espécie mais freqüentemente encontrada, *Lystrophis dorbignyi*, foram investigados com base em 777 encontros ocorridos na área de estudo. Indivíduos ativos (n = 727) foram encontrados ao longo do ano inteiro, mas as taxas de captura, para indivíduos de ambos os sexos, foram mais elevadas entre agosto e dezembro. Na primavera foram encontradas mais fêmeas que machos, e no outono mais machos que fêmeas, mas ocorreu variação entre os anos. As taxas mensais de captura não foram correlacionadas com a pluviosidade ou temperatura. Indivíduos ativos foram encontrados exclusivamente no período diurno, mas o padrão de atividade diário variou ao longo do ano. Nos dias ensolarados dos meses mais quentes a atividade foi restrita ao início da manhã e final da tarde, mas nos dias nublados destes meses a atividade ocorreu ao longo do dia inteiro. Nos meses mais frios a atividade ficou restrita ao período mais quente do dia, no final da manhã e início da tarde. A maioria dos encontros ocorreu em locais com temperatura do substrato variando entre 24,0°C e 28,9°C. Informações sobre a maturidade sexual, ciclo reprodutivo, fecundidade e dimorfismo sexual de *Lystrophis dorbignyi* foram obtidas a partir da observação de 537 indivíduos capturados na área de estudo, e da análise das gônadas de 98 espécimes procedentes da região, depositados em coleções científicas. Fêmeas atingem a maturidade sexual com cerca de 260 mm de comprimento-rostro-cloacal (CRC), e machos com cerca de 200 mm de CRC. Machos atingem a maturidade sexual no primeiro ano de vida, mas algumas fêmeas só maturam no segundo ano. Ambos os sexos atingem CRCs similares, mas machos possuem a cauda relativamente maior, e fêmeas maduras o corpo relativamente mais pesado. A reprodução é anual e sazonal. A vitelogênese ocorre entre agosto e janeiro, acasalamentos entre agosto e dezembro, desovas entre novembro e fevereiro e nascimentos entre janeiro e abril. O número de ovos variou de três a 10 por desova, e foi fracamente correlacionado com o CRC das fêmeas. A massa relativa da desova variou de 0,19 a 0,42, mas foi superior a 0,30 na maioria das observações.

ABSTRACT

This study was conducted in an area of 333 ha covered mainly by sand dunes, located in the Coastal Plain of the State of Rio Grande do Sul, Brazil. The aims were to investigate the composition, structure and natural history of the snake community. The methodology consisted in marking-recapture individuals in the study area, from July 1998 to June 2004, and analyzing the stomach contents and gonads of 320 specimens from the same physiographic region, stored in scientific collections. Along the study period, 1544 individuals of 15 species were captured (14 colubrids and 1 viperid). The species more frequently encountered were *Lystrophis dorbignyi* (n = 537), *Philodryas patagoniensis* (n = 355), and *Liophis poecilogyrus* (n = 297). Most of the species are terrestrial (n = 11); three species are aquatic or semi-aquatic, and one is fossorial. Individuals in activity were found over the entire year, but the capture rates were higher from October to December. Seven species are exclusively diurnal, two species are exclusively nocturnal, and six species are diurnal and nocturnal. Data on the diet were obtained for 11 species, of which seven eat anurans, which is the prey category more consumed by the community. Eleven species are oviparous and four species are viviparous. The reproduction is seasonal, occurring from Spring to Summer. The seasonal and daily activity patterns of the most encountered species, *Lystrophis dorbignyi*, were investigated based in 777 findings. Active individuals (n = 727) were found along the entire year, but the capture rates were higher, for males and females, from August to December. In the Spring, the number of active females was bigger than the number of active males, and the contrary was observed during the Fall. In both cases, however, there was variation among the years. The monthly rates of capture were not correlated to the rainfall or temperature. Individuals in activity were found exclusively during the diurnal period, but the daily activity pattern varied along the year. In the sunny days of the hottest months the activity was restricted to early morning and late afternoon, but in the clouded days of these same months, activity was recorded throughout the whole day. In the coldest months the activity was restricted to the hottest periods of the day, in late morning and early afternoon. Most of the findings occurred in places with the ground temperatures varying from 24.0°C to 28.9°C. Information on the sexual maturity, reproductive cycle, fecundity and sexual dimorphism of *Lystrophis dorbignyi* were obtained from 537 individuals captured in the study area, and by the dissection and analysis of the gonads of 98 specimens from the same physiographic region, stored in scientific collections. Females reach the sexual maturity with about 260 mm of snout-vent length (SVL), and males with about 200 mm SVL. Males reach the sexual maturity in the first year of life, but some females mature in the second year. Both sexes reach similar SVL, but males have the tail relatively larger, and mature females have the body relatively heaviest. The reproduction is annual and seasonal, with vitellogenesis occurring from August to January, mating from August to December, oviposition from November to February, and hatching from January to April. The clutch size varied from three to 10 eggs, and was slightly correlated with the maternal SVL. The relative clutch mass varied from 0.19 to 0.42, but in 80% of the observations this ratio was above 0.30.

APRESENTAÇÃO

Neste trabalho são apresentados três artigos com informações sobre a composição, estrutura e história natural da comunidade de serpentes de uma área de dunas costeiras com 333 ha, localizada em Magistério, município Balneário Pinhal, Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil (Prancha I).

No artigo número 1, intitulado "História natural da comunidade de serpentes de uma região de dunas do Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil", são analisadas a composição e a estrutura da comunidade local de serpentes, e apresentadas informações sobre a biologia das 15 espécies registradas (Pranchas II e III). Foram analisados aspectos relacionados à dieta, reprodução e atividade das diferentes espécies, buscando identificar padrões que são gerais para a comunidade, e padrões que são particulares a determinados táxons. A partir das informações obtidas sobre a biologia das espécies, buscou-se também conhecer o modo pelo qual elas utilizam e partilham os recursos disponíveis. Este artigo será submetido para publicação no periódico *Cuadernos de Herpetología*.

No artigo número 2, intitulado "Atividade sazonal e diária de *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron e Duméril, 1854) (Serpentes, Colubridae) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil", são apresentadas, de forma mais detalhada, informações sobre a atividade sazonal e diária do colubrídeo *Lystrophis dorbignyi* (cobra-nariguda) na área de estudo. Foram analisadas as taxas de captura de espécimes em atividade ao longo dos meses do ano e ao longo dos horários do dia, buscando-se caracterizar os padrões de atividade da espécie. Os padrões observados foram comparados com aqueles já descritos para outras espécies, tentando-se identificar possíveis fatores determinantes. Este artigo será submetido ao periódico *Phyllomedusa*.

No artigo número 3, intitulado "Reprodução de *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron e Duméril, 1854) (Serpentes, Colubridae) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil", são apresentados dados sobre o ciclo reprodutivo (período de vitelogênese, acasalamentos, desovas e nascimentos), a fecundidade (número de ovos, massa relativa da desova, frequência reprodutiva), e o dimorfismo sexual da espécie. São apresentadas também informações sobre o tamanho e a idade com que indivíduos de ambos os sexos atingem a maturidade sexual. Este artigo será submetido ao periódico *Phyllomedusa*.

PRANCHA I - Área de estudo



foto: G.M.F. Pontes



foto: G.M.F. Pontes



foto: G.M.F. Pontes



foto: G.M.F. Pontes



foto: M. Di Bernardo



foto: M. Di Bernardo

PRANCHA II - Serpentes registradas na área de estudo



Boiruna maculata (foto M.Di Bernardo)



Bothrops alternatus (foto G.M.F. Pontes)



Echinanthera poecilopogon (foto M. Di Bernardo)



Helicops infrataeniatus (foto M. Di Bernardo)



Helicops sp (foto M. Di Bernardo)



Liophis flavifrenatus (foto M. Di Bernardo)



Liophis jaegeri (foto M. Di Bernardo)



Liophis miliaris (foto M. Di Bernardo)

PRANCHA III - Serpentes registradas na área de estudo



Liophis poecilogyrus (foto M. Di Bernardo)



Lystrophis dorbignyi (foto R.B. Oliveira)



Oxyrhopus rhombifer (foto M. Di Bernardo)



Phalotris lemniscatus (foto M. Di Bernardo)



Philodryas aestiva (foto G.M.F. Pontes)



Philodryas patagoniensis (foto M. Di Bernardo)



Thamnodynastes hypoconia (foto M. Di Bernardo)

- 1) História natural da comunidade de serpentes de uma região de dunas do Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil.

- 2) Roberto Baptista de Oliveira, Marcos Di-Bernardo & Gláucia Maria Funk Pontes

- 3) Laboratório de Herpetologia, Museu de Ciências e Tecnologia & Faculdade de Biociências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga, 6681, 90619-900 Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. rbolivei@puers.br

- 4) OLIVEIRA R.B., *et al.*

- 5) Serpentes do Litoral Norte do RS, Brasil

- 6) Palabras clave: historia natural, serpientes, dunas, Rio Grande do Sul, Brasil
Key words: natural history, snakes, sand dunes, Rio Grande do Sul, Brazil

HISTÓRIA NATURAL DA COMUNIDADE DE SERPENTES DE UMA REGIÃO DE DUNAS DO LITORAL NORTE DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

ROBERTO BAPTISTA DE OLIVEIRA, MARCOS DI-BERNARDO & GLÁUCIA MARIA FUNK PONTES

Resumo. — O presente estudo foi realizado em uma área de dunas com 333 ha, localizada na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil, com o objetivo de conhecer a composição, a estrutura e a história natural da comunidade local de serpentes. A metodologia empregada consistiu na marcação e recaptura de exemplares na área de estudo, entre julho de 1998 e junho de 2004, e na análise do tubo digestório e gônadas de 320 exemplares procedentes da mesma região fisiográfica, depositados em coleções científicas. Foram capturados 1544 indivíduos de 15 espécies (14 colubrídeos e 1 viperídeo). As espécies mais frequentemente capturadas foram *Lystrophis dorbignyi* (n = 537), *Philodryas patagoniensis* (n = 355) e *Liophis poecilogyrus* (n = 297). A maioria das espécies é terrestre (n = 11), três espécies são aquáticas ou semi-aquáticas, e uma espécie é fossória. Indivíduos em atividade foram encontrados ao longo do ano inteiro, mas as taxas de captura foram mais elevadas entre outubro e dezembro. Indivíduos de sete espécies foram encontrados em atividade exclusivamente no período diurno, indivíduos de duas espécies exclusivamente no período noturno, e indivíduos de seis espécies nos períodos diurno e noturno. Dados sobre a dieta foram obtidos para 11 espécies, sete das quais se alimentam de anfíbios anuros, categoria de presa mais consumida pela comunidade. Onze espécies são ovíparas e quatro espécies são vivíparas. A reprodução é sazonal, ocorrendo na primavera e verão.

Abstract. —This study was conducted in an area of 333 ha covered mainly by sand dunes, located in the Coastal Plain of the State of Rio Grande do Sul, Brazil. The aims were to investigate the composition, structure and natural history of the snake community. The methodology consisted in marking-recapture individuals in the study area, from July 1998 to June 2004, and analyzing the stomach contents and gonads of 320 specimens from the same physiographic region, stored in scientific collections. Along the study period, 1544 individuals of 15 species were captured (14 colubrids and 1 viperid). The species more frequently captured were *Lystrophis dorbignyi* (n = 537), *Philodryas patagoniensis* (n = 355), and *Liophis poecilogyrus* (n = 297). Most of the species are terrestrial (n = 11); three species are aquatic or semi-aquatic, and one is fossorial. Individuals in activity were found over the entire year, but the capture rates were higher from October to December. Seven species are exclusively diurnal, two species are exclusively nocturnal, and six species are diurnal and nocturnal. Data on the diet were obtained for 11 species, of which seven eat anurans, which is the prey category more consumed by the community. Eleven species are oviparous and four species are viviparous. The reproduction is seasonal, occurring from Spring to Summer.

INTRODUÇÃO

A diversidade de espécies de um hábitat pequeno e relativamente uniforme reflete uma variedade de processos operando internamente ou influenciando a associação local externamente (Ricklefs y Schluter, 1993). Fatores geográficos e evolutivos têm um forte papel na determinação da composição de espécies, diversidade, ocupação de nicho, e possivelmente outros atributos da organização de uma comunidade (Ricklefs y Schluter, 1993). Dentro de uma comunidade, as espécies apresentam diferenças na utilização dos recursos, as quais

podem ser sutis ou substanciais e ocorrer em uma ou em várias dimensões do nicho, como alimento, período de atividade e microhabitat (Toft, 1985; Pough *et al.*, 2004). Diversos estudos têm sido realizados com comunidades de serpentes neotropicais (e.g. Duellman, 1978; Henderson *et al.*, 1979; Vitt, 1983; Vitt y Vangilder, 1983; Strüssmann y Sazima, 1993; Yanosky *et al.*, 1996; Di-Bernardo, 1998; Marques, 1998; Cechin, 1999; Martins y Oliveira, 1998), objetivando esclarecer os fatores responsáveis pelos padrões ecológicos e de distribuição das espécies, e adicionando importantes peças para o conhecimento da biologia do grupo.

O presente estudo foi desenvolvido com o objetivo de conhecer alguns aspectos da biologia (dieta, período de atividade, uso do habitat e reprodução) das serpentes que convivem e interagem em uma área de dunas costeiras do Litoral Norte do Rio Grande do Sul, região que tem sofrido, nas últimas décadas, uma grande pressão antrópica, principalmente através do processo de urbanização.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo. — A área de estudos está situada na localidade Magistério (30°21'S; 050°17'W), município Balneário Pinhal, na Planície Costeira do Litoral Norte do Estado do Rio Grande do Sul (Figura 1). A área possui 333 ha, dista cerca de 1000 m do oceano Atlântico, e fica entre ele e as lagoas da Cerquinha e Rincão das Éguas. Nas dunas mais elevadas, a altitude atinge apenas poucos metros acima do nível do mar. A fisionomia geral da área corresponde a uma planície de dunas móveis intercaladas por pequenas depressões úmidas, que ficam alagadas nos períodos de pluviosidade elevada. A cobertura vegetal é escassa, não superior a 5%, predominando a erva-capitão (*Hydrocotyle bonariensis*) e diversas gramíneas (*Panicum racemosum*, *P. sabulorum*, *Spartina ciliata*, *Andropogon arenarius*)

(Waechter, 1985). Nas depressões, onde a matéria orgânica se acumula devido a alagamentos, predominam espécies seletivas higrófitas, como juncos (*Juncus* spp.), que formam touceiras esparsas (Leite y Klein, 1990). Próximo às lagoas ocorrem alguns banhados permanentes e áreas com vegetação densa, composta principalmente por juncos e gramíneas.

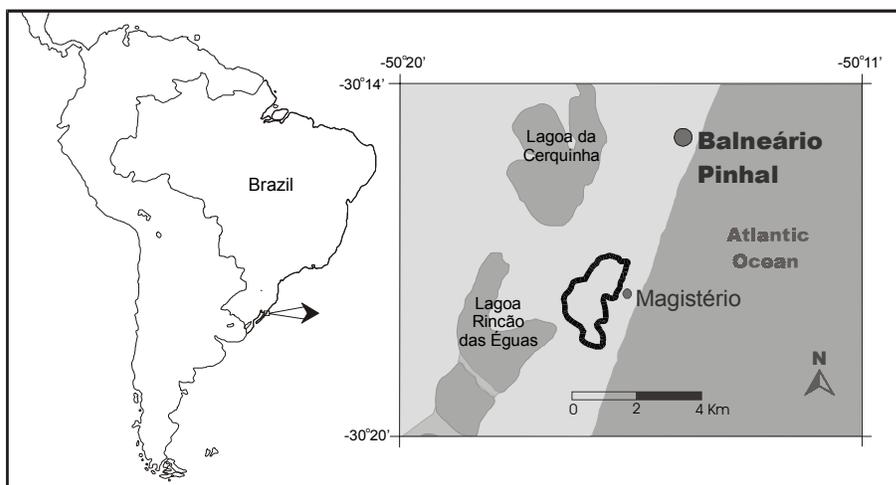


Figura 1- Localização da área de estudo (polígono irregular com borda preta).

O clima é do tipo “Cfa” ou Subtropical Úmido de Köppen (Vieira y Rangel, 1988; Hasenack y Ferraro, 1989). As temperaturas médias mensais variam de 15,4°C em julho a 24,8°C em fevereiro, com média anual igual a 20,0°C (Hasenack y Ferraro, 1989). A precipitação, embora quase uniforme durante o ano, mostra um pequeno aumento no inverno, e varia de 920 a 2042,4 mm anuais, com média de 1322,9 mm (Hasenack y Ferraro, 1989). Durante janeiro de 1998 a dezembro de 2003, os dados meteorológicos foram obtidos junto à Estação Meteorológica do Departamento Estadual de Portos, Rios e Canais (DEPRC), situada no município de Imbé, a cerca de 35 km da área de estudo (Figura 2).

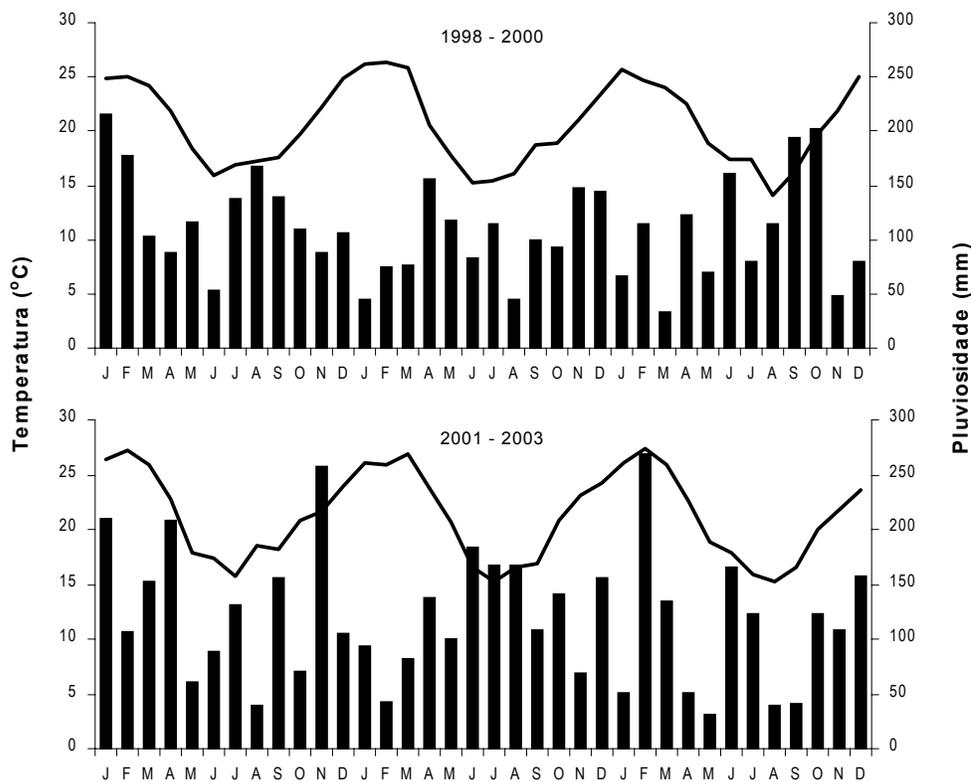


Figura 2. Temperatura mensal média e precipitação mensal registradas de janeiro de 1998 a dezembro de 2003, na Estação Meteorológica do Departamento Estadual de Portos, Rios e Canais, situada no município de Imbé, Rio Grande do Sul, a cerca de 35 km da área de estudo.

Métodos de Campo e Laboratório. — As atividades de campo foram realizadas durante 72 meses, entre julho de 1998 e junho de 2004. A área de estudo foi percorrida aleatoriamente à procura de serpentes ativas (indivíduos em movimento ou expostos para termorregulação) e inativas (indivíduos imóveis, escondidos sob objetos ou no interior de tocas). As serpentes foram capturadas manualmente, sendo registrados horário de coleta, dados ambientais (temperatura do substrato e condições climáticas), e dados sobre atividade. Os locais de captura foram geo-referenciados com GPS Garmin 45 XL e marcados com fitas coloridas, para facilitar sua localização. Os exemplares capturados foram levados a laboratório, onde foi feita a sexagem, a análise quanto à presença de conteúdo estomacal e/ou ovos (palpação), e o

registro das medidas de massa (em g, com dinamômetros marca Pesola), comprimento rostro-cloacal (CRC), e comprimento da cauda. As medidas de comprimento foram aferidas com fita métrica milimetrada e anotadas em mm. Cada serpente foi marcada por tatuagem à quente nas escamas ventrais (Pontes y Di-Bernardo, 1997), e solta no respectivo local de encontro. Fêmeas capturadas grávidas foram mantidas em cativeiro até a desova, e em seguida liberadas nos locais de captura. Os ovos foram incubados artificialmente em vermiculita umedecida, à temperatura média aproximada de 24°C. Após o nascimento, os filhotes foram pesados, medidos e marcados, sendo em seguida soltos no local de captura das respectivas mães. O esforço de captura foi heterogêneo ao longo dos dias, meses e anos de amostragem, de forma que foi calculada uma taxa de captura (nº de serpentes / hora-homem) para ser utilizada nas comparações entre anos ou estações. Embora heterogêneo, o esforço de captura foi realizado em todos os períodos do dia entre 4 h e 23 h (2852 horas-homem no período diurno e 376,4 no período noturno).

Informações adicionais sobre a dieta foram obtidas a partir da dissecação de 320 exemplares procedentes da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, depositados nas coleções do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP), Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN) e Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (DZUFRGS) (Apêndice 1). Os conteúdos estomacais dos exemplares dissecados e parte daqueles regurgitados por indivíduos capturados vivos foram depositados nas coleções DZUFRGS e Coleção de Anexos do Laboratório de Herpetologia do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS (MCPAN) (Apêndice 2). Dados sobre a dieta de *Liophis poecilogyrus* e *Philodryas patagoniensis* foram complementados pelos apresentados em Maciel (2001) e Pontes *et al.* (2004a), respectivamente.

Análises. — Para estimar a riqueza específica da área de estudo foi calculado o estimador não-paramétrico $Chao_1$, e seu respectivo desvio padrão, através do software Estimates, versão 5.0.1 (Colwell, 1997):

$$Chao_1 = S + \frac{F_1^2}{2F_2}; \quad d.p.(Chao_1) = \sqrt{F_2 \left[\frac{G^4}{4} + G^3 + \frac{G^2}{2} \right]}$$

onde S = riqueza registrada, F_1 = número de espécies representadas por um único indivíduo (*singletons*), F_2 = número de espécies representadas por dois indivíduos (*doubletons*) e $G = F_1 / F_2$.

Para avaliar a dominância entre as espécies, foi utilizado o Índice de Uniformidade de Camargo, calculado através do software Ecological Methodology, versão 5.2 (Keney y Krebs, 2000):

$$E' = 1.0 - \left(\sum_{i=1}^s \sum_{j=i+1}^s \left[\frac{|p_i - p_j|}{s} \right] \right)$$

onde E' = Índice de Uniformidade de Camargo, p_i = proporção da espécie i na amostra, p_j = proporção da espécie j na amostra e s = número de espécies na amostra.

Para comparar a composição faunística da área de estudo com a de outras áreas do Rio Grande do Sul, foi utilizado o coeficiente de similaridade de Sorensen, calculado conforme Krebs (1998):

$$S_s = \frac{2a}{2a + b + c},$$

onde S_s = coeficiente de similaridade de Sorensen, a = número de espécies presentes nas duas comunidades, b = número de espécies presentes apenas na comunidade 1 e c = número de espécies presentes apenas na comunidade 2.

A comparação entre as temperaturas registradas nos encontros de indivíduos ativos das diferentes espécies foi feita através da Análise de Variância (One-Way ANOVA), com o software SPSS 10.0 (SPSS Inc., 1999). Antes da aplicação da ANOVA, os dados foram testados quanto à normalidade e homocedasticidade pelos testes Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente. Para duas espécies os dados de temperatura desviaram-se levemente da normalidade, porém, segundo Sokal y Rohlf (1995) e Zar (1999), a ANOVA é robusta mesmo com variáveis com distribuição não normais, especialmente quando as amostras são grandes.

O agrupamento das espécies quanto à utilização das categorias de presas foi feito a partir da Análise de Grupamento Hierarquizada (*Hierarchical Cluster Analysis*), com o software SPSS 10.0 (SPSS Inc., 1999). Para o agrupamento foi calculada uma medida de similaridade (Distância Euclidiana entre as freqüências relativas de indivíduos contendo cada uma das categorias de presa), utilizada então para a construção do dendrograma, através do método de ligações médias (*Average Linkage*).

Como medida de sobreposição na utilização do recurso “alimento” foi utilizado o índice de sobreposição de nicho de Pianka, calculado conforme Krebs (1998):

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}},$$

onde O_{jk} = medida de sobreposição de nicho de Pianka entre espécies j e k , p_{ij} = proporção do recurso i em relação ao total dos recursos utilizados pela espécie j , p_{ik} = proporção do recurso i em relação ao total dos recursos utilizados pela espécie k , e n = número total de recursos. O índice de sobreposição de Pianka foi calculado com o software *Ecological Methodology*, versão 5.2 (Kenney & Krebs 2000). Para o cálculo do índice, todos os recursos foram

considerados como igualmente disponíveis, embora não haja informações sobre a disponibilidade dos mesmos.

RESULTADOS E DISCUSSÕES

Riqueza e Abundância Relativa de Espécies. — O esforço de captura realizado durante o período de estudo foi de 3228,4 horas-homem, e resultou em 1955 encontros de serpentes (1544 capturas e 451 recapturas; Tabela 1), ou seja, uma serpente a cada 1h 30min de procura, aproximadamente. Foram registradas 15 espécies pertencentes a duas famílias (Colubridae e Viperidae) e 10 gêneros (Tabela 1).

Tabela 1. Espécies registradas em Magistério e respectivos número de capturas, número de recapturas (Recap), comprimento rostro-cloacal do maior indivíduo coletado na área (Max), período de atividade (Ativ), substrato utilizado (Subst) e modo reprodutivo (MR). D= diurna; N= noturna ou crepuscular; Te= terrícola; Aq= aquática; Fo= fossória; O= ovípara; V= vivípara. * Informação obtida na literatura. ** Inferência feita a partir de outras espécies do gênero.

Espécies	Capturas	Recap	Max	Ativ	Subst	MR
<i>Lystrophis dorbignyi</i>	537	239	500	D	Te	O
<i>Philodryas patagoniensis</i>	355	106	1150	D	Te	O
<i>Liophis poecilogyrus</i>	297	69	635	D-N	Te	O
<i>Helicops infrataeniatus</i>	112	12	649	D-N	Aq	V
<i>Liophis flavifrenatus</i>	93	17	595	D	Te	O
<i>Liophis miliaris</i>	57	4	910	D-N	Te, Aq	O
<i>Liophis jaegeri</i>	55	3	434	D-N?*	Te	O
<i>Bothrops alternatus</i>	14	1	1020	D-N	Te	V
<i>Boiruna maculata</i>	6	0	1408	N	Te	O
<i>Helicops sp.</i>	5	0	319	D-N?*	Aq	V?*
<i>Phalotris lemniscatus</i>	4	0	430	D-N	Fo	O
<i>Oxyrhopus rhombifer</i>	2	0	580	N	Te	O
<i>Thamnodynastes hypoconia</i>	2	0	375	D-N	Te	V
<i>Echianthera poecilopogon</i>	1	0	256	D	Te	O
<i>Philodryas aestiva</i>	1	0	506	D	Te	O

Doze espécies (80%) foram registradas nas primeiras 319 horas-homem de coleta; outras 2354 horas foram necessárias para se coletar as três espécies restantes (Figura 3). Colubrídeos predominaram tanto no número de espécies ($n = 14$ ou 93 %) como no número de indivíduos capturados ($n = 1530$ ou 99 %). A riqueza específica estimada pelo índice de $Chao_1$ foi igual a $16 \pm 1,87$ espécies, indicando que a comunidade foi inventariada quase em sua totalidade.

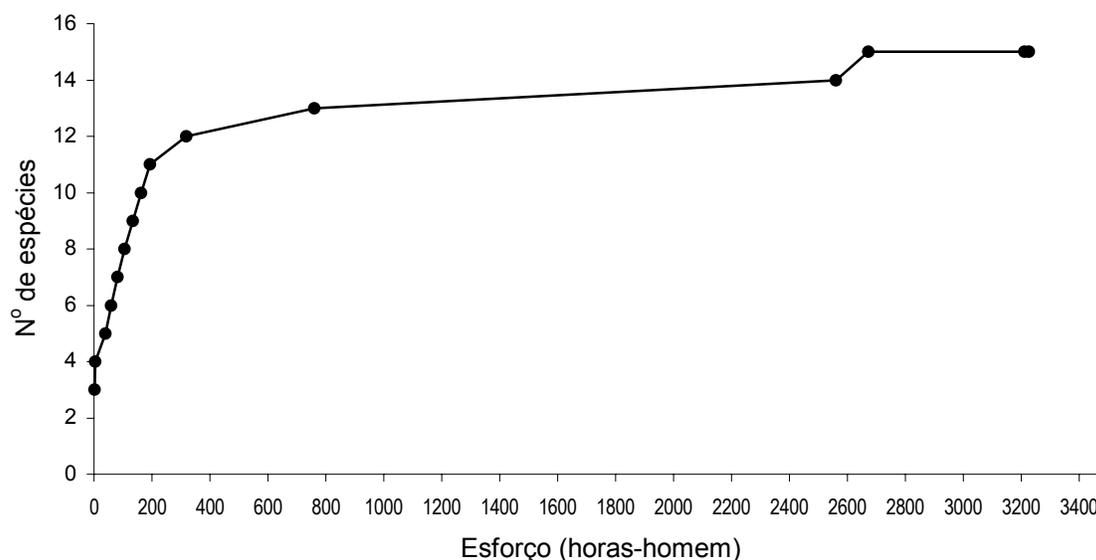


Figura 3. Número cumulativo de espécies por esforço de coleta (horas-homem).

Dentre os colubrídeos, foram registrados representantes de duas subfamílias, Dipsadinae e Xenodontinae (cfme. Zaher, 1999), e de cinco tribos, Alsophiini (*Helicops infrataeniatus* e *Helicops* sp.), Elapomorphini (*Phalotris lemniscatus*), Philodryadini (*Philodryas aestiva* e *P. patagoniensis*), Pseudoboini (*Boiruna maculata* e *Oxyrhopus rhombifer*), e Xenodontini (*Liophis flavifrenatus*, *L. jaegeri*, *L. miliaris*, *L. poecilogyrus* e *Lystrophis dorbignyi*) (cfme. Ferrarezzi, 1994). *Echinanthera poecilopogon* e *Thamnodynastes hypoconia* foram considerados Dipsadinae *incertae sedis* (Zaher, 1999).

Outras cinco espécies foram registradas no entorno, mas não no interior da área de estudo (*Atractus reticulatus*, *Mastigodryas bifossatus*, *Philodryas olfersii*, *Sibynomorphus neuwiedi* e *Waglerophis merremii*). A ocorrência de *A. reticulatus* e *S. neuwiedi* nas dunas não pode ser descartada, porém estas espécies foram encontradas apenas em habitats diferentes dos que ocorrem dentro da área de estudo e suas dietas consistem de presas que aparentemente são pouco freqüentes neste ambiente (minhocas e moluscos, respectivamente; Oliveira, 2001, Balestrin, 2004). *Mastigodryas bifossatus* foi encontrada freqüentemente em áreas muito próximas e fisionomicamente semelhantes. Esta espécie atinge grande porte (cerca de 2 m de comprimento total) e possui atividade diurna, o que a torna bastante conspicua. Desta maneira, a ausência de *M. bifossatus* na área de estudo não parece estar relacionada a falhas amostrais; o motivo de sua ausência, contudo, é desconhecido. Apenas um indivíduo de *P. olfersii* foi registrado, encontrado atropelado em rodovia que corta uma região de dunas na margem leste da área de estudo. Este registro foi surpreendente, considerando-se que *P. olfersii* tem hábito semi-arborícola (Sazima y Haddad, 1992), e que as formações florestais mais próximas, constituídas por monoculturas de *Eucalyptus* sp. e *Pinus* sp., localizam-se a cerca de 10 km de distância. *W. merremii* foi registrada dentro da área de estudo cerca de oito anos antes do início das amostragens (n = 3), porém, durante as atividades de coleta, não foi mais encontrada. No entorno, esta espécie foi registrada em freqüência muito baixa, sendo, possivelmente, muito rara nas dunas.

Apenas uma espécie de viperídeo (*Bothrops alternatus*) foi registrada, e com freqüência relativa muito baixa (0,91% das capturas). A freqüência de viperídeos registrada no presente estudo é a mais baixa já registrada em estudos de comunidades de serpentes do Brasil, cujos valores variaram entre 5%, no Planalto das Araucárias (Di-Bernardo, 1998) e 63% na região de Campinas, em São Paulo (Sazima, 1992). Nos campos associados às lagoas

costeiras, a oeste da área de estudo, *B. alternatus* é aparentemente abundante, visto a grande frequência com que exemplares desta espécie foram capturados por moradores locais. Os indivíduos de *B. alternatus* capturados na área de estudo foram encontrados nas margens ou no interior dos juncais mais densos, assim, sua baixa frequência pode ser aparente, e estar relacionada à dificuldade de encontro no microhabitat ocupado pela espécie. Provavelmente a espécie utilize as áreas de dunas apenas eventualmente.

A riqueza de espécies foi relativamente baixa quando comparada à registrada em outros estudos de comunidades de serpentes, realizados em outras regiões da América do Sul. Na Amazônia Central, Martins y Oliveira (1998) registraram 66 espécies, no Chaco argentino, Yanosky *et al.* (1996) registraram 33 espécies, no Pantanal, Strüssmann y Sazima (1993) registraram 26 espécies, na Caatinga, Vitt y Vangilder (1983) registraram 19 espécies, e na Depressão Central do Rio Grande do Sul, Cechin registrou 25 espécies. A riqueza foi mais aproximada à registrada por Di-Bernardo (1998) no Planalto das Araucárias, no Rio Grande do Sul (17 espécies). Cechin y Martins (2000) salientaram a importância do emprego de vários métodos de captura para se obter um inventariamento mais completo da fauna de serpentes. Particularidades de algumas espécies fazem com que sejam detectadas mais facilmente por determinados métodos (e.g., *Pseudablabes agassizii* na Depressão Central do RS, com exemplares capturados apenas em armadilhas de queda – Cechin, 1999). No presente estudo, o uso exclusivo da procura visual como método de coleta deve ter contribuído pouco para a baixa riqueza de espécies registrada na área, não sendo um fator determinante (veja resultado do estimador de riqueza $Chao_1$, acima). A fauna de serpentes das dunas do Litoral Norte do Rio Grande do Sul é relativamente bem conhecida e representada em coleções científicas, e não difere muito da registrada no presente estudo. Adicionalmente, espécies de pequeno porte e hábitos fossórios, semi-fossórios ou criptozóicos, mais suscetíveis de serem amostradas por

armadilhas de queda (“pitfalls”), foram encontradas na área de estudo e arredores pelo método empregado (e.g. *Phalotris lemniscatus*, *Echivanthera poecilopogon*). Mesmo espécies semifossórias e criptozóicas não registradas na área de estudo, como *Atractus reticulatus* e *Sibynomorphus neuwiedi*, foram encontradas nos arredores, por procura visual (n = 3 e n = 2, respectivamente). Há que se considerar ainda a simplicidade e homogeneidade ambiental da região estudada (veja adiante), que facilitam a visualização de serpentes, e o grande número de horas empregadas nas atividades de coleta, nos três turnos do dia (manhã, tarde e noite).

Padrões de riqueza de espécies de serpentes são complexos e influenciados por latitude, altitude, clima e complexidade de hábitat, e o efeito destas variáveis pode ser indireto, atuando sobre a riqueza e abundância das presas (Dobzhansky, 1950; Arnold, 1972; Scott, 1976; Hugues, 1983; Vitt, 1987; Pough *et al.* 2004). Além de fatores contemporâneos, fatores históricos, relacionados à origem e interações entre organismos no passado, têm também forte influência sobre os padrões de riqueza de espécies observados no presente (Cadle y Greene, 1993; Brooks y McLennan, 2002; Pough *et al.*, 2004). Explicações para a variação geográfica na riqueza de espécies embasadas apenas em um destes fatores têm se mostrado inadequadas (Pough *et al.*, 2004). Atualmente reconhece-se que os padrões observados de riqueza de espécies são determinados por complexas interações entre fatores históricos, climáticos e ecológicos (Rosenzweig, 1995; Brooks y McLennan, 2002; Pough *et al.*, 2004).

A predominância de Xenodontíneos na presente comunidade, todos da linhagem reconhecida por Cadle (1984) como Sul-americana, evidencia a existência de um efeito histórico, e segue a tendência geral observada nas comunidades de serpentes da América do Sul, que apresentam aumento na proporção de representantes deste grupo em um gradiente norte-sul.

A latitude influencia a fauna de modo geral, de forma que regiões situadas em maiores latitudes tendem a possuir menor riqueza de espécies (Dobzhansky, 1950; Arnold, 1972; Rosenzweig, 1995). O Rio Grande do Sul está situado em região de alta latitude e, conforme o esperado, possui uma fauna de serpentes relativamente pobre (73 espécies: Di-Bernardo *et al.* 2004) quando comparada com a de regiões mais setentrionais da América do Sul. No entanto, a diferença latitudinal entre a área do presente estudo e a região da Depressão Central do Rio Grande do Sul, onde Cechin (1999) realizou estudo similar, é pequena, de forma que a latitude tem pouco ou nenhum efeito sobre a diferença na riqueza observada (15 contra 25 espécies, respectivamente). Regiões com maior diversidade estrutural de habitats tendem a possuir maior riqueza de presas potenciais, maior quantidade de abrigos, maior possibilidade de ocupação de espaços verticais, etc. e, conseqüentemente, maior riqueza de espécies (Vitt, 1987; Shine, 1995; Pough *et al.*, 2004). Esta tendência foi demonstrada através da comparação entre faunas existentes em diferentes áreas, situadas em latitudes e altitudes similares, mas com diferentes habitats (e.g. Inger y Coldwell, 1977; Vitt, 1987). Aparentemente a baixa riqueza de espécies observada neste estudo, comparada à encontrada na Depressão Central, está relacionada à complexidade do habitat. O macrohabitat da região das dunas de Magistério é muito homogêneo, embora o microhabitat seja relativamente diversificado. A área estudada por Cechin (1999) é diversificada tanto em nível de macro como de microhabitat, apresentando áreas abertas, áreas florestadas, banhados e áreas de transição. A borda leste do Planalto das Araucárias (17 espécies, Di-Bernardo, 1998) possui maior complexidade de habitats que a do presente estudo, no entanto, encontra-se em área elevada (ca. 960 m s.n.m.) e com temperaturas médias mensais bem inferiores, fatores atuam diminuindo a riqueza.

O coeficiente de similaridade de Sorensen (S_s) demonstrou que a comunidade das dunas de Magistério é mais semelhante à comunidade da Depressão Central ($S_s = 0,55$) que à

do Planalto das Araucárias ($S_s = 0,375$). A Depressão Central é contígua à Planície Costeira, onde está inserido o Litoral Norte do Rio Grande do Sul, e ambos possuem clima e elevação semelhantes, o que reflete na semelhança entre as faunas de serpentes. Ao contrário, embora não tão distante geograficamente, o Planalto das Araucárias está situado em região elevada e com clima mais frio (temperado). A comunidade do Litoral Norte se diferencia da comunidade da Depressão Central principalmente em relação à riqueza, porém compartilha 73% das espécies. Provavelmente esta diferença está relacionada à menor diversidade de habitats. Em relação à comunidade do Planalto das Araucárias, a área de dunas possui riqueza similar, mas diferencia-se principalmente quanto à composição da comunidade, compartilhando apenas 40% das espécies.

Na área de estudo, as três espécies mais frequentemente capturadas foram *Lystrophis dorbignyi* (537 capturas), *Philodryas patagoniensis* (355 capturas) e *Liophis poecilogyrus* (297 capturas) (Tabela 1, Figura 4).

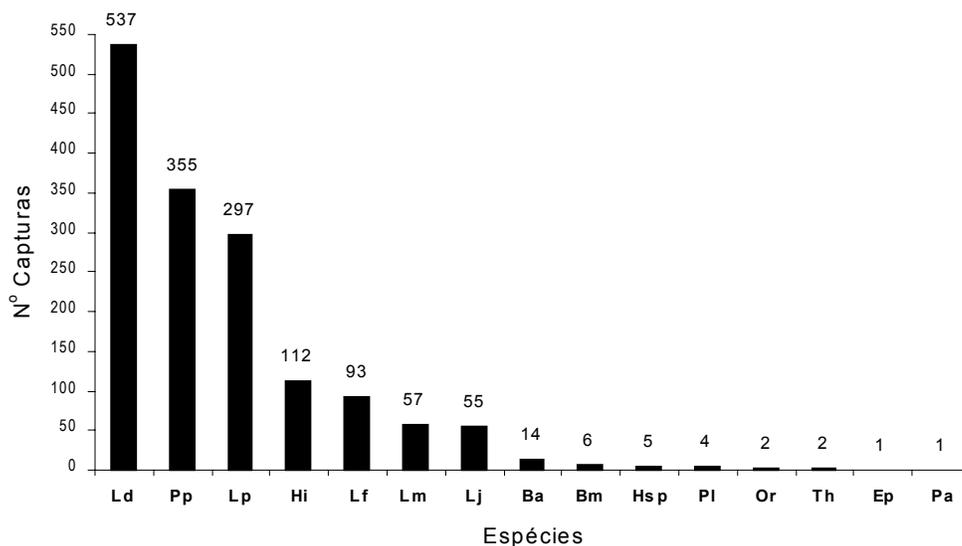


Figura 4. Número de capturas obtido para cada uma das quinze espécies na área de estudo. Ld = *Lystrophis dorbignyi*; Pp = *Philodryas patagoniensis*; Lp = *Liophis poecilogyrus*; Hi = *Helicops infrataeniatus*; Lf = *Liophis flavifrenatus*; Lm = *L. miliaris*; Lj = *L. jaegeri*; Ba = *Bothrops alternatus*; Bm = *Boiruna maculata*; Hsp = *Helicops sp.*; Pl = *Phalotris lemniscatus*; Or = *Oxyrhopus rhombifer*; Th = *Thamnodynastes hypoconia*; Ep = *Echinanthera poecilopogon*; Pa = *Philodryas aestiva*. Os valores sobre as barras indicam o número de capturas.

O Índice de Uniformidade de Camargo (E') calculado para a comunidade foi 0,290. Este índice varia entre 0 e 1, de forma que o valor calculado indica a predominância de poucas espécies dominantes. Para a comunidade do Planalto das Araucárias, o Índice de Uniformidade de Camargo, calculado a partir dos dados apresentados por Di-Bernardo (1998), foi igual a 0,369, indicando que a dominância é menor. Não foi possível calcular esse Índice para a comunidade da Depressão Central (Cechin, 1998), mas algumas inferências podem ser feitas a partir da frequência relativa de capturas das espécies. Nesta comunidade as três espécies dominantes corresponderam a 33% das capturas, enquanto que no Planalto das Araucárias e no presente estudo as três espécies dominantes corresponderam a 70,8% e 77,2% das capturas, respectivamente. Estes valores demonstram que dentre as três comunidades, a dominância é consideravelmente menor na Depressão Central, e maior na comunidade do Litoral Norte do Rio Grande do Sul. Os fatores que determinam a maior dominância na área de dunas são desconhecidos, mas provavelmente relacionados à maior homogeneidade do hábitat. Um hábitat mais homogêneo possui menor variedade de estados dos recursos, favorecendo o estabelecimento das espécies mais adaptadas a estas condições.

As taxas de captura das três espécies dominantes variaram entre os anos, ocorrendo até alteração na ordenação das espécies quanto ao número de capturas no ano de 2003, quando *Philodryas patagoniensis* foi capturada com mais frequência que *Lystrophis dorbignyi* (Figura 5). Em 1998 e 2004 a ordenação das espécies também foi diferente (Figura 5), mas nestes anos a amostragem abrangeu apenas seis meses.

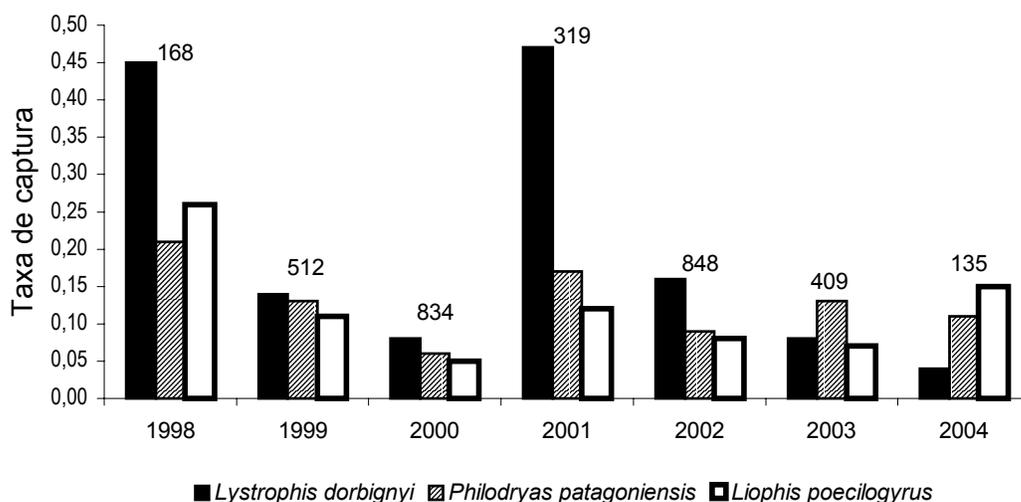


Figura 5. Taxas de captura anuais de *Lystrophis dorbignyi*, *Philodryas patagoniensis* e *Liophis poecilogyrus* na área de estudo. As taxas de captura estão expressas em serpentes / hora-homem. Os valores sobre as barras representam o esforço de coleta (horas-homem).

O número relativo de capturas pode refletir a frequência com que cada espécie ocorre na área de estudo, mas não é uma estimativa acurada da abundância relativa real das mesmas, pois é amplamente influenciado por falhas e limitações metodológicas. Aspectos ecológicos e comportamentais inerentes a cada espécie de serpente influenciam a eficácia de determinados métodos de captura, e podem tornar as frequências relativas de encontro tendenciosas e distantes da abundância real. Na área de estudos, aspectos biológicos particulares de dadas espécies podem ilustrar este problema. *Bothrops alternatus* ocupa mais frequentemente as áreas com vegetação mais densa, onde a detecção visual é difícil. Indivíduos de *P. patagoniensis* são muito ágeis e costumam fugir velozmente quando percebem a presença dos coletores; em diversas oportunidades indivíduos desta espécie fugiram para áreas com vegetação densa, onde não puderam ser capturados. Indivíduos de *Liophis miliaris* são frequentemente encontrados nas margens de banhados com vegetação densa, onde se refugiam

quando ameaçados, impedindo a coleta. Por outro lado, indivíduos de *Lystrophis dorbignyi* ocupam áreas de dunas praticamente desprovidas de vegetação, onde são facilmente avistados; ao invés de fugirem com a aproximação dos coletores, ficam imóveis e exibem um "display" como comportamento defensivo (escondem a cabeça sob o corpo, e levantam e enrodilham a cauda, cuja face ventral, vermelha, fica exposta). Outro exemplo de influência de comportamentos específicos sobre a frequência de captura de diferentes espécies pode ser dado em relação aos locais onde as serpentes se abrigam durante os períodos de inatividade. Indivíduos inativos de *Liophis poecilogyrus* foram frequentemente encontrados sob objetos diversos depositados sobre a areia; por outro lado, indivíduos inativos de *L. dorbignyi* foram raramente encontrados, pois permanecem enterrados.

A heterogeneidade do esforço de captura, tanto em nível de espaço (esforço diferencial em diferentes habitats) como de tempo (esforço diferencial em diferentes períodos do dia ou do ano), também influenciou de forma tendenciosa o número de capturas. Algumas espécies foram mais frequentemente encontradas que outras em determinados períodos do dia ou do ano. A taxa de captura de *Philodryas patagoniensis*, por exemplo, foi mais elevada no outono do que nas outras estações, enquanto que a taxa de captura de *Lystrophis dorbignyi* foi mais elevada na primavera (Figura 6). Se mais esforço fosse despendido no outono, em horários adequados, mais indivíduos de *P. patagoniensis* seriam capturados, em relação a *L. dorbignyi*. De forma análoga, indivíduos de *L. dorbignyi* foram mais frequentemente encontrados no início da manhã do que indivíduos de *P. patagoniensis*. A utilização de esforço equivalente em todos os períodos poderia resultar em estimativas mais realísticas de abundância relativa, mas ainda assim estas estimativas seriam bastante limitadas, devido à influência de inúmeros outros fatores (e.g. distribuição das chuvas, variações da temperatura). Além dos problemas decorrentes da metodologia, oscilações naturais no tamanho das populações podem resultar

em flutuações na abundância relativa das espécies, de forma que qualquer estimativa pode ser válida apenas para determinado momento.

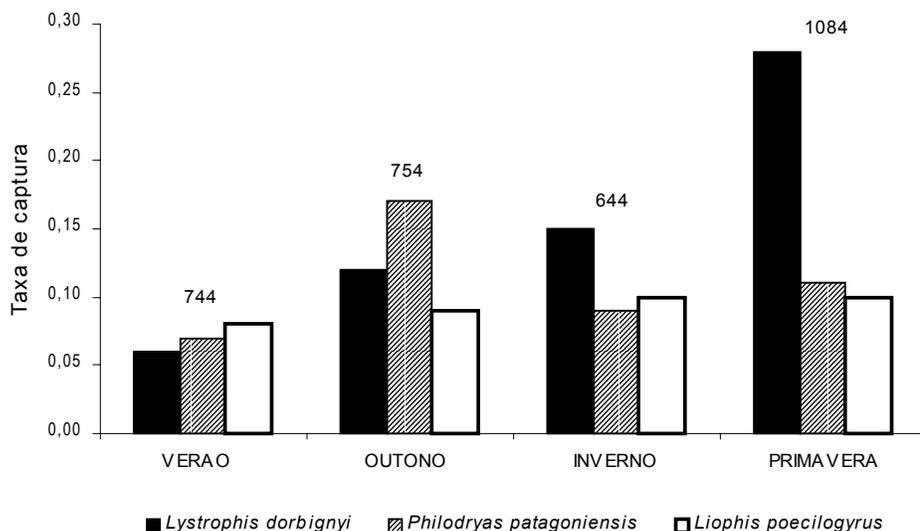


Figura 6. Taxas de captura, por estações do ano, para *Lystrophis dorbignyi*, *Philodryas patagoniensis* e *Liophis poecilogyrus*, registradas na área de estudo entre julho de 1998 e junho de 2004. As taxas de captura estão expressas em serpentes / hora-homem. Os valores sobre as barras representam o esforço de coleta (horas-homem).

Analisando-se a distribuição das taxas de captura anuais das três espécies mais frequentemente capturadas (Figura 5), observa-se a existência de um padrão que aparentemente reflete ciclos populacionais. Entre os anos de 1998 e 2000 ocorreu uma diminuição progressiva nas taxas de captura das três espécies. Em 2001 ocorreu uma elevação abrupta nas taxas, seguida por uma queda em 2002. Em 2003 ocorreu queda para *Liophis poecilogyrus* e *L. dorbignyi*, mas a taxa de captura de *P. patagoniensis* voltou a subir. Contudo, a influência da heterogeneidade do esforço de coleta sobre estes padrões não pode ser descartada. A variação anual nas taxas de captura registrada para cada uma das três

espécies mais freqüentemente capturadas no presente estudo é aqui tentativamente interpretada como decorrente de flutuações populacionais.

Uso do substrato e do hábitat. — Onze espécies (73%) são terrestres, três espécies (20%) são aquáticas ou semi-aquáticas, e uma espécie (7%), *Phalotris lemniscatus*, é considerada fossória (Lema 2002), mas os indivíduos capturados na área foram encontrados deslocando-se na superfície da areia (Tabela 1).

Dentre as espécies para as quais foi obtido um número expressivo de encontros, *Lystrophis dorbignyi* foi a que se mostrou mais restrita em termos de utilização do hábitat, sendo encontrada apenas nas áreas de dunas com vegetação escassa. *Bothrops alternatus* e *Boiruna maculata*, embora tenham sido capturadas em pequena quantidade ($n = 14$ e $n = 6$, respectivamente), foram encontradas sempre na margem ou no interior de juncais densos. As espécies aquáticas *Helicops infrataeniatus* e *Helicops* sp., e a semi-aquática *Liophis miliaris*, foram encontradas principalmente dentro ou nas margens de áreas alagadas, mas foram também capturadas em outros ambientes, em deslocamento ou termorregulação. *Liophis poecilogyrus*, *L. jaegeri* e *L. flavifrenatus* foram encontradas em todos ambientes (dunas com vegetação escassa, juncais e áreas alagadas), sendo as duas primeiras mais freqüentemente encontradas próximo a áreas alagadas e a terceira em dunas com vegetação escassa e juncais. *Philodryas patagoniensis* foi encontrada em todos os ambientes, mais freqüentemente em áreas de dunas com vegetação escassa e juncais, e poucas vezes em áreas alagadas (três entre 461 encontros). *Echianthera poecilopogon*, *Oxyrhopus rhombifer*, *Phalotris lemniscatus*, *Philodryas aestiva* e *Thamnodynastes hypoconia* foram encontradas na margem de juncais, porém o número de capturas de indivíduos destas espécies foi muito pequeno para qualquer inferência sobre o hábitat e o microhábitat que ocupam na área.

Atividade. —Indivíduos ativos foram registrados ao longo de todos os meses dos anos de estudo, mas as taxas de encontro foram maiores nos meses de outubro, novembro e dezembro (Figura 7).

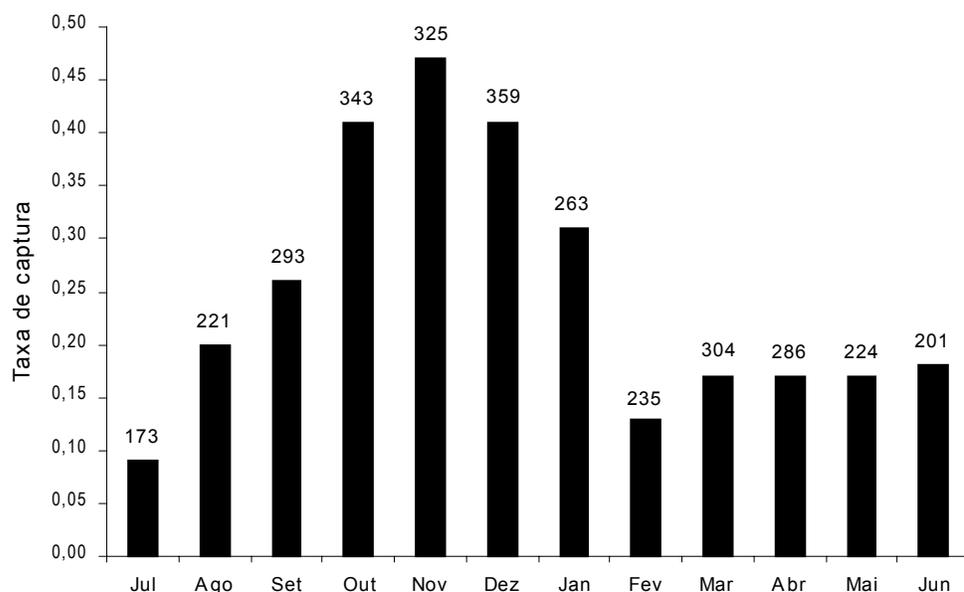


Figura 7. Taxas médias de capturas mensais de serpentes ativas entre julho de 1998 e junho de 2004 na área de estudo. As taxas de captura estão expressas em serpentes / horas-homem. Os valores sobre as barras representam o esforço de coleta (horas-homem).

Indivíduos de sete espécies foram encontrados ativos exclusivamente no período diurno, correspondendo a 47% das espécies ocorrentes na área (Tabela 1). Destas, possivelmente duas espécies apresentam atividade também noturna, *Liophis jaegeri* e *Helicops* sp. Atividade noturna foi registrada para *Liophis jaegeri* no Planalto das Araucárias (Di-Bernardo, 1998), e é conhecida para várias espécies do gênero *Helicops* (e.g. *H. angulatus*

e *H. hagmanni*: Martins y Oliveira, 1998; *H. leopardinus*: Strüssmann y Sazima, 1993, Yanosky *et al.*, 1996; *H. modestus*: Sazima y Strüssmann, 1990). O registro de indivíduos de *L. jaegeri* e de *Helicops* sp. ativos apenas durante o dia deve ser decorrente de sua baixa frequência na área, e do menor esforço de coleta despendido durante o período noturno (376,4 entre 3228,4 horas totais). Seis espécies (40,0%) apresentaram atividade durante os períodos diurno e crepuscular / noturno (Tabela 1). Atividade exclusivamente noturna foi registrada para duas espécies (13,3%), *Boiruna maculata* e *Oxyrhopus rhombifer* (Tabela 1). Variação sazonal nos horários de maior atividade foi registrada na área para as espécies *Liophis poecilogyrus*, *Lystrophis dorbignyi* e *Philodryas patagoniensis* e é condicionada pela temperatura ambiente (Maciel *et al.*, 2003; Oliveira *et al.*, 2004; Pontes *et al.*, 2004b). Nos meses quentes a atividade ocorre principalmente em horários de temperatura mais amena, no início da manhã e final da tarde, e nos meses frios ocorre principalmente em horários mais próximos ao meio-dia, quando a temperatura é mais elevada. Embora esta variação ocorra simultaneamente nessas espécies, os períodos de atividade ao longo do dia não são coincidentes. Esta diferença parece estar relacionada às diferentes temperaturas em que cada espécie se mantém mais ativa.

As temperaturas do substrato registradas nos encontros de indivíduos ativos das quatro espécies terrícolas mais frequentemente encontradas (*Lystrophis dorbignyi*, *Philodryas patagoniensis*, *L. poecilogyrus* e *Liophis flavifrenatus*, n = 499, 291, 161 e 58 indivíduos ativos, respectivamente) foram significativamente diferentes (One-Way ANOVA, $F_{3,1005} = 44,088$, $p < 0,001$). *L. poecilogyrus* e *L. dorbignyi* mantiveram atividade em temperaturas significativamente mais baixas que *L. flavifrenatus* e *P. patagoniensis* (Tabela 2, Figura 8).

Tabela 2. Temperaturas do substrato mínimas e máximas (T min-máx) e temperaturas do substrato médias (T média) registradas nos encontros de indivíduos ativos (N) das quatro espécies terrícolas mais freqüentemente encontradas na área de estudo. Temperaturas médias indicadas pelas mesmas letras (a ou b) não diferem significativamente entre si (teste de Tukey, $\alpha=0,05$).

Espécie	N	T min-máx (°C)	T média (°C)
<i>L. flavifrenatus</i>	58	21,2 - 37,1	28,9 ^a
<i>L. poecilogyrus</i>	161	18,0 - 35,5	25,9 ^b
<i>L. dorbignyi</i>	499	18,3 - 39,5	26,3 ^b
<i>P. patagoniensis</i>	291	20,0 - 39,0	28,5 ^a

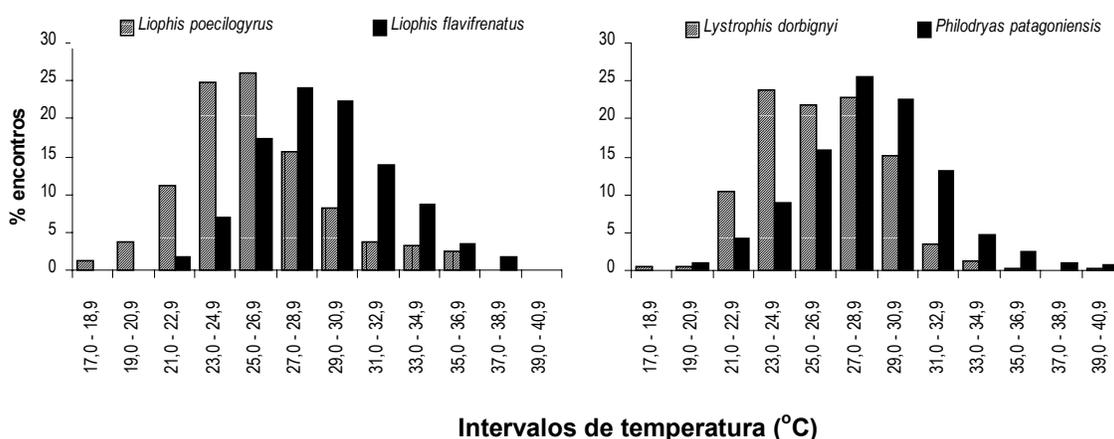


Figura 8. Freqüência dos encontros de indivíduos ativos de *Liophis flavifrenatus*, *L. poecilogyrus*, *Lystrophis dorbignyi* e *Philodryas patagoniensis*, por intervalos de temperatura do substrato.

Muitos aspectos da fisiologia, crescimento e comportamento de serpentes são fortemente influenciados pela temperatura (Peterson *et al.*, 1993). A influência da temperatura sobre a digestão, crescimento, ecdise, locomoção, captura de presas e o comportamento defensivo de serpentes foi demonstrada por vários autores (e.g. Heckrotte, 1967; Greenwald, 1974; Semlitsch, 1979; Stevenson *et al.*, 1985; Goode y Duvall, 1989; Porter, 1989). Desta maneira, as diferenças na proporção de indivíduos ativos de *Liophis flavifrenatus* e *Philodryas patagoniensis* em relação a *Liophis poecilogyrus* e *Lystrophis dorbignyi*, em diferentes temperaturas do substrato, podem estar relacionadas a um grande número de fatores que não

foram analisados no presente estudo, tornando difícil a interpretação dos resultados. Mesmo assim, sugerimos que diferenças no comportamento defensivo das espécies mencionadas podem ter forte relação com as diferenças termais observadas. Observamos que *L. flavifrenatus* e *P. patagoniensis* são as espécies que melhor utilizam a fuga em velocidade como comportamento defensivo. *L. poecilogyrus*, embora também utilize a fuga, possui coloração verde e preta bastante críptica com a vegetação e a sombra que esta projeta na areia, tornando a velocidade um mecanismo de defesa menos importante. *L. dorbignyi* utiliza a camuflagem com o substrato arenoso e um "display" elaborado. Desta maneira, possivelmente a capacidade de *L. flavifrenatus* e *P. patagoniensis* evitar predadores seja potencializada em temperaturas mais elevadas.

Dieta. — Dados sobre dieta foram obtidos para 11 das 15 espécies presentes na comunidade (Tabela 3). No total foram registradas dez categorias de presas (peixes, anfíbios anuros metamorfoseados, desovas de anuros, girinos, lagartos, ovos de lagartos, anfíbênias, serpentes, aves e roedores) (Tabela 3). Anuros metamorfoseados, desovas de anuros e girinos foram considerados categorias distintas de presas porque, embora taxonomicamente próximas (Anura), envolvem métodos de forrageio, percepção, captura e manipulação diferentes. Pelo mesmo motivo, ovos de lagartos e lagartos foram considerados em categorias distintas.

Philodryas patagoniensis foi a espécie mais generalista, utilizando sete das 10 categorias de presas registradas para a comunidade (peixes, anuros, lagartos, anfíbênias, roedores, serpentes, e aves). *Liophis poecilogyrus* utilizou quatro categorias de presas (anuros, girinos, desovas de anuros e peixes), e *Helicops infrataeniatus* utilizou três (anuros, girinos e peixes). Três espécies, *Lystrophis dorbignyi*, *Liophis miliaris* e *Boiruna maculata*, se alimentaram de duas categorias de presas (anuros e ovos de lagartos, anuros e peixes, e

serpentes e aves, respectivamente). Cinco espécies utilizaram uma única categoria, *Liophis jaegeri* e *Liophis flavifrenatus* (anuros), *Bothrops alternatus* (roedores), *Phalotris lemniscatus* (anfísbênias) e *Oxyrhopus rhombifer* (lagartos) (Tabela 3).

Tabela 3. Itens alimentares consumidos por 11 das 15 espécies registradas na área de estudo. Os valores correspondem ao número de serpentes contendo cada item. Ba = *Bothrops alternatus*, Bm = *Boiruna maculata*, Hi = *Helicops infrataeniatus*, Ld = *Lystrophis dorbignyi*, Lf = *Liophis flavifrenatus*, Lj = *L. jaegeri*, Lm = *L. miliaris*, Lp = *Liophis poecilogyrus*, Or = *Oxyrhopus rhombifer*, Pl = *Phalotris lemniscatus*; Pp = *Philodryas patagoniensis*.

Categoria	Presas		Espécies											
	Família	Espécie	Ba	Bm	Hi	Ld	Lf	Lj	Lm	Lp	Or	Pl	Pp	
Anuros	Bufonidae	<i>Bufo arenarum</i>				5		1		6				
		<i>B. gr. granulatus</i>							2					
	Leptodactylidae	<i>Leptodactylus gracilis</i>					1			1			2	
		<i>L. ocellatus</i>							1	5	9		7	
		<i>Leptodactylus</i> sp.								1	1			
		<i>Physalaemus biligonigerus</i>			2	10	1	1		1			5	
		<i>P. gracilis</i>							1	1	1			
		<i>Odontophrynus americanus</i>			1		23		1	1	5			2
	Hylidae	Indeterminada					1		2	1	4			1
		<i>Hyla pulchella</i>								1	2			3
		<i>Scinax squalirostris</i>												1
		<i>Pseudis minutus</i>			1									
	Indeterminada	Indeterminada			1			1	1					3
Indeterminada					1			2		6				
Girinos				3						3				
Desovas de anuro										1				
Peixes	Anablepidae	<i>Jenynsia</i> sp.			2									
	Crenuchidae	<i>Characidium pterostictum</i>							1					
	Poeciliidae	<i>Phallocerus caudimaculatus</i>								1				
	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i>			1					7				
	Indeterminada (peixe com escamas)				2					2			1	
Lagartos	Gekkonidae	<i>Hemidactylus mabouia</i>									1			
	Anguidae	<i>Ophiodes</i> sp.											1	
	Iguanidae	<i>Liolaemus occipitalis</i>											6	
Ovos de Squamata						2								
Anfísbênias											1	1		
Serpentes	Colubridae	<i>Liophis miliaris</i>		1										
		<i>L. poecilogyrus</i>											2	
		<i>Philodryas patagoniensis</i>											1	
		<i>P. aestiva</i>											1	
		<i>Sibynomorphus</i> sp.			1									1
		Indeterminada			1									1
Aves				1								1		
Roedores						10						3		

Anfíbios anuros foi o recurso alimentar mais utilizado, estando presente na dieta de 63% das 11 espécies de serpentes para as quais foram obtidos dados, e em 69% dos indivíduos que continham conteúdo alimentar. A proporção de indivíduos contendo anfíbios anuros variou de 39%, em *Helicops infrataeniatus*, a 100% em *Liophis jaegeri* e *Liophis flavifrenatus*, e foi superior a 50% em seis espécies. *Philodryas aestiva* e *Thamnodynastes hypoconia*, espécies para as quais não foram obtidos dados sobre dieta neste estudo, também se alimentam de anuros (Yanosky *et al.*, 1996; Cechin, 1999; Carreira 2002). A presença de um maior número de espécies anurófagas foi verificada também em diversas comunidades de serpentes da América do Sul (e.g. Yanosky *et al.*, 1996; Di-Bernardo, 1998; Marques, 1998; Cechin, 1999). A predominância de serpentes predando anuros pode ser analisada a partir de duas perspectivas diferentes, mas não necessariamente excludentes. Sob a perspectiva ecológica, a predominância de espécies anurófagas poderia ser decorrente de uma maior disponibilidade de anuros em relação às outras categorias de presas. Embora não haja dados concretos sobre a disponibilidade das diferentes categorias de presas na área de estudo, a grande abundância de anuros é conspícua. Ocorrem na área pelo menos 13 espécies (sete leptodactídeos, quatro hilídeos e dois bufonídeos), das quais sete são abundantes, ocupam variados ambientes e estão em atividade durante longo período do ano (obs. pes.). Adicionalmente, as quatro espécies de serpentes que não se alimentam de anuros apresentaram taxas de captura relativamente baixas. Sob a perspectiva histórica, a predominância de espécies anurófagas poderia ser decorrente da história evolutiva das diferentes linhagens de serpentes presentes na comunidade. A anurofagia está presente de forma ampla em diferentes linhagens de colubrídeos neotropicais, e possivelmente anuros, juntamente com lagartos, constituíram a dieta primitiva deste grupo (Cadle y Greene, 1993). Entre as espécies do Litoral Norte que incluem anfíbios na dieta estão membros de quatro diferentes linhagens de

colubrídeos (xenodontíneos das tribos Alsophiini, Philodryadini e Xenodontini, e dipsadíneos). A tribo Alsophiini está representada na comunidade por duas espécies aquáticas, *Helicops infrataeniatus* e *Helicops* sp.; os dados obtidos indicam que a primeira consome peixes e anuros em proporções similares. Aguiar y Di-Bernardo (2004) analisaram a dieta de *H. infrataeniatus* na Depressão Central do Rio Grande do sul, e encontraram uma proporção de peixes e anuros de 60% e 40%, respectivamente. Philodryadini está representada por duas espécies, *Philodryas aestiva* e *P. patagoniensis*, esta última generalista. A tribo Xenodontini, que inclui o maior número de espécies da área (n =5), é composta por serpentes primariamente anurófagas (Dixon, 1980; Vitt, 1983; Cadle y Greene, 1993). Das duas espécies de Dipsadinae, ao menos uma, *Thamnodynastes hypoconia*, é primariamente anurófaga (Carreira 2002). Desta maneira, sob o ponto de vista histórico, a predominância de espécies anurófagas seria apenas o reflexo de um hábito alimentar primitivo fixado nas diferentes linhagens que compõem a comunidade.

A predominância de espécies anurófagas na comunidade pode ser explicada por fatores ecológicos e históricos, mas a prevalência de uma influência histórica parece evidente no que diz respeito à utilização de outras duas categorias de presas: serpentes e ovos de lagartos. Na área de estudos, o número de espécies de serpentes é similar ao de anuros. Embora certamente menos numerosas em termos de indivíduos, as serpentes constituem um recurso abundante. Não obstante, apenas duas espécies de serpentes utilizam esta categoria de presa, um Pseudoboini, *Boiruna maculata*, e um Philodryadini, *Philodryas patagoniensis*. Possivelmente *Phalotris lemniscatus* também prede serpentes, categoria de presa já registrada para a espécie sob condições de cativeiro (Lema, 1989). Dentre os xenodontíneos sul-americanos, a ofiofagia é usual na tribo Pseudoboini, ocorrendo em vários gêneros (*Boiruna*, *Clelia*, *Pseudoboa*, *Phimophis*: Cadle y Greene, 1993; Carreira 2002; obs. pes.), e possivelmente em

Elapomorphini (conforme observações de Lema, 1989). Ofiofagia ocorre também em pelo menos um Philodryadini (*Philodryas patagoniensis*: Cechin, 1998; Pontes *et al.* 2004a) e apenas no gênero *Erythrolamprus* da tribo Xenodontini. Da mesma maneira, ovos de Squamata são um recurso abundante durante a primavera e verão, período em que ocorre a reprodução de *Liolaemus occipitalis*, uma espécie de lagarto extremamente abundante na área de estudos (Verrastro y Bujes, 1998; Verrastro y Krause, 1994, 1998) porém é utilizado por uma só espécie, *Lystrophis dorbignyi*. Aparentemente o pequeno número de espécies que predam serpentes e ovos de Squamata está relacionado a restrições filogenéticas, e não à disponibilidade de recursos. Uma forte influência histórica no padrão de utilização das categorias de presas da comunidade estudada fica evidente também a partir da análise do agrupamento das espécies, utilizando-se como medida de similaridade a frequência de indivíduos contendo cada categoria de presa (Figura 9).

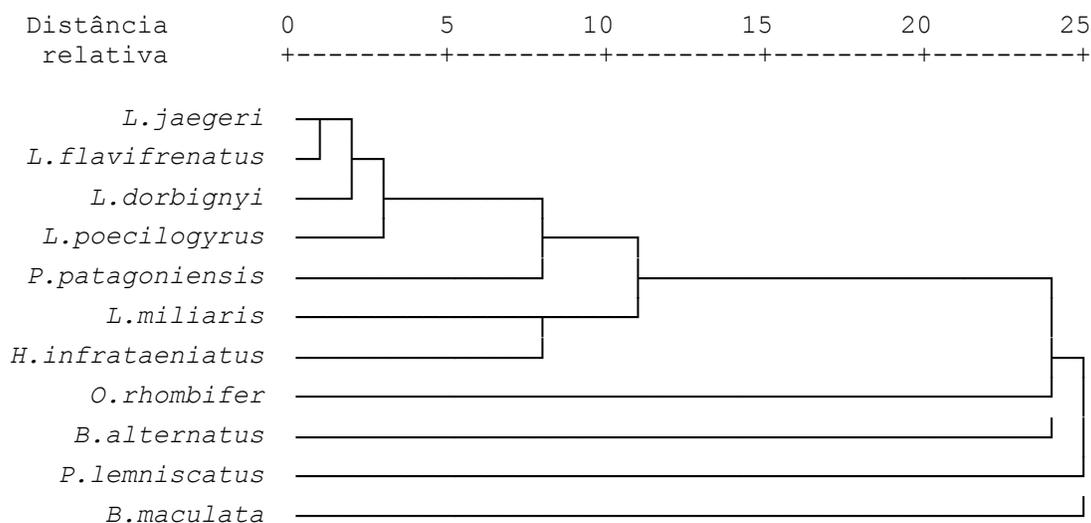


Figura 9. Dendrograma de similaridade com base na utilização de cada categoria de presa pelas espécies de serpentes estudadas. Como medida de similaridade foi utilizada a Distância Euclidiana entre as proporções de indivíduos de cada espécie contendo cada categoria de presa; o agrupamento foi feito através do método de Ligações Médias (Average Linkage).

No dendrograma destaca-se a presença de um grupo bem distinto, composto pelas sete espécies que incluem anfíbios anuros na dieta, e quatro espécies pouco similares entre si e em relação às anurófagas. Entre as anurófagas estão membros de três linhagens (Alsophiini, Philodryadini e Xenodontini), nenhuma das quais com representantes externos ao grupo. Externamente estão os membros das linhagens Elapomorhini, Pseudoboini e Viperidae. Adicionalmente, quatro das cinco espécies da linhagem dos Xenodontini foram as mais similares entre si. O papel dos fatores históricos e ecológicos sobre a composição da comunidade pode ser sumarizado na afirmação de Cadle y Greene (1993): "...recursos *permitem* a presença de tipos particulares de organismos na comunidade, mas as características morfológicas e comportamentais que controlam o uso de um recurso freqüentemente têm profundas raízes filogenéticas que transcendem comunidades atuais". Diferentemente do que ocorre em relação à composição da comunidade, sua estruturação, em termos de abundância e freqüência relativa de ocorrência de espécies, é mais facilmente compreendida quando analisada do ponto de vista contemporâneo ou ecológico. Tendo colonizado dada área, as espécies podem ou não permanecer (e, se permanecerem, em diferentes abundâncias), em decorrência dos recursos disponíveis, quantidade e natureza dos predadores, condições climáticas, entre outras tantas variáveis ecológicas.

Ciclo reprodutivo. — Dados sobre o ciclo reprodutivo foram obtidos para sete das quinze espécies ocorrentes na área de estudo. Cópulas (n = 13) foram observadas em duas espécies (*Lyctrophis dorbignyi* e *Liophis poecilogyrus*) entre agosto e janeiro; fêmeas grávidas (sete espécies, n = 134) entre outubro e março; desovas (seis espécies, n = 59) entre outubro e

fevereiro, e nascimentos (sete espécies, n = 397 filhotes oriundos de 59 desovas ou ninhadas) entre janeiro e abril (Tabela 4). Nos meses de maio, junho e julho não foram observados eventos reprodutivos.

Tabela 4. Distribuição sazonal de cópulas (C), fêmeas grávidas (G), desovas (D) e nascimentos (N) em sete espécies de serpentes na área de estudo. Entre parênteses é apresentado o número de observações. No caso dos nascimentos, o primeiro valor corresponde ao número de desovas ou ninhadas, e o segundo número de ovos ou filhotes. Hi = *Helicops infrataeniatus*, Ld = *Lystrophis dorbignyi*, Lf = *Liophis flavifrenatus*, Lj = *L. jaegeri*, Lm = *L. miliaris*, Lp = *L. poecilogyrus* e Pp = *Philodryas patagoniensis*.

	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr
<i>H. infrataeniatus</i>			G ₍₁₎	G ₍₁₂₎	G ₍₁₎	G ₍₁₎	N _(1, 10)	N _(3,38)	
<i>L. dorbignyi</i>	C ₍₁₎	C ₍₁₎ G ₍₁₎	C ₍₄₎ , G ₍₁₇₎	C ₍₁₎ G ₍₃₃₎ D ₍₁₁₎	C ₍₁₎ G ₍₁₂₎ D ₍₇₎	G ₍₃₎ D ₍₃₎ N _(4,20)	D ₍₂₎ N _(11,55)	N _(4,15)	N _(2,10)
<i>L. flavifrenatus</i>			G ₍₄₎ D ₍₁₎	G ₍₄₎ D ₍₃₎	G ₍₂₎ D ₍₁₎	N _(3,14)	N _(1,5)	N _(1,8)	
<i>L. jaegeri</i>			G ₍₂₎ D ₍₁₎	G ₍₁₎ D ₍₁₎	G ₍₁₎ D ₍₁₎	N _(2,10)		N _(1,7)	
<i>L. miliaris</i>			G ₍₁₎	D ₍₁₎			N _(1,8)		
<i>L. poecilogyrus</i>	C ₍₁₎	C ₍₁₎	C ₍₁₎ G ₍₅₎	C ₍₁₎ G ₍₈₎ D ₍₄₎	G ₍₈₎ D ₍₆₎	C ₍₁₎ G ₍₃₎ D ₍₇₎ N _(2,12)	D ₍₂₎ N _(8,38)	N _(5,27)	N _(1,5)
<i>P. patagoniensis</i>			G ₍₃₎	G ₍₃₎ D ₍₁₎	G ₍₅₎ D ₍₄₎	G ₍₂₎ D ₍₄₎ N _(1,19)	N _(1,13)	N _(7,83)	

Diversos fatores, tais como ambientais (temperatura, pluviosidade e fotoperíodo), disponibilidade de presas, e filogenéticos, têm sido apontados como de possível influência sobre a extensão do período reprodutivo de serpentes (Fitch, 1982; Shine, 1977; Vitt, 1983; Seigel y Ford, 1987; Marques, 1996; Di-Bernardo, 1998). Reprodução contínua foi registrada

em diversos Xenodontini da Caatinga, incluindo algumas espécies de *Liophis* (Vitt, 1983; Vitt y Vangilder, 1983), gênero mais diversificado na área do presente estudo. Pontes y Di-Bernardo (1988) apresentaram informações sobre a ocorrência de desovas em 18 espécies de serpentes pertencentes a diferentes linhagens filogenéticas do sul e sudeste do Brasil, e verificaram sua restrição de setembro a janeiro. A presença de ciclos sazonais coincidentes para espécies pertencentes a diferentes linhagens filogenéticas, que utilizam distintos recursos alimentares e modos de forrageio, e, por outro lado, a presença de ciclos variados (desde contínuos a restritos) em serpentes filogeneticamente próximas de áreas geográficas distintas (por exemplo, *Liophis poecilogyrus* na Caatinga e na área do presente estudo), indicam uma forte influência de fatores ambientais. Como a pluviosidade é distribuída de modo aproximadamente uniforme ao longo do ano no Litoral Norte do RS, provavelmente a temperatura é o principal fator determinante da sazonalidade do ciclo reprodutivo das serpentes. A temperatura foi também sugerida por Di-Bernardo (1998) como principal fator determinante da sazonalidade reprodutiva para as espécies do Planalto das Araucárias do sul do Brasil.

Partilha de recursos. — Os valores de sobreposição de nicho calculados em relação às categorias de presas utilizadas pelas serpentes variaram entre zero (espécies que não predam sobre as mesmas categorias de presas) e um (espécies com sobreposição total, ou seja, predam exclusivamente sobre as mesmas categorias de presas) (Tabela 5).

Tabela 5. Sobreposição na utilização das categorias de presas (Índice de Sobreposição de Nicho de Pianka) entre as espécies da área de estudo. Para o cálculo do Índice foi utilizada a proporção de indivíduos contendo cada categoria de presa. Abreviaturas na primeira linha da tabela correspondem às espécies listadas na primeira coluna.

Espécies	Ba	Bm	Hi	Lf	Lj	Lm	Lp	Ld	Or	PI	Pp
<i>B. alternatus</i>	1,000										
<i>B. maculata</i>	0,000	1,000									
<i>H. infrataeniatus</i>	0,000	0,000	1,000								
<i>L. flavifrenatus</i>	0,000	0,000	0,651	1,000							
<i>L. jaegeri</i>	0,000	0,000	0,651	1,000	1,000						
<i>L. miliaris</i>	0,000	0,000	0,879	0,768	0,768	1,000					
<i>L. poecilogyrus</i>	0,000	0,000	0,699	0,996	0,996	0,783	1,000				
<i>L. dorbignyi</i>	0,000	0,000	0,650	0,999	0,999	0,767	0,995	1,000			
<i>O. rhombifer</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000		
<i>P. lemniscatus</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	
<i>P. patagoniensis</i>	0,117	0,197	0,632	0,933	0,933	0,741	0,930	0,932	0,272	0,039	1,000

Boiruna maculata, *Bothrops alternatus*, *Oxyrhopus rhombifer* e *Phalotris lemniscatus* sobrepõem-se apenas a *Philodryas patagoniensis* quanto às categorias de presa que utilizam, mas a sobreposição é relativamente baixa ($O_{jk} = 0,197, 0,117, 0,272$ e $0,039$, respectivamente) e existem diferenças em relação a outros aspectos da biologia, principalmente o período de atividade. *Boiruna maculata* compartilha com *Philodryas patagoniensis* o recurso serpentes e aves, e possivelmente lagartos e roedores, conforme registros de outros autores (Lema *et al.*, 1983; Vitt y Vangilder, 1983), mas possui porte maior e, ao contrário de *P. patagoniensis*, é exclusivamente noturna. *B. alternatus* compartilha o recurso roedores, mas possui maior porte e forrageia no período noturno. *O. rhombifer* compartilha o recurso lagartos e provavelmente roedores, itens alimentares presentes na dieta da espécie em outras áreas do Rio Grande do Sul (Maschio 2003), mas possui menor porte e atividade exclusivamente noturna. *Phalotris lemniscatus* compartilha o recurso anfibênia, e possivelmente serpentes, mas possui porte bem inferior ao de *P. patagoniensis*, atividade tanto diurna quanto noturna e é fossória. Além de

diferirem em relação ao tamanho e período de atividade, estas quatro espécies aparentemente ocorrem em frequências baixas, o que deve reduzir a competição por alimento.

Entre as espécies anurófagas, *Liophis miliaris* e *Helicops infrataeniatus* foram menos semelhantes que as demais em função de consumirem anuros e peixes em proporções similares (Figura 9). Embora estas duas espécies predem sobre anuros e peixes em proporções semelhantes, elas apresentam um índice de sobreposição de nicho relativamente baixo ($O_{jk} = 0,307$) quando anfíbios são considerados em nível específico e peixes divididos em escamados e *Synbranchus* (Tabela 6). As duas espécies ocupam o mesmo ambiente, utilizam o mesmo substrato e possuem atividade nos períodos diurno e noturno, de forma que a sua coexistência na área é provavelmente favorecida pela utilização de diferentes subcategorias de presas. Os dados obtidos indicam que *Synbranchus marmoratus* possui maior importância na dieta de *L. miliaris* do que peixes escamados, ocorrendo o contrário em *H. infrataeniatus*. Em relação a anuros, *Leptodactylus ocellatus*, espécie mais frequentemente registrada nos conteúdos alimentares de *L. miliaris*, não foi consumida por *H. infrataeniatus* (Tabela 3). Girinos não foram encontrados como presas de *L. miliaris* no presente estudo, mas foram registrados para a espécie em outras áreas (Sazima y Haddad, 1992; Marques, 1998).

Tabela 6. Sobreposição na utilização do recurso alimento (Índice de Sobreposição de Nicho de Pianka) entre as espécies da área de estudo, considerando-se anfíbios em nível específico e peixes divididos em escamados e *Synbranchus*. Para o cálculo do Índice foi utilizada a proporção de indivíduos contendo cada item. Abreviaturas na primeira linha da tabela correspondem às espécies listadas na primeira coluna.

Espécies	Hi	Lf	Lj	Lm	Lp	Ld	Pp
<i>H. infrataeniatus</i>	1,000						
<i>L. flavifrenatus</i>	0,250	1,000					
<i>L. jaegeri</i>	0,237	0,316	1,000				
<i>L. miliaris</i>	0,307	0,000	0,340	1,000			
<i>L. poecilogyrus</i>	0,201	0,115	0,798	0,484	1,000		
<i>L. dorbignyi</i>	0,296	0,276	0,662	0,097	0,490	1,000	
<i>P. patagoniensis</i>	0,212	0,371	0,469	0,341	0,529	0,281	1,000

As espécies que apresentaram maior similaridade (Figura 9) foram *Liophis jaegeri* e *Liophis flavifrenatus*, para as quais a categoria de presa “anuros” foi a única registrada. O número de dados sobre a dieta destas espécies foi muito pequeno, principalmente para *L. flavifrenatus*, de forma que poucas considerações podem ser feitas. Na literatura também constam poucos registros sobre a dieta destas espécies. Para *L. flavifrenatus*, Lema *et al.* (1983) citaram um indivíduo que regurgitou dois *Hemidactylus mabouia* e mencionaram um ataque sem sucesso a *Passer domesticus*. Vários autores mencionaram que a espécie se alimenta também de aves e roedores, mas não citaram a fonte das observações (e.g. Amaral, 1978; Cei, 1993; Achaval y Olmos, 2003). Para *L. jaegeri*, Solé y Kwet (2003) citaram a ingestão de desovas de anuros e girinos. J.G. Frota (com. pes.) encontrou anuros como presas primárias, e peixes como presas ocasionais. Outros autores afirmaram que a espécie se alimenta também de insetos e lagartos, mas não explicitaram a origem das informações (e.g. Amaral, 1978; Achaval y Olmos, 2003). Considerando-se apenas as informações embasadas em observações sob condições naturais e com fonte informada, *L. flavifrenatus* se alimenta de anuros, lagartos e possivelmente aves, e *L. jaegeri* se alimenta de anuros (incluindo ovos e girinos) e, ocasionalmente, peixes. As duas espécies apresentam porte similar (*L. flavifrenatus* atinge um comprimento maior, mas possui o corpo um pouco mais delgado), de forma que podem utilizar presas de aproximadamente mesmo tamanho. Na área de estudo as duas espécies ocorrem em microhabitats distintos, mas não de forma exclusiva. *L. jaegeri* é encontrada mais frequentemente próximo às áreas alagadas, enquanto *L. flavifrenatus* é encontrada principalmente nas áreas de dunas com vegetação escassa e juncais. Dentre as presas registradas no presente estudo para *L. jaegeri*, foram encontrados apenas juvenis recém metamorfoseados de quatro espécies de anuros, enquanto para *L. flavifrenatus* foram

encontrados dois adultos de *Leptodactylus gracilis* e *Physalaemus biligonigerus*. Aparentemente estas duas espécies forrageiam em microhábitats distintos e predam sobre presas de diferentes classes de tamanho. Provavelmente *L. jaegeri* forrageia na margem dos banhados, predando principalmente sobre anuros recém metamorfoseados, enquanto *L. flavifrenatus* forrageia nas áreas mais secas, predando primariamente anuros adultos.

O maior valor de sobreposição de nicho ($O_{jk} = 0,798$), considerando-se anuros em nível específico, resultou da comparação entre as congêneres *Liophis jaegeri* e *Liophis poecilogyrus* (Tabela 6). Embora esta seja uma estimativa pouco robusta, dada a pequena quantidade de informações obtidas para *L. jaegeri*, aparentemente estas são realmente as espécies mais semelhantes quanto ao nicho que ocupam. *L. poecilogyrus*, embora seja freqüentemente encontrada em áreas de dunas, é mais abundante nas áreas úmidas (Maciel, 2001), assim como *L. jaegeri*. *L. poecilogyrus* apresenta atividade principalmente diurna, mas indivíduos ativos foram encontrados no período crepuscular, e atividade noturna foi registrada para a espécie em outras regiões (Strüssmann y Sazima, 1993; Yanosky *et al.*, 1996; Leynaud y Bucher, 1999). Indivíduos ativos de *L. jaegeri* foram encontrados exclusivamente durante o dia, mas atividade noturna também foi registrada para a espécie (Di-Bernardo, 1998). Todas as categorias de presas registradas para *L. jaegeri* neste estudo e na literatura (dados oriundos de observações na natureza), foram consumidas por *L. poecilogyrus* na área de estudo. Aparentemente as diferenças mais marcantes entre as duas espécies são o menor porte atingido por *L. jaegeri*, que permite a ingestão de presas relativamente menores do que as ingeridas por *L. poecilogyrus*, e a freqüência com que são encontradas na área. Nas comunidades estudadas no Chaco argentino (Yanosky *et al.*, 1996) e na Depressão Central do RS (Cechin, 1999), nas quais *L. poecilogyrus* e *L. jaegeri* coexistem, a primeira foi sempre mais abundante. No entanto, no Planalto das Araucárias (Di-Bernardo, 1998), onde apenas *L.*

jaegeri foi registrada, esta espécie foi a segunda mais abundante entre as 17 espécies da comunidade. É possível que a competição por recurso alimentar com *L. poecilogyrus* seja um fator importante, limitando a frequência de *L. jaegeri* nas comunidades onde coexistem.

Dentre as três espécies mais frequentemente encontradas na área (*Lystrophis dorbignyi*, *Philodryas patagoniensis* e *Liophis poecilogyrus*, respectivamente), maior valor de sobreposição de nicho foi verificado entre *L. poecilogyrus* e *P. patagoniensis* ($O_{jk} = 0,529$; Tabela 6). A partir dos dados obtidos, *Leptodactylus ocellatus* foi a espécie de anuro mais consumida por ambas as espécies, mas as presas diferiram em tamanho. O menor porte atingido por *L. poecilogyrus* permite que indivíduos desta espécie ingiram apenas espécimes pequenos de *L. ocellatus*. Indivíduos de *P. patagoniensis* atingem porte relativamente grande e podem ingerir tanto *L. ocellatus* pequenos como grandes. No entanto, parece haver uma tendência de indivíduos juvenis de *P. patagoniensis* predarem pouco sobre *L. ocellatus*, e de indivíduos adultos consumirem principalmente exemplares grandes desta espécie. Dentre os sete indivíduos de *P. patagoniensis* que se alimentaram de *L. ocellatus*, apenas um possuía CRC inferior a 500 mm (382 mm) e havia ingerido uma presa de tamanho mediano (35,5 mm de CRC), sendo todas as demais presas grandes (acima de 50,0 mm de CRC). Entretanto, dentre os cinco indivíduos de *P. patagoniensis* que se alimentaram do lagarto *Liolaemus occipitalis*, apenas um possuía CRC superior a 320mm (730mm). *Liolaemus occipitalis* ocupa exclusivamente áreas de dunas, enquanto *Leptodactylus ocellatus* ocorre associada às áreas alagadas. Assim, a aparente variação ontogenética na dieta de *P. patagoniensis* pode refletir apenas uma mudança na utilização do hábitat pela espécie ao longo da vida, com filhotes ocupando principalmente áreas de duna, e adultos áreas com vegetação densa (juncais). Neste caso a utilização de diferentes classes de tamanho de *L. ocellatus* por *L. poecilogyrus* e *P. patagoniensis* pode não ser resultado da competição interespecífica, mas sim intraespecífica

nesta última espécie. A dieta mais generalista de *P. patagoniensis* (que utiliza sete categorias de presas) em relação a *L. poecilogyrus* (que utiliza quatro categorias de presas, duas das quais não consumidas por *P. patagoniensis*: desovas de anuros e girinos) também contribui para evitar ou diminuir a competição interespecífica por alimento. Semelhante explicação foi sugerida por Di-Bernardo (1998) para o par de espécies *P. patagoniensis* e *Bothrops alternatus* no Planalto das Araucárias do RS. Lá, a categoria de presa “mamíferos” era utilizada apenas por essas duas espécies, mas de forma exclusiva por *B. alternatus*, e ocasional por *P. patagoniensis*, que se utilizava também de outras oito categorias.

Entre *Lystrophis dorbignyi* e *Liophis poecilogyrus* o valor de sobreposição de nicho calculado foi igual a 0,490 (Tabela 6). *L. dorbignyi* apresenta uma dieta bastante restrita na área de estudo, composta por apenas três espécies de anuros (*Odontophrynus americanus*, *Physalaemus biligonigerus* e *Bufo arenarum*) e ovos de Squamata (Oliveira *et al.*, 2001; Oliveira y Di-Bernardo, 2001). A restrição de sua dieta parece estar ligada principalmente ao hábitat que ocupa. *Lystrophis dorbignyi* vive exclusivamente nas áreas de dunas com vegetação escassa e pouca umidade, possui atividade apenas no período diurno e se alimenta de presas que estão inativas, enterradas na areia (Oliveira *et al.*, 2001). *L. poecilogyrus* também utiliza as áreas de dunas com vegetação escassa, porém forrageia na superfície de áreas mais úmidas (Maciel, 2001).

A sobreposição de nicho entre *Lystrophis dorbignyi* e *Philodryas patagoniensis* foi relativamente baixa ($O_{jk} = 0,281$; Tabela 6), indicando que a competição é pequena. As únicas presas compartilhadas são *Odontophrynus americanus*, *Physalaemus biligonigerus*, e ocasionalmente *Liolaemus occipitalis* (Lema *et al.*, 1983 registraram um indivíduo de *L. dorbignyi* predando um *Liolaemus occipitalis*). Adicionalmente, a importância destas presas é diferente para cada espécie.

As diferenças no modo como as espécies utilizam os recursos podem ter sua origem dentro da própria comunidade, como resposta à coexistência (competição), ou refletir uma divergência histórica (Vitt *et al.*, 1999; Brooks y McLennan, 2002). Interações locais recentes são provavelmente mais fortes em grupos proximamente relacionados, e mais frágeis entre grupos distantemente relacionados (Vitt *et al.*, 1999). As medidas de similaridade quanto à utilização das categorias de presas entre as serpentes estudadas no Litoral Norte do RS aparentemente corroboram a existência de um efeito de interações ocorridas no passado, entre as espécies de diferentes linhagens. Com a exceção de *Liophis miliaris*, todos os Xenodontini foram mais similares entre si do que a espécies de outras tribos, indicando que a importância de cada categoria de presa para cada uma das espécies depende da linhagem a qual pertence. Processos locais atuais, no entanto, poderiam estar determinando as diferenças que permitem a coexistência, por exemplo, de cinco espécies de Xenodontini, quatro das quais do mesmo gênero. Entretanto, a história geológica da região indica que as características que permitem a coexistência desses Xenodontini não são recentes. A última grande transgressão oceânica, iniciada no final do Pleistoceno, avançou rapidamente pela Planície Costeira do RS, e atingiu seu máximo há cerca de cinco mil anos, quando o mar alcançou, na área, em torno de quatro a cinco metros acima do nível atual (Villwock y Tomazelli, 1989, 1998). À transgressão seguiu-se uma fase regressiva durante o Holoceno (Tomazelli y Villwock, 2000; Tomazelli *et al.*, 2000). A área de estudo está situada no sistema deposicional que se desenvolveu durante o Holoceno, sendo assim uma formação relativamente recente, com menos de cinco mil anos, mas as cinco espécies de Xenodontini que ocorrem na área coexistem em outras regiões mais antigas do Rio Grande do Sul. Informações sobre a evolução das características envolvidas nas interações entre as espécies, obtidas a partir da filogenia das mesmas, podem esclarecer muito sobre a origem dessas interações (Brooks y McLennan, 2002). Infelizmente a filogenia

dos Xenodontini ainda não está bem resolvida, principalmente entre as espécies do gênero *Liophis* (Moura-Leite, 2002). Outros estudos sobre comunidades de regiões geologicamente mais antigas da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, onde estas mesmas espécies ocorrem, e um melhor conhecimento de sua filogenia, poderiam ajudar a responder questões sobre a origem das características que permitem a coexistência destas espécies na área de estudo.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Axel Kwet, Mirco Solé e José Francisco Pezzi da Silva pelo auxílio na identificação dos itens alimentares. A Moema Leitão de Araújo (curadora da coleção de répteis do MCN RS) pelo empréstimo de material. Ao DEPRC (Departamento de Portos Rios e Canais) pelo fornecimento dos dados ambientais. A Márcio Borges Martins e Raul Maneyro por críticas e sugestões. A Ana Paula Maciel e estagiários e bolsistas de Iniciação Científica do Laboratório de Herpetologia do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS pelo auxílio nas atividades de campo. À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de doutorado a RBO durante parte do período de estudo (Processo 42005019002P7). Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsas de doutorado a RBO (parte do período), e Bolsa de Produtividade em Pesquisa a MD (Processos 140451/2003-0 e 300.164/00-9, respectivamente) Ao CNPq (Processo 478190/2003-4) e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul - FAPERGS (Processo 01/1716.4) pelo financiamento da pesquisa. Ao IBAMA pela concessão das licenças para coleta de exemplares na área de estudo (Processo IBAMA 02001.006311/01-34).

LITERATURA CITADA

- ACHAVAL, F. & A. OLMOS. 2003. Anfíbios y Reptiles del Uruguay. 2ª edición. GRAPHIS. Montevideo. 136 pp.
- AGUIAR, L. F. S. & M. DI BERNARDO. 2004. Diet and feeding behavior of *Helicops infrataeniatus* (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae) in southern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment 39 (1): 7-14.
- AMARAL, A. 1978. Serpentes do Brasil – Iconografia Colorida. 2ª ed. Ed. Melhoramentos / Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo. 248 pp.
- ARNOLD, S. J. 1972. Species densities of predator and their prey. American Naturalist 106: 220-236.
- BALESTRIN, R. L. 2004. Ecologia alimentar e biologia reprodutiva da cobra-da-terra, *Atractus reticulatus* Boulenger, 1885 (Serpentes, Colubridae) no sul do Brasil. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 31 pp.
- BROOKS, D. R. & D. A. MCLENNAN. 2002. The Nature of Diversity: an evolutionary voyage of discovery. The University of Chicago Press. Chicago. 668 pp.
- CADLE, J. E. 1984. Molecular systematics of Neotropical xenodontine snakes I. South American xenodontines. Herpetológica 40 (1): 8-20.
- CADLE, J. E. & H. W. GREENE. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages: 281- 293. En: R. E. RICKLEFS & D. SCHLUTER (eds.). Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. The University of Chicago Press. Chicago, U.S.A.
- CARREIRA VIDAL, S. 2002. Alimentación de los ofidios de Uruguay. Monografía de Herpetología, volume 6. Asociación Herpetológica Española. Alberto Montouri Faura e Gustavo A. Llorente Cabrera (eds.). Barcelona. 127 pp.
- CECHIN, S. Z. 1999. História natural de uma comunidade de serpentes na região da Depressão Central (Santa Maria), Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 66 pp.
- CECHIN, S. Z. & M. MARTINS. 2000. Eficiência de armadilhas de queda "pitfall traps" em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 17 (3): 729-740.
- CEI, J. M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino, Monogr. 14: 1-949.

- COLWELL, R. K. 1997. Estimates 5.01: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Connecticut. USA. WEB: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- DI-BERNARDO, M. 1998. História natural de uma comunidade de serpentes da borda oriental do planalto das araucárias, Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista. São Paulo. 123 pp.
- DI-BERNARDO, M., M. BORGES-MARTINS & R. B. OLIVEIRA. 2004. Proposed deletion of eight species of snakes from the Brazilian state of Rio Grande do Sul herpetofauna. Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS (série Zoologia) 17 (1): 45-50.
- DIXON, J. R. 1980. The neotropical colubrid snake genus *Liophis*. The generic concept. Contributions in Biology and Geology 31: 1-40.
- DOBZHANSKY, T. 1950. Evolution in the tropics. American Scientist 38 (2): 209-221.
- DUELLMAN, W. E. 1978. The biology of the Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. University Kansas Museum Natural History Miscellaneous Publications (65): 1-352.
- FERRAREZZI, H. 1994. Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata). II. Família Colubridae: 81-91. En: *Herpetologia no Brasil*, 1. L.B. Nascimento, A.T. Bernardes & G.A. Cotta (eds.). PUC-MG / Fundação Biodiversitas / Fundação Ezequiel Dias. Belo Horizonte.
- FITCH, H. S. 1982. Reproductive cycles in Tropical reptiles. Occasional Papers of The Museum of Natural History of The University of Kansas (96): 1-53.
- GOODE, M. J. & D. DUVALL. 1989. Body temperature and defensive behaviour of free-ranging prairie rattlesnake (*Crotalus viridis viridis*). Animal Behaviour 38: 360362.
- GREENWALD, O. E. 1974. The thermal dependence of striking and prey capture by gopher snakes. Copeia 1974: 141-148.
- HASENACK, H. & L. W. FERRARO. 1989. Considerações sobre o clima da região de Tramandaí, RS. Pesquisas (22): 53-70.
- HECKROTTE, C. 1967. Relations of body temperature, size, and crawling speed of the common garter snake, *Thamnophis s. sirtalis*. Copeia 1967: 520-526.
- HENDERSON, R. W.; J. R. DIXON & P. SOINI. 1979. Resource partitioning in Amazonian snake communities. Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology (22): 1-11
- HUGUES, B. 1983. African snake faunas. Bonner Zoologische Beiträge 34: 311-356.

- INGER, R. F. & R. F. COLWELL. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. Ecological Monographs 47: 229-253.
- KENNEY, A. J. & C. J. KREBS. 2000. Ecological Methodology 5.2. Vancouver, B.C. Canada. WEB: <http://www.zoology.ubc.ca/~krebs>.
- KREBS, C. J. 1998. Ecological Methodology. 2^a ed. Addison Wesley Educational Publishers. New York. 620 pp.
- LEITE, P. F. & R. M. KLEIN. 1990. Vegetação: 113 - 150. En: FUNDAÇÃO INSTITUTO GRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (ed.). Geografia do Brasil. Região Sul. Volume 2. Rio de Janeiro. 419 pp.
- LEMA, T. 1989. Notas sobre a biologia de duas espécies de *Elapomorphus* Wiegmann, 1843 (Serpentes, Colubridae, Elapomorphae). Iheringia (série Zoologia) (69): 61-69.
- LEMA, T. 2002. Répteis recentes do Rio Grande do Sul: 35-91. En: Os répteis do Rio Grande do Sul: atuais e fósseis - biogeografia - ofidismo. T. LEMA (org.). EDIPUCRS. Porto Alegre.
- LEMA, T.; M. L. ARAÚJO. & A. AZEVEDO. 1983. Contribuição ao conhecimento da alimentação e do modo alimentar de serpentes do Brasil. Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS (26): 41-121.
- LEYNAUD, G. C. & E. H. BUCHER. 1999. La fauna de serpientes del chaco sudamericano: diversidad, distribución geográfica y estado de conservación. Academia Nacional de Ciencias - Miscelanea (98): 1-46.
- MACIEL, A. P. 2001. Ecologia e História Natural da "Cobra-do-capim" *Liophis poecilogyrus* (Serpentes: Colubridae) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 88 pp.
- MACIEL, A. P.; M. DI-BERNARDO; S. M. HARTZ; R. B. OLIVEIRA & G. M. F. PONTES. 2003. Seasonal and daily activity patterns of *Liophis poecilogyrus* (Serpentes: Colubridae) on the north coast of Rio Grande do Sul, Brazil. Amphibia-Reptilia 24: 189-200.
- MARQUES, O. A. V. 1996. Biologia reprodutiva da Cobra-coral *Erytrolamprus aesculapii* Linnaeus (Colubridae), no Sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 13 (3): 747-753.
- MARQUES, O. A. V. 1998. Composição Faunística, história natural e ecologia de serpentes da Mata Atlântica, na região da estação Ecológica Juréia-Itatins, São Paulo, SP. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia, Universidade de São Paulo. São Paulo. 135 pp.

- MARTINS, M. & M. E. OLIVEIRA. 1998. Natural History of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. Herpetological Natural History 6 (2): 78-150.
- MASCHIO, G. 2003. Dieta e reprodução da falsa-coral, *Oxyrhopus rhombifer rhombifer* (Serpentes, Colubridae) no sul do Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 31 pp.
- MOURA-LEITE, J. C. 2001. Sistemática e análise filogenética das serpentes da tribo Xenodontini Bonaparte, 1845 (Colubridae, Xenodontinae). Tese de Doutorado, Zoologia, Universidade Federal do Paraná. Curitiba. 158 pp.
- OLIVEIRA, J. L. 2001. Ecologia de três espécies de dormideira, *Sibynomorphus* (Serpentes: Colubridae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo. 60 pp.
- OLIVEIRA, R. B. & M. DI-BERNARDO. 2001. *Lystrophis dorbignyi* (nariguda). Diet. 2001. Herpetological Review 32 (1): 49.
- OLIVEIRA, R. B.; M. DI-BERNARDO; G. M. F. PONTES; A. P. MACIEL & L. KRAUSE. 2001. Dieta e comportamento alimentar da cobra-nariguda, *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854), no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. Cuadernos de Herpetologia 14 (2): 117-122.
- OLIVEIRA, R. B.; G. M. F. PONTES; M. DI-BERNARDO; L. R. GOMES; A. P. MACIEL & L. MONTECHIARO. 2004. Atividade de *Lystrophis dorbignyi* (Serpentes, Colubridae) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. I Congresso Brasileiro de Herpetologia, Curitiba, Julho de 2004.
- PETERSON, C.R.; A. R. GIBSON & M. E. DORCAS. 1993. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation: 241 - 314. En: R. A. SEIGEL & J. T. COLLINS (eds.). Snakes: Ecology & Behavior. Mc Graw-Hill Inc. New York.
- PONTES, G. M. F. & M. DI BERNARDO. 1988. Registros sobre aspectos reprodutivos de serpentes ovíparas neotropicais (Serpentes: Colubridae e Elapidae). Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS 1 (5): 123-149.
- PONTES, G. M. F. & M. DI-BERNARDO. 1997. Novo método para a marcação individual de serpentes em campo, com vistas a estudos biológicos. III Congresso Argentino de Herpetologia, Corrientes, Outubro de 1997: 74.
- PONTES, G. M. F.; M. DI BERNARDO; R. B. OLIVEIRA; L. MONTECHIARO & L. R. GOMES. 2004a. Dieta de *Philodryas patagoniensis* (Serpentes, Colubridae) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. I Congresso Brasileiro de Herpetologia, Curitiba, Julho de 2004.

- PONTES, G. M. F.; R. B. OLIVEIRA; M. DI-BERNARDO; L. R. GOMES; A. P. MACIEL & L. MONTECHIARO. 2004b. Atividade da Papa-pinto, *Philodyas patagoniensis* (Serpentes, Colubridae), no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. I Congresso Brasileiro de Herpetologia, Curitiba, Julho de 2004.
- PORTER, W. P. 1989. New animals models and experiments for calculating growth potential at different elevations. Physiological Zoology. 62: 286-313.
- POUGH, F. H.; R. M. ANDREWS; J. E. CADLE; M. L. CRUMP; A. H. SAVITZKY & K. D. WELLS. 2004. Herpetology. 3^a ed. Pearson Prentice Hall. Upper Saddle River. 726 pp.
- RICKLEFS, R. E. & D. SCHLUTER. 1993. Species Diversity: Regional and Historical Influences: 350-363. En: R. E. RICKLEFS & D. SCHLUTER (eds.). Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. The University of Chicago Press. Chicago. 416 pp.
- ROSENZWEIG, M. L. 1995. Species Diversity in Space and Time. Cambridge University Press. New York. 458 pp.
- SAZIMA, I. 1992. Natural history of the jararaca pitviper *Bothrops jararaca* in southeastern Brazil.: 199-216. En: J. A. CAMPBELL & E. D. BRODIE JR (eds.). Biology of the pitvipers. Selva Publications. Texas. 467 pp.
- SAZIMA, I. & C. F. B. HADDAD. 1992. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história natural: 212-231. En: L. P. C. MORELLATO (ed.). História Natural da Serra do Japi. Ecologia e Preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp / FAPESP. Campinas. 321 pp.
- SAZIMA, I. & C. STRÜSSMANN. 1990. Necrofagia em serpentes brasileiras: exemplos e previsões. Revista Brasileira de Biologia 50: 461-468
- SCOTT, N. J. 1976. The abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical litter. Biotropica 8: 41-58.
- SEIGEL, R. A. & N. FORD. 1987. Reproductive ecology: 210-252. En: R.A SEIGEL; J. T. COLLINS & S.S. NOVAK (eds.). Snakes: Ecology and Evolutionary Biology. McGraw-Hill Publishing Company. New York. 529 pp.
- SEMLITSCH, R. D. 1979. The influence of temperature on ecdysis in snakes (genus *Natrix*) (Reptilia, Serpentes, Colubridae). Journal of Herpetology 13: 212-214.
- SHINE, R. 1977. Reproduction in Australian Elapid Snakes. II. Female Reproductive Cycles. Australian Journal of Zoology 25: 655-666.
- SHINE, R. 1995. Australian Snakes - A Natural History. Cornell University Press. Ithaca. 223 pp.

- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3^a ed. W.H. Freeman and Company. New York. 887 pp.
- SOLE, M. & A. KWET. 2003. *Liophis jaegeri*. Diet. Herpetological Review 34 (1): 69.
- SPSS, INC. 1999. SPSS 10.0 for windows. Chicago, Ill. USA. WEB: [http:// www.spss.com](http://www.spss.com).
- STEVENSON, R. D.; C. R. PETERSON & J. S. TSUJI. 1985. The thermal dependence of locomotion, tongue flicking, digestion, and oxygen consumption in the wandering garter snake. Physiological Zoology 58: 46-57.
- STRÜSSMANN, C. & I. SAZIMA. 1993. The snake assemblage of the Pantanal at Poconé, western Brazil: Faunal composition and ecological summary. Studies on Neotropical Fauna and Environment 28 (3): 157-168.
- TOFT, C. A. 1985. A Resource partitioning in amphibians and reptiles. Copeia 1985 (1): 1-21.
- TOMAZELLI, L. J. & J. A. VILLWOCK. 2000. O cenozóico no Rio Grande do Sul: Geologia da Planície Costeira: 375- 406. En: M. HOLZ & L. F. DE ROS (eds.). Geologia do Rio Grande do Sul. CIGO / UFRGS. Porto Alegre. 444 pp.
- TOMAZELLI, L. J.; S. R. DILLENBURG & J. A. VILLWOCK. 2000. Late Quaternary Geological History of Rio Grande do Sul Coastal Plain, Southern Brazil. Revista Brasileira de Geociências 30 (3): 470-472.
- VERRASTRO, L. & C. S. BUJES. 1998. Ritmo de atividade de *Liolaemus occipitalis* Boulenger (Sauria, Tropiduridae) na praia de Quintão, Rio Grande do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 15 (4): 913-920.
- VERRASTRO, L. & L. KRAUSE. 1994. Analysis of growth in a population of *Liolaemus occipitalis* Boul. 1885, from the coastal sand dunes of Tramandaí, RS, Brazil (Reptilia, Tropiduridae). Studies on Neotropical Fauna and Environment 29 (2): 99-111.
- VERRASTRO, L. & L. KRAUSE. 1998. Ciclo reprodutivo de machos de *Liolaemus occipitalis* Boulenger (Sauria, Tropiduridae). Revista Brasileira de Zoologia 16 (1): 227-231.
- VIEIRA, E. F. & S. R. S. RANGEL. 1988. Planície Costeira do Rio Grande do Sul: geografia física, vegetação e dinâmica sócio-demográfica. Editora Sagra. Porto Alegre. 256 pp.
- VILLWOCK, J. A. & L. J. TOMAZELLI. 1989. Sea-Level Changes and Holocene Evolution in the Rio Grande do Sul Coastal Plain, Brazil. Special Publication International Symposium on Global Changes in South America During the Quaternary: Past - Present - Future ABEQUA 1: 192-196.
- VILLWOCK, J. A. & L. J. TOMAZELLI. 1998. Holocene coastal evolution in Rio Grande do Sul, Brazil. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 11: 283-296

- VITT, L. J. 1983. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. Herpetologica 39 (1): 52-66.
- VITT, L. J. 1987. Communities: 335-365. En: R. A. SEIGEL; J. T. COLLINS & S. S. NOVAK (eds.). Snakes: Ecology and Evolutionary Biology. McGraw-Hill Publishing Company. New York. 529 pp.
- VITT, L. J. & L. D. VANGILDER. 1983. Ecology of a snake community in northeastern Brazil. Amphibia-Reptilia 4: 273-296.
- VITT, L. J.; P. A. ZANI & M. C. ESPÓSITO. 1999. Historical ecology of Amazonian lizards: implications for community ecology. OIKOS 87 (2): 286-294
- WAECHTER, J. L. 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul. Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS (série Botânica) 33: 49-68.
- YANOSKY, A. A.; J. R. DIXON & C. MERCOLLI. 1996. Ecology of the snake community at El Bagual Ecological Reserve, Northeastern Argentina. Herpetological Natural History 4 (2): 97-110.
- ZAHER, H. 1999. Hemipenial morphology of the south american xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenis. Bulletin of the American Museum of Natural History 240: 1-168.
- ZAR, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. 4ª edição. Prentice Hall Inc. Upper Saddle River. 929 pp.

Apêndice 1

Exemplares examinados depositados em coleções científicas. — *Boiruna maculata* - Balneário Pinhal: MCP 11027, 11309, 14348, 14426, 14467, 15000; Capivari do sul: MCP 14264. ***Bothrops alternatus* -** Arroio do Sal: MCP 11347; Balneario Pinhal: MCP 6447, 12422, 12520, 12583, 12727, 12737, 12760, 12777, 12780, 13182, 13183, 13307, 13526, 13904, 14630, 14719, 15003, 15004; Palmares do Sul: MCP 7778, 12903, 14331; Tramandaí: MCP 7582. ***Echivanthera poecilopogon* -** Balneário Pinhal: MCP 12717. ***Helicops infrataeniatus* -** Balneário Pinhal: MCP 5155, 5159, 5160, 5161, 5164, 5166, 7065, 10961, 10997, 11088, 11101, 11335, 11576, 11819, 11853, 11855, 11872, 12038, 12550, 12732, 12902, 13736, 14227, 14713, 14755, 14755, 14988; Capão da Canoa: MCP 5087, 10980; Cidreira: MCP 2279, 3912, 13901; Palmares do Sul: MCP 7975, 7976, 10678, 11012, 11348, 11428, 12745, 12783, 15047; São José do Norte: MCP 10726. ***Liophis flavifrenatus* -** Arroio do Sal: MCP 4384, 5247, 11296; Balneário Pinhal: MCP 13122; Capão da Canoa: MCP 11105; Palmares do Sul: MCP 10650, 10651, 10676, 10722, 10998, 11187, 11188, 11196, 11250, 12476, 12751. ***Liophis jaegeri* -** Balneário Pinhal: MCP 2756, 3281, 5249, 11299, 12137; Imbé: MCP 995; Palmares do Sul: MCP 10664, 10665, 10666, 10667, 14335;

Tramandaí: MCP 6815. *Liophis miliaris* - Arroio do Sal: MCP 6829, 5239; Balneário Pinhal: MCP 5245, 5725, 11049, 11464, 11740, 12582, 12718, 12719, 13266, 13310, 13714, 14338, 14432, 14460, 14627, Capão da Canoa: MCP 6825; Capivari do Sul: MCP 14119; Cidreira: MCP 7761; Imbé: MCP 12733; Palmares do Sul: MCP 5761, 5605, 5606, 5607, 5891, 10668, 10681, 10682, 10683, 11427, 12420, 12724 - 12726, 12744; São José do Norte: MCP 10730; Tramandaí: MCP 970, 11820. *Lystrophis dorbignyi* - Arroio do Sal: MCP 2759, 2760, 5152; Balneário Pinhal: DZUFRGS 8150, MCN 9158, MCP 2267, 2351, 2758, 5174 - 5177, 5180, 5181, 5563, 10619, 10947, 12365, 12478, 12521, 12522, 12580, 12668 - 12671, 12714, 12715, 12738, 12739, 13190, 13334, 13902, 14169 - 14173, 14258, 14259, 14346, 14428, 14442, 14443; Capão da Canoa: MCN 9356, MCP 6730, 6731; Cidreira: MCN 2958, 2977, 3273, 3274, 3283, 3329, 4665, 6561, 6592, 7304, MCP 1225, 1667, 5184, 12020; Imbé: DZUFRGS 8171, 8338, MCN 7132, 8076, MCP 2681, 5010; Osório: MCP 11405; Palmares do Sul: MCN 3689, 3690, 6201, MCP 10669, 10670, 10691, 10737, 10738, 10846, 10943 - 10946, 10993, 11030, 11129, 11130, 11339, 11429, 12526; São José do Norte: MCP 10728, 10729; Tavares: MCP 5064; Tôrres: MCN 6192, 6194, 6199, 8099; Tramandaí: DZUFRGS 8249, MCN 2750, 6203, 8118. *Oxyrhopus rhombifer* - Balneário Pinhal: MCP 12781, 13524, 14347. *Phalotris lemniscatus* - Arroio do Sal: MCP 12402; Balneário Pinhal: MCP 12720, 12778, 13181, 13311; Capão da Canoa: MCP 1338, 5091, 8527, 11064; Cidreira: MCP 6435; Imbé: MCP 0310, 4165; Palmares do Sul: MCP 12722; Xangrilá: MCP 5104, 5726. *Philodryas patagoniensis* - Arroio do Sal: MCP 2754, 5280, 6059, 6060; Balneário Pinhal: MCP 0397, 2336, 2757, 2858, 5267, 5268, 5499, 10636, 10637, 10960, 11131, 12184, 12186, 12528, 12579, 12713, 13185, 13305, 13306, 13894, 14263, 14268, 14567, 14568; Capão da Canoa: MCP 6541, 6841; Cidreira: MCN 3268, 4210, 4314, 7967, MCP 1800, 2503; Imbé: MCN 7554, MCP 11043; Osório: MCP 12128; Palmares do Sul: MCN 10608, MCP 10654, 10674, 10692, 10694, 11128, 10992, 10999, 11426, 11825, 14336, 14530; Tôrres: DZUFRGS 159, MCN 0322, 4175; Tramandaí: MCN 8112; Xangrilá: MCN 7878. *Thamnodynastes hypoconia* - Balneário Pinhal: MCP 14469, 14628

Apêndice 2

Conteúdos estomacais depositados em coleções científicas. — *Boiruna maculata*: MCPAN 1548 - 1550. *Bothrops alternatus*: MCPAN 1081, 1215 - 1219, 1273, 1543. *Helicops infrataeniatus*: MCPAN 914, 915, 1241, 1242, 1499 - 1501, 1512, 1523, 1551. *Liophis flavifrenatus*: MCPAN 1135, 1302. *Liophis jaegeri*: MCPAN 660, 708, 1220, 1224, 1303, 1304, 1310. *Liophis miliaris*: MCPAN 664, 710, 884, 917, 1205 - 1207, 1209 - 1213, 1270. *Lystrophis dorbignyi*: DZUFRGS 2026, MCPAN 672 - 676, 678 - 682, 695, 707, 713, 721, 736, 738 - 740, 750 - 753, 755, 756, 759, 814, 855, 909 - 912, 916, 918, 922, 924, 926, 927, 1089, 1102, 1128, 1271, 1272. *Oxyrhopus rhombifer*: MCPAN 1312. *Phalotris lemniscatus*: MCP 4166. *Philodryas patagoniensis*: MCP 12184, MCPAN 698, 699, 711, 712, 715, 716, 720, 741, 742, 828, 829, 857, 889, 905, 923, 925, 1087, 1088, 1136, 1519, 1520, 1521, 1525, 1544.

Atividade sazonal e diária de *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron e Duméril, 1854)(Serpentes, Colubridae) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil

Roberto Baptista de Oliveira^{1,2}, Marcos Di-Bernardo^{1,2}, Gláucia Maria Funk Pontes^{1,2}, Ana Paula Maciel¹ e Leandro Ribeiro Gomes¹

Laboratório de Herpetologia, Museu de Ciências e Tecnologia¹ & Faculdade de Biociências² da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. rbolivei@puers.br, glaufp@puers.br, madibe@puers.br.

Abstract

The seasonal and daily activity patterns of *Lystrophis dorbignyi* were investigated based in 777 findings occurred in a sand dunes area located in the Coastal Plain of the State of Rio Grande do Sul, Brazil. Individuals in activity (n = 727) were found along the entire year, but the capture rates were higher, for males and females, from August to December. In the Spring, the number of active females was bigger than the number of active males, and the contrary was observed during the Fall. In both cases, however, there was variation among the years. The monthly rates of capture were not correlated to the rainfall or temperature. Individuals in activity were found exclusively during the diurnal period, but the daily activity pattern varied along the year. In the sunny days of the hottest months the activity was restricted to early morning and late afternoon, but in the clouded days of these same months, activity was recorded throughout the whole day. In the coldest months the activity was restricted to the hottest periods of the day, in late morning and early afternoon.

Most of the findings occurred in places with the ground temperatures varying from 24.0°C to 28.9°C.

Key words: Squamata, Serpentes, Colubridae, *Lystrophis dorbignyi*, saazonal activity, daily activity, Coastal Plain, Rio Grande do Sul, Brazil.

Palavra chave: Squamata, Serpentes, Colubridae, *Lystrophis dorbignyi*, atividade sazonal, atividade diária, Planície Costeira, Rio Grande do Sul, Brasil.

Introdução

Uma serpente em atividade está exposta a um maior risco de mortalidade e gasta mais energia do que quando inativa (Huey e Pianka 1981). Assim, presumivelmente uma serpente entra em atividade apenas quando os benefícios potenciais superam os custos de permanecer ativa (Gibbons e Semlitsch 1987). Variações na atividade podem ocorrer em diferentes escalas temporais, como sazonais e diárias, determinadas por diferentes fatores, como ambientais, endógenos ou ecológicos (Gibbons e Semlitsch 1987). Mesmo indivíduos de uma mesma espécie, em uma mesma localidade, podem apresentar diferentes padrões de atividade em função da idade e do sexo (Gibbons e Semlitsch 1987). Identificar diferenças inter e intraespecíficas é importante para a compreensão do significado evolutivo dos padrões de atividade existentes (Gibbons e Semlitsch 1987).

Lystrophis dorbignyi é um colubrídeo que ocorre no Paraguai, Argentina, Uruguai e no extremo sul do Brasil (Lema 1994). Embora a espécie seja abundante em muitas localidades ao longo de sua distribuição geográfica (Orejas-Miranda 1966; Gallardo 1977; Gudynas 1979), informações sobre sua atividade consistem basicamente de observações ocasionais (e.g. Gallardo 1977; Gudynas 1979) ou obtidas sob condições de cativeiro (e.g.

Yanosky *et al.* 1987). A presente pesquisa teve por objetivo analisar os padrões de atividade sazonal e diária de *Lystrophis dorbignyi*, por meio de observações naturalísticas de médio-longo prazo que propiciaram 777 encontros (727 encontros de indivíduos em atividade), em uma área de dunas situada no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil.

Material e Métodos

A área de estudos possui 333 ha e está situada na localidade Magistério (30°21' S e 050°17' W), município Balneário Pinhal, Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil (Figura 1). Constitui-se em uma planície de dunas móveis intercaladas por pequenas depressões úmidas, que ficam alagadas nos períodos de pluviosidade elevada. A cobertura vegetal é de modo geral escassa, não superior a 5% e composta principalmente por gramíneas (Waechter 1985).

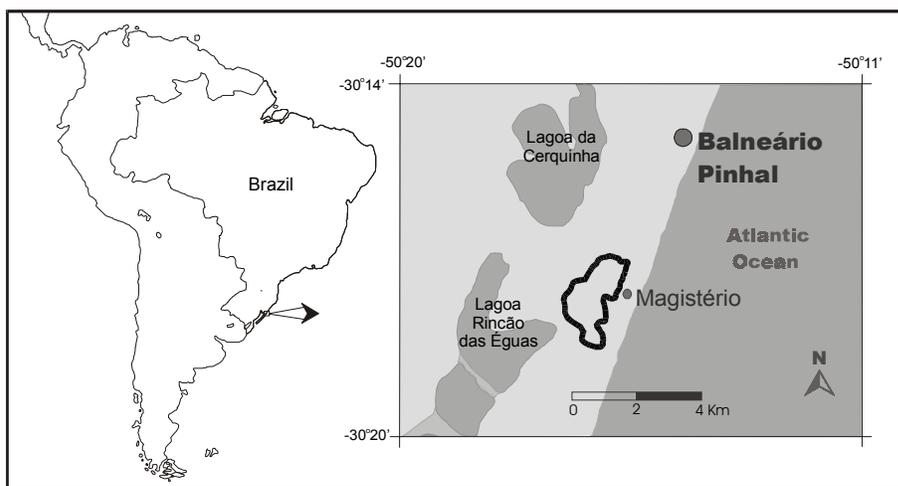


Figura 1- Localização da área de estudo (polígono irregular com borda preta).

O clima é do tipo “Cfa” de Köppen ou Subtropical Úmido (Vieira e Rangel 1988; Hasenack e Ferraro 1989). As temperaturas médias mensais variam de 15,4°C em julho a

24,8°C em fevereiro, com média anual igual a 20,0°C (Hasenak e Ferraro 1989). A precipitação, embora quase uniforme durante o ano, mostra um pequeno aumento no inverno, e varia de 920 a 2042,4 mm anuais, com média de 1322,9 mm (Hasenak e Ferraro 1989). Durante janeiro de 1998 a dezembro de 2003, os dados meteorológicos foram obtidos junto à Estação Meteorológica do Departamento Estadual de Portos, Rios e Canais (DEPRC), situada no município de Imbé, a cerca de 35 km da área de estudo (Figura 2).

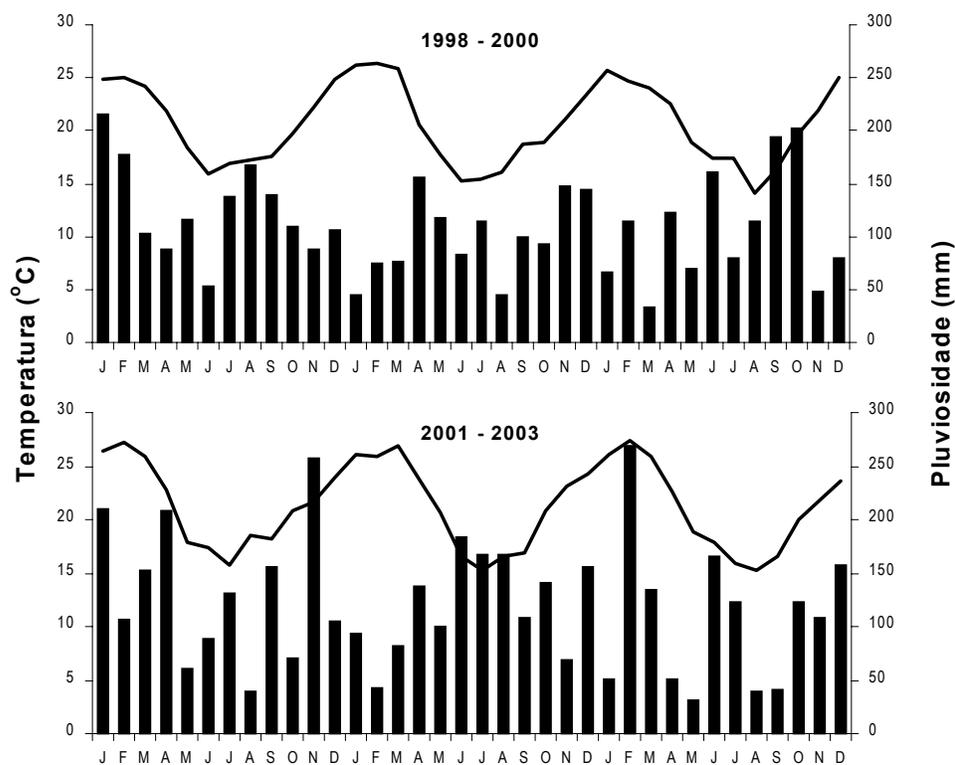


Figura 2. Temperatura mensal média e precipitação mensal registradas de janeiro de 1998 a dezembro de 2003, na Estação Meteorológica do Departamento Estadual de Portos, Rios e Canais, situada no município de Imbé, Rio Grande do Sul, a cerca de 35 km da área de estudo.

As observações, por meio de procura visual, foram realizadas ao longo de 72 meses consecutivos, entre julho de 1998 e junho de 2004. O esforço de coleta foi realizado entre 4:00 h e 23:00 h e totalizou 3226 horas-homem (2852 no período diurno e 374 no período

noturno). Como a atividade de *L. dorbignyi* foi restrita ao período entre 5:00 h e 20:00 h, apenas o esforço realizado neste intervalo (2990 horas-homem) foi utilizado nas análises.

Após visualizados, os indivíduos foram capturados manualmente, sendo registrados o horário de coleta, dados ambientais (temperatura do substrato e condições climáticas), e informações sobre a atividade. Os locais de captura foram geo-referenciados com o uso de GPS Garmin 45 XL. Os exemplares capturados foram levados a laboratório, onde foi feita a sexagem, e tomadas as medidas de massa (utilizando dinamômetros Pesola), comprimento rostro-cloacal (CRC) e comprimento da cauda (CC). Cada indivíduo foi marcado por tatuagem à quente nas escamas ventrais (cfme. Pontes e Di-Bernardo 1997), e solto no respectivo local de captura. Foram considerados ativos os indivíduos em deslocamento ou expostos, em termorregulação (cfme. Di-Bernardo 1998), e inativos os indivíduos encontrados sob abrigos, que esboçaram pouca ou nenhuma reação quando expostos. Indivíduos cuja condição de atividade foi duvidosa foram excluídos da análise.

A maturidade sexual de cada indivíduo foi inferida com base na comparação de seu CRC com o de outros espécimes procedentes na mesma região, cujas gônadas foram analisadas. Machos com CRC superior a 200 mm e fêmeas com CRC superior a 260 mm foram considerados maduros (cfme. Oliveira 2001).

As análises estatísticas foram realizadas através do software SPSS 10.0 (SPSS Inc. 1999) e Biostat 3.0 (Ayres *et al.* 2003). Comparações dos números de captura entre os anos e entre estações foram feitas através do teste de qui-quadrado (χ^2) utilizando-se valores esperados corrigidos pelo esforço de coleta. Na comparação das proporções sexuais (um grau de liberdade) foi utilizado o teste do qui-quadrado com correção de Yates (χ^2_{Yates}). A relação entre atividade e as variáveis ambientais (temperatura e pluviosidade) foi

investigada através da análise de correlação não paramétrica de Spearman (r_s), visto que as taxas de captura apresentaram distribuição desviada da normal. As médias das temperaturas do substrato registradas nos encontros de machos e fêmeas ativos, foram comparadas utilizando-se o teste t de Student, sendo os dados testados previamente quanto à normalidade e homogeneidade das variâncias através dos testes Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente. Embora a distribuição dos dados de temperatura tenha se desviado levemente da normalidade para machos, o teste t foi empregado por fornecer resultado robusto mesmo sob esta condição, principalmente quando as amostras são grandes e de tamanho semelhante (Sokal e Rohlf 1995; Zar 1999; Callegari-Jacques 2003). Em todos os testes foi utilizado $\alpha = 0,05$.

Resultados

Entre julho de 1998 e junho de 2004, ocorreram 777 encontros de indivíduos de *Lystrophis dorbignyi* na área de estudo, dos quais 727 (504 capturas e 223 recapturas) foram de espécimes ativos (356 ♂ e 371 ♀), 33 de inativos (14 ♂ e 19 ♀) e 17 nos quais a condição de atividade foi indeterminada (oito ♂ e nove ♀). Considerando apenas o esforço realizado entre 5:00 h e 20:00 h, a taxa de encontro total foi de 0,26 serpente por hora-homem de procura (cerca de uma serpente a cada 3,8 h) e a taxa de encontro de indivíduos ativos foi de 0,24 serpente por hora-homem de procura (cerca de uma serpente a cada 4 horas). O número de encontros de indivíduos ativos variou significativamente entre os anos de 1999 a 2003 ($\chi^2 = 213,01$; g.l. = 4; $P < 0,001$) (Tabela 1, Figura 3).

Tabela 1- Número de encontros de machos e fêmeas ativos de *Lystrophis dorbignyi* ocorridos por estação e por ano entre julho de 1998 e junho de 2004 na área de estudo. Valores entre parênteses correspondem a indivíduos sexualmente maduros. Letras iguais correspondem a valores que diferem significativamente entre si (valores dos testes correspondentes estão apresentados abaixo da tabela). Os anos de 1998 e 2004 não foram incluídos na comparação do número de captura entre anos porque a amostragem foi realizada apenas durante seis meses.

Estação	Sexo	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	Total
Outono	F	-	2	6 ^f	17	11	2	-	42 ^c (26 ^d)
	M	-	5	18 ^f	14	23	2	-	63 ^c (57 ^d)
Inverno	F	2	2	3	26	19	1	4	53 (38 ^e)
	M	4	6	4	33	20	3	1	70 (68 ^e)
Primavera	F	41	33	34	42	75 ^g	14	-	239 ^b (177)
	M	29	37	38	33	41 ^g	15	-	193 ^b (187)
Verão	F	1	4	5	5	16	4	2	37 (35)
	M	0	7	6	2	7	5	3	30 (23)
Total		77	96^a	114^a	172^a	212^a	46^a	10	727

a- $\chi^2 = 213,01$; g.l.= 4; P< 0,001

b- $\chi^2_{Yates} = 4,69$; g.l.= 1; P= 0,030

c- $\chi^2_{Yates} = 3,81$; g.l.= 1; P= 0,051

d- $\chi^2_{Yates} = 7,93$; g.l.= 1; P= 0,005

e- $\chi^2_{Yates} = 10,84$; g.l.= 1; P= 0,001

f- $\chi^2_{Yates} = 5,04$; g.l.= 1; P= 0,025

g- $\chi^2_{Yates} = 9,39$; g.l.= 1; P= 0,002

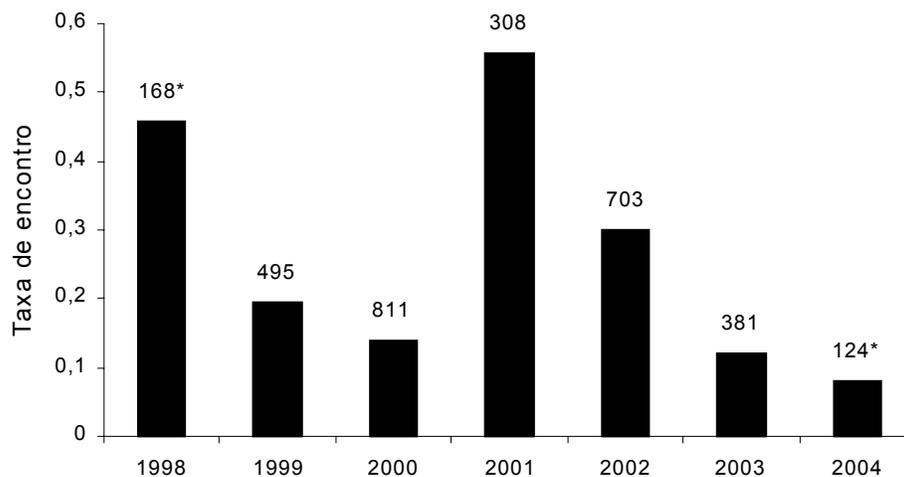


Figura 3- Taxas de encontro (serpentes / hora x homem) com base em 727 encontros de indivíduos ativos de *Lystrophis dorbignyi* (serpentes ativas / hora x homem) registradas entre julho de 1998 e junho de 2004 na área de estudo. Números sobre as barras = esforço de captura (horas x homem).

Considerando todo o período de amostragem, serpentes sexualmente maduras foram encontradas em atividade em todos os meses do ano; as taxas de encontro mais elevadas ocorreram entre agosto e dezembro, com pico em outubro (0,44 serpentes / h) (Figura 4). As taxas de encontro de indivíduos imaturos foram mais elevadas entre setembro e novembro, com pico em outubro (0,10 serpentes / h), semelhante ao padrão registrado para indivíduos maduros (Figura 4). As taxas mensais de encontro de indivíduos maduros ativos não foram correlacionadas com as temperaturas médias mensais ($r_s = 0,061$; $n = 66$; $P = 0,624$), nem com a pluviosidade ($r_s = 0,075$; $n = 66$; $P = 0,550$).

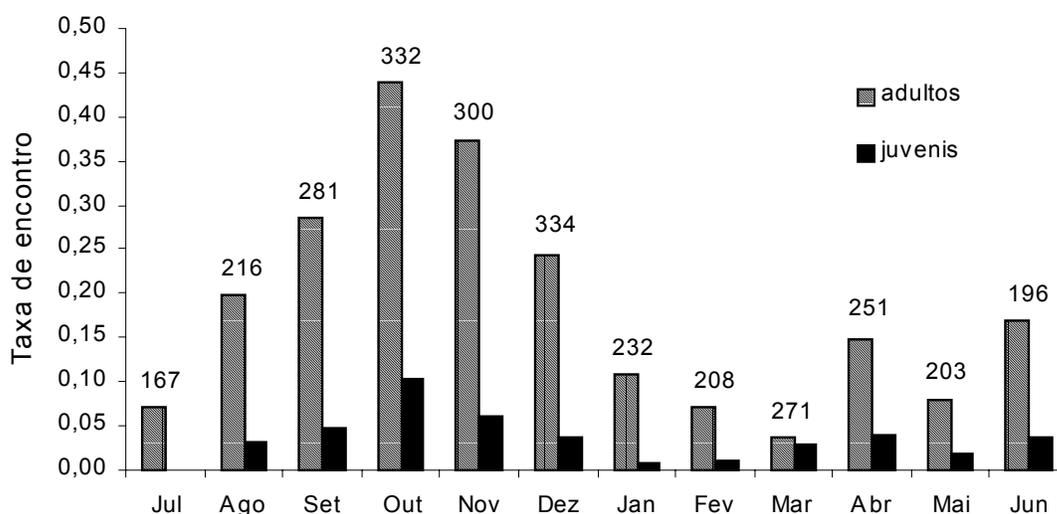


Figura 4- Taxas de encontro mensais (serpentes / horas x homem) com base em 610 encontros de indivíduos maduros e 117 encontros de indivíduos imaturos de *Lystrophis dorbignyi* ativos, ocorridas na área de estudo entre julho de 1998 e junho de 2004. Valores sobre as barras = esforço de coleta (horas x homem).

A atividade foi mais intensa durante a primavera para o total de serpentes ativas ($\chi^2 = 221,10$; g.l. = 3; $P < 0,001$) e para machos ($\chi^2 = 77,25$; g.l. = 3; $P < 0,001$) e fêmeas ($\chi^2 = 155,34$; g.l. = 3; $P < 0,001$) separadamente (Figura 5).

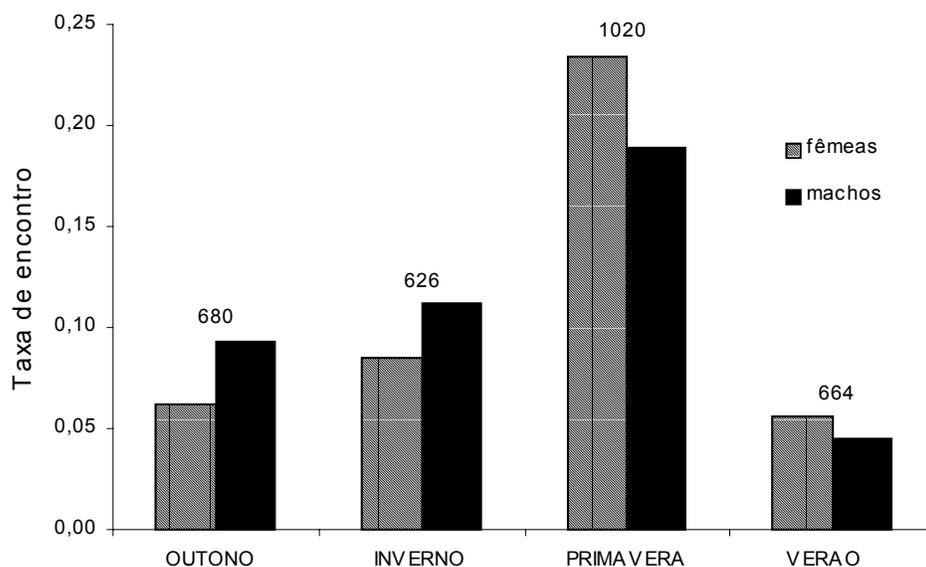


Figura 5- Taxas de encontro de machos e fêmeas de *Lystrophis dorbignyi* encontrados em atividade ao longo das estações do ano na área de estudo, entre julho de 1998 e junho de 2004. Valores sobre as barras = esforço de coleta (hora x homem).

Embora o padrão de atividade sazonal tenha sido semelhante para os dois sexos, a proporção sexual de indivíduos ativos variou ao longo do ano (Tabela 1). Na primavera o número de fêmeas ativas foi significativamente maior que o de machos ($n = 239$ ♀ e $n = 193$ ♂; $\chi^2_{\text{Yates}} = 4,69$; g.l. = 1; $P = 0,030$); no outono o número de machos ativos foi maior que o de fêmeas, mas a diferença ficou no limite de significância ($n = 63$ ♂ e 42 ♀; $\chi^2_{\text{Yates}} = 3,81$; g.l. = 1; $P = 0,051$) (Tabela 1). No inverno foram registrados mais machos que fêmeas ($n = 70$ ♂ e 53 ♀), e no verão mais fêmeas que machos ($n = 37$ ♀ e 30 ♂), mas as diferenças não foram significativas ($\chi^2_{\text{Yates}} = 2,08$; g.l. = 1; $P = 0,149$ e $\chi^2_{\text{Yates}} = 0,54$; g.l. = 1; $P = 0,464$, respectivamente) (Tabela 1). Considerando-se apenas indivíduos maduros, a frequência de machos ativos foi significativamente maior que a de fêmeas no outono e inverno ($n = 57$ ♂ e 26 ♀; $\chi^2_{\text{Yates}} = 7,93$; g.l. = 1; $P = 0,005$ e $n = 68$ ♂ e 38 ♀; $\chi^2_{\text{Yates}} =$

10,84; g.l. = 1; P = 0,001, respectivamente); na primavera foram encontrados mais machos que fêmeas em atividade, e no verão mais fêmeas que machos, mas as diferenças não foram significativas (n = 187 ♂ e 177 ♀; $\chi^2_{\text{Yates}} = 0,22$; g.l. = 1; P = 0,637 e n = 35 ♀ e 23 ♂; $\chi^2_{\text{Yates}} = 2,09$; g.l. = 1; P = 0,1486).

Considerando a totalidade da amostra, os padrões de atividade sazonal variaram entre os anos de estudo e também entre as estações de cada ano. Em 2001, por exemplo, as taxas de encontro obtidas durante o outono e inverno foram muito elevadas; a taxa de encontro no inverno de 2001 foi a mais alta dentre todas as registradas ao longo do estudo, enquanto nos demais anos as taxas obtidas na primavera foram sempre maiores em relação às outras estações (Figura 6). A proporção sexual de indivíduos ativos por estação também variou entre os anos (Tabela 1).

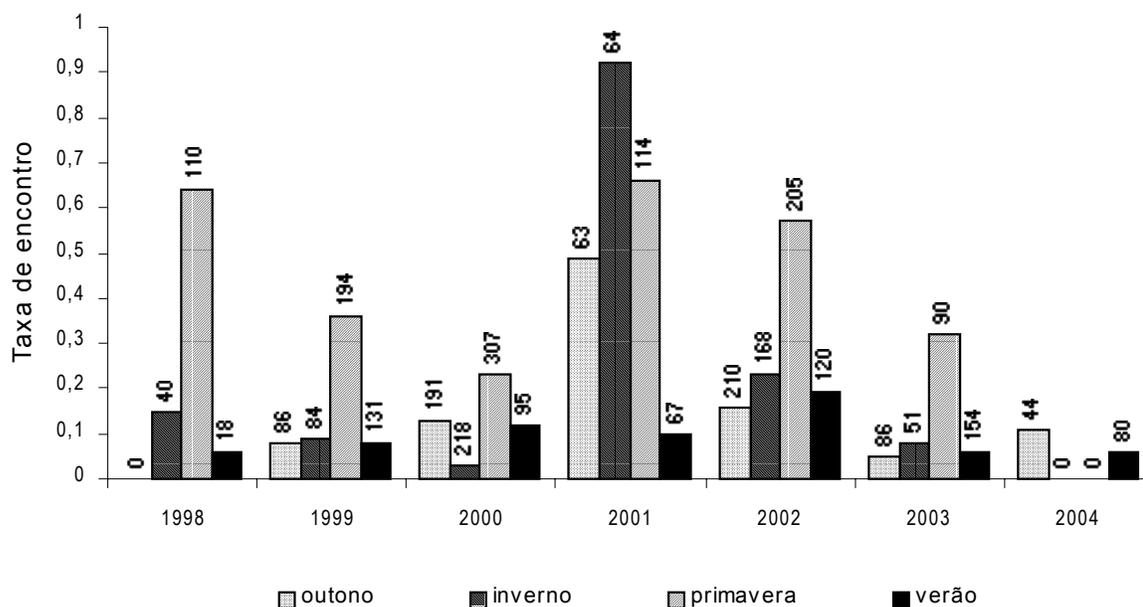


Figura 6- Taxas de encontro de indivíduos ativos de *Lystrophis dorbignyi* registradas por estação e por ano, entre julho de 1998 e junho de 2004 na área de estudo. Valores sobre as barras = esforço de coleta (hora x homem).

Serpentes ativas foram encontradas entre 5:55 h até as 19:20 h, mas as taxas de encontro foram mais elevadas durante o período da manhã, entre 6:00 h e 11:59 h (Figura 7). O padrão de atividade diária variou ao longo do ano. Nos dias ensolarados de verão a

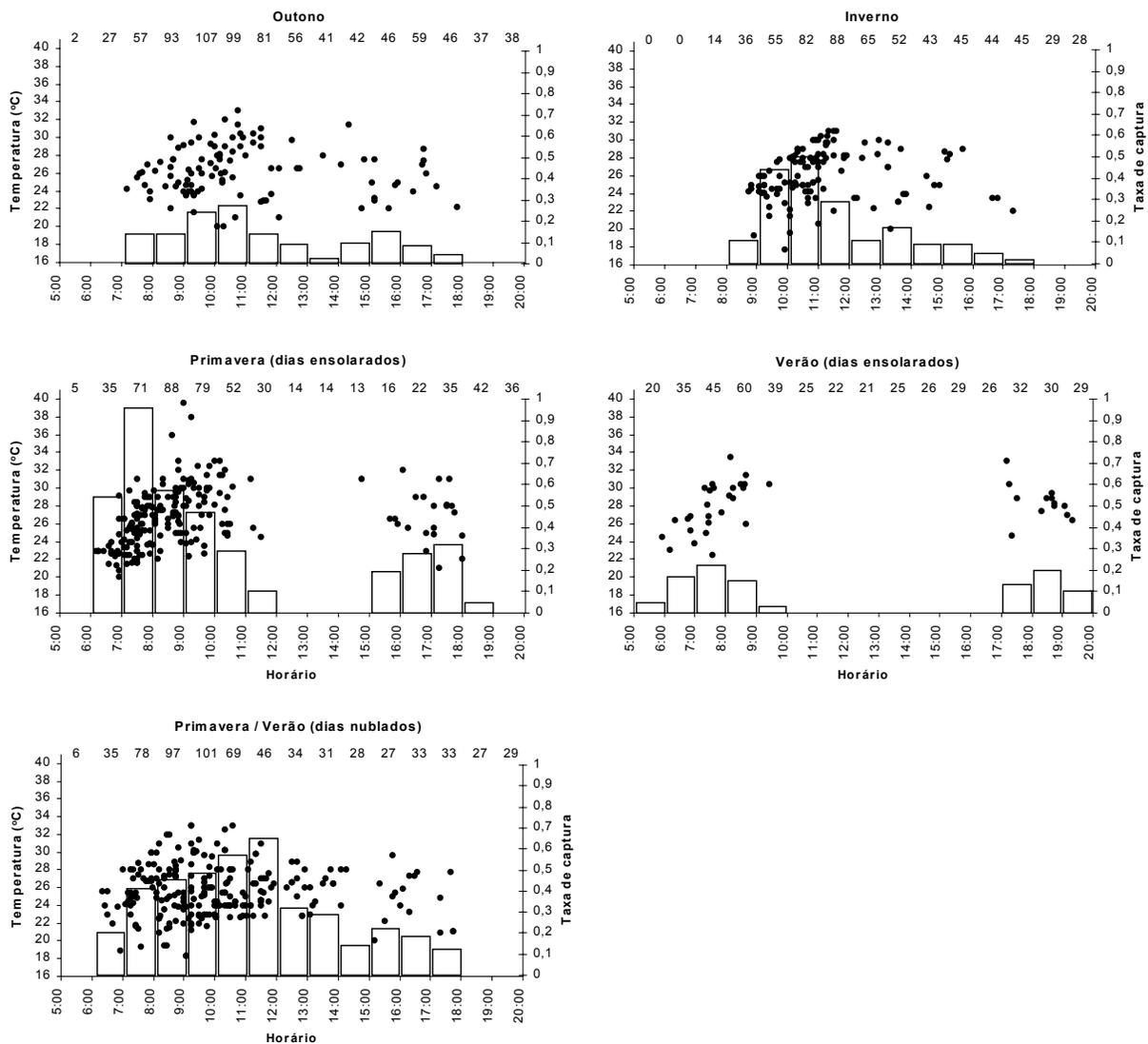


Figura 7- Temperatura do substrato (pontos) e taxas de captura (barras) registrados nos encontros de indivíduos ativos de *Lystrophis dorbignyi*, por faixa de horário, na área de estudo, entre julho de 1998 e junho de 2004. Valores na parte superior do gráfico = esforço de coleta (hora x homem).

atividade foi restrita ao início da manhã, entre 5:55 h e 9:40 h, e final da tarde, entre 17:10 h e 19:20 h (Figura 7). No outono o período de atividade deslocou-se para horários mais quentes, concentrando-se, no inverno, entre 8:45 h e 17:20 h (Figura 7). Nos dias ensolarados de primavera a atividade deslocou-se novamente para o início da manhã e final da tarde (Figura 7). Em dias nublados durante da primavera e verão, o período de atividade estendeu-se desde o início da manhã (6:25 h) até o final da tarde (17:20 h) (Figura 7).

A temperatura do substrato registrada nos encontros de indivíduos ativos de *Lystrophis dorbignyi* variou de 17,7°C a 39,5°C ($\bar{x} = 26,3 \pm 3,0^\circ\text{C}$; $n = 722$), mas a maioria dos encontros (58,4 %) ocorreu em locais com temperatura do substrato variando entre 24,0°C e 28,9°C; 88,2 % dos encontros ocorreram em substratos com temperatura variando entre 22,0°C e 28,9°C (Figura 8).

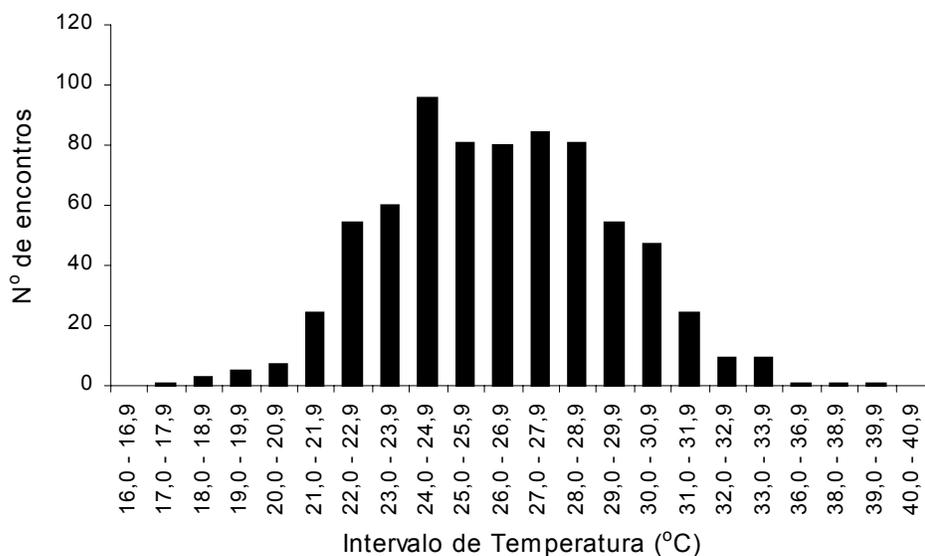


Figura 8- Temperaturas do substrato registradas nos locais de encontro de indivíduos ativos de *Lystrophis dorbignyi* na área de estudo, entre julho de 1998 e junho de 2004.

Não houve diferença significativa entre as temperaturas do substrato registradas nos encontros de machos e de fêmeas em nenhuma das estações (Tabela 2).

Tabela 2- Temperaturas médias do substrato registradas nos encontros de machos e fêmeas ativos de *Lystrophis dorbignyi*, na área de estudo, entre julho de 1998 e junho de 2004. São apresentados os valores de t de Student e de significância (P).

Estação	Sexo	N	Média ± d.p.	Valor t	P
Outono	M	70	25,9 ± 2,8	0,76	0,446
	F	51	26,3 ± 2,7		
Inverno	M	63	26,4 ± 2,7	0,37	0,713
	F	42	26,2 ± 3,0		
Primavera	M	192	25,8 ± 3,1	1,56	0,119
	F	237	26,3 ± 3,1		
Verão	M	30	28,0 ± 2,6	0,89	0,377
	F	37	27,5 ± 2,3		

Discussão

Segundo Henderson *et al.* (1978), mudanças sazonais no encontro de serpentes podem ser decorrentes de erros metodológicos relacionados à forma como as amostragens são feitas, ou podem corresponder a variações reais, devidas à diferença numérica de indivíduos ou a mudanças sazonais na atividade das serpentes. No presente estudo o esforço de captura não foi homogêneo ao longo de todo o período de amostragem, mas a amostragem foi realizada intensivamente em todos os períodos dos anos trabalhados, e o número de encontros de serpentes foi corrigido pelo cálculo de uma taxa de encontro. O emprego desta taxa permitiu a comparação da atividade em diferentes períodos, minimizando a influência do esforço diferencial de coleta sobre as diferenças observadas. A análise da atividade sazonal foi feita separadamente para indivíduos imaturos e maduros de

forma que a influência do recrutamento sobre os padrões observados foi eliminada. Assim, pressupomos que os dados aqui apresentados indicam diferenças reais na atividade de *Lystrophis dorbignyi* no Litoral Norte do Rio Grande do Sul.

Gallardo (1977) estudou populações de *L. dorbignyi* da região de Buenos Aires, na Argentina, e registrou atividade entre outubro e abril e inatividade (ou ausência de dados) entre maio e setembro. Gudynas (1979) registrou encontros de *L. dorbignyi* durante o ano todo no Uruguai, em maior número nos meses de outubro e janeiro, e em menor número durante a estação fria; no entanto esse autor não mencionou a condição de atividade dos indivíduos por ocasião dos encontros. Atividade sazonal também foi registrada para diversas espécies de serpentes do nordeste da Argentina (Yanosky *et al.* 1996), e do extremo sul do Brasil (Planalto das Araucárias, Di-Bernardo 1998; Depressão Central, Cechin 1999; Litoral Norte, Maciel *et al.* 2003).

Fatores ambientais (principalmente temperatura e pluviosidade), ecológicos (disponibilidade de presas) e relacionados à reprodução (e.g. procura por fêmeas ou por locais apropriados para a desova) têm sido apontados como determinantes da atividade sazonal de serpentes (Henderson *et al.* 1978; Gibbons e Semlitsch 1987; Strüssmann e Sazima 1993; Yanosky *et al.* 1996; Di-Bernardo 1998; Oliveira e Martins 2001; Maciel *et al.* 2003). As chuvas são distribuídas ao longo do ano inteiro na área de estudo e, ao contrário do observado para diversas espécies de regiões com clima tropical (e.g. Henderson *et al.* 1978; Sazima 1988, 1992; Marques 1992; Strüssmann e Sazima 1993; Oliveira e Martins 2001), tiveram pouca ou nenhuma influência sobre o padrão de atividade sazonal observado para *Lystrophis dorbignyi* no Litoral Norte do Rio Grande do Sul. Embora as taxas de captura de indivíduos ativos de *L. dorbignyi* não tenham sido correlacionadas com as temperaturas médias mensais, a influência da temperatura sobre a

sazonalidade na atividade da espécie foi aparente em alguns períodos. No final do inverno e durante parte da primavera, o aumento da atividade acompanha a elevação progressiva da temperatura até o mês de outubro. A partir de novembro, a temperatura começa a aumentar, e a atividade de *L. dorbignyi* começa a diminuir, sendo muito pequena no verão. No verão a temperatura é muito elevada e parece constituir um fator limitante da atividade da espécie. Esta suposição é sustentada pela diferença observada nas taxas de encontro de indivíduos ativos ao longo das diferentes temperaturas do substrato. Essa análise evidencia que a atividade é concentrada naqueles períodos do ano nos quais a temperatura é mais amena. Essa variação sazonal da temperatura, contudo, não explica completamente o padrão sazonal observado. No outono, por exemplo, as temperaturas são semelhantes às observadas na primavera, mas a atividade é muito inferior. A maior atividade observada durante a primavera, em relação ao outono, parece estar associada à reprodução. Na área de estudo, acasalamentos de *L. dorbignyi* foram observados entre o final de agosto e o início de dezembro, e fêmeas grávidas foram encontradas entre outubro e fevereiro (obs. pes.). Durante o período reprodutivo, machos e fêmeas presumivelmente aumentam a atividade: machos têm mais chances de encontrar e acasalar com um maior número de fêmeas, e fêmeas intensificam a atividade por termorregularem mais, propiciando um melhor desenvolvimento dos ovos, e por procurarem sítios adequados para oviposição (Shine 1979; Gibbons e Semlitsch 1987). A atividade reprodutiva parece ser uma explicação bastante lógica para o aumento da atividade de indivíduos maduros de *L. dorbignyi* durante a primavera, mas esta explicação não faz sentido em relação ao aumento da atividade de indivíduos imaturos, no mesmo período. O incremento da atividade de juvenis na primavera pode estar relacionado à necessidade que esses indivíduos têm de intensificar o forrageio

para lograrem um desenvolvimento mais rápido, atingindo em menos tempo a maturação sexual e evitando a predação (Oliveira *et al.* 2004).

Vitt (1983) afirmou que a disponibilidade de presas pode influenciar a reprodução e conseqüentemente a atividade sazonal de serpentes em regiões de clima tropical. Maciel *et al.* (2003) trabalharam na mesma área em que o presente estudo foi desenvolvido e relacionaram a maior atividade da espécie anurófaga de serpente *Liophis poecilogyrus*, durante os meses quentes do ano, à reprodução a maior disponibilidade de anfíbios anuros neste período. Na área de estudos, a dieta de *Lystrophis dorbignyi* é composta quase que exclusivamente por anuros (Oliveira *et al.* 2001), o que poderia indicar uma influência da disponibilidade de presas sobre o padrão de atividade observado. Entretanto, acreditamos que a coincidência entre o período reprodutivo de *Lystrophis dorbignyi* e o período com maior abundância de presas reflete apenas a influência da temperatura sobre ambos. Muitas espécies de serpentes ovíparas do sul do continente americano possuem período reprodutivo coincidente ao de *L. dorbignyi*, embora utilizem diferentes categorias de presas (Pontes e Di-Bernardo 1988; Yanosky *et al.* 1996; Maschio 2003; Balestrin 2004).

Quando os dados são analisados na sua totalidade, a predominância de fêmeas ativas entre setembro e janeiro e a predominância de machos ativos entre janeiro e agosto parecem refletir diferenças interssexuais na atividade. Esta diferença, contudo, desaparece quando os anos são analisados em separado. Considerando apenas indivíduos maduros, a interpretação dos resultados obtidos é dificultada pela possibilidade de alterações na proporção sexual populacional real, e não a diferenças interssexuais na a atividade. Como foram considerados maduros os machos com 200 mm ou mais de CRC, e as fêmeas a partir de 260 mm de CRC, um maior número de fêmeas foi excluído da análise. No verão foram encontradas mais fêmeas que machos maduros, embora as diferenças não tenham sido

estatisticamente significativas. Madsen (1984) observou que fêmeas de *Natrix natrix* foram mais ativas poucos dias antes e após o período de desova. É possível que fêmeas maduras de *L. dorbignyi* sejam realmente mais ativas que os machos logo após o período de oviposição, semelhante ao observado em *N. natrix*, e que a diferença observada no presente estudo não tenha sido significativa devido à pequena amostra obtida no verão. Machos foram mais ativos que fêmeas no outono, diferença provavelmente relacionada a uma diminuição considerável da atividade das fêmeas após o período reprodutivo. Parker e Brown (1972, 1973, 1980) observaram que machos de *Masticophis taeniatus* e *Pituophis melanoleucus* entraram em atividade na primavera, antes que as fêmeas; o mesmo foi verificado por Phelps (1978) em *Coronella austriaca*, *Vipera berus* e *Natrix natrix*. A predominância de machos maduros ativos de *L. dorbignyi* no inverno, pode ser devida a um retardo no início da atividade de fêmeas, que abandonariam os abrigos apenas por ocasião da chegada do período de acasalamento.

Os dados obtidos no presente estudo caracterizam a atividade de *Lystrophis dorbignyi* no Litoral Norte do Rio Grande do sul como exclusivamente diurna. Atividade diurna também foi registrada para populações da espécie no Uruguai (Gudynas 1979). Segundo Gibbons e Semlitsch (1987), os fatores responsáveis pelos diferentes padrões de atividade diária apresentados pelas serpentes não são bem compreendidos. Algumas espécies mantêm seu padrão de atividade diária independente da estação do ano ou da temperatura, sugerindo que este pode ser determinado geneticamente (Gibbons e Semlitsch 1987). Outras espécies mostram um padrão de atividade diária fortemente influenciado pela temperatura, podendo variar de diurno a noturno, dependendo da estação do ano (Heckrotte 1962; Platt 1969; Clark 1970; Landreth 1973; Hudnall 1979; Mushinsky *et al.* 1980; Seigel 1986; Zuffi 1999; Maciel *et al.* 2003). A ausência de atividade noturna nesta população de

L. dorbignyi provavelmente está associada a fatores endógenos e não à temperatura. Nos meses mais quentes a temperatura do substrato, à noite, é bem superior às mínimas registradas nos encontros de exemplares ativos da espécie. Segundo Shine (1979), os padrões de atividade diária podem estar associados ao tipo de presa utilizado e à estratégia de forrageio empregada. Neste sentido, a atividade diurna de *L. dorbignyi* poderia estar associada a seus hábitos alimentares. Oliveira *et al.* (2001) observaram, na mesma região onde este estudo foi conduzido, que os indivíduos desta espécie forrageiam ativamente, durante o dia, à procura de anfíbios inativos, enterrados na areia, que são localizados por mecanismos quimioperceptivos. À noite, estas presas estão ativas e são inacessíveis pela tática de forrageio empregada. A influência de fatores endógenos regulados pelo fotoperiodismo nunca foram testados para esta espécie.

Se, por um lado, a temperatura tem pouca ou nenhuma influência sobre o hábito diurno de *L. dorbignyi*, ela aparentemente é o principal fator que regula a atividade da espécie ao longo do dia. Embora tenham sido encontrados indivíduos ativos em temperaturas do substrato de até 39,5°C, poucos registros ocorreram acima dos 32,0°C. O ambiente ocupado pela espécie é constituído por dunas arenosas com pouca vegetação, substrato que aquece rapidamente devido à radiação solar. Nos períodos mais quentes dos dias ensolarados de primavera e verão, a areia atinge mais de 40,0°C, temperatura provavelmente acima do limite de tolerância da espécie. Desta maneira, durante estes dias, a atividade é bimodal, e restrita ao início da manhã e final da tarde, quando o substrato apresenta temperatura mais amena e tolerável para a espécie. Nos dias nublados da primavera e verão o substrato não sofre aquecimento excessivo, permitindo a atividade ao longo de praticamente todo o dia (unimodal). Embora a temperatura do ar seja normalmente baixa durante o inverno, em alguns dias ensolarados a radiação solar aquece o substrato o

suficiente para permitir a atividade de *L. dorbignyi*. Neste período o padrão é unimodal e centrado nos horários mais quentes do dia. A influência da temperatura sobre os padrões de atividade ao longo do dia foi registrada também para outras duas espécies na mesma área de estudo, *Liophis poecilogyrus* e *Philodryas patagoniensis* (Maciel *et al.* 2003; Pontes *et al.* 2004).

As diferenças anuais nas taxas de capturas de indivíduos ativos observadas no presente estudo foram decorrentes, provavelmente, de variações cíclicas no tamanho populacional da espécie, não tendo relação com mudanças na atividade. As causas destas variações, contudo, são completamente ignoradas e constituem um excelente tema a ser investigado.

Agradecimentos

Agradecemos a Márcio Borges Martins, por críticas e sugestões. Aos estagiários e bolsistas de Iniciação Científica do Laboratório de Herpetologia do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS pelo auxílio nas atividades de campo. Ao DEPRC (Departamento Estadual de Portos Rios e Canais) pelo fornecimento dos dados climáticos. À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de doutorado a RBO durante parte do período de estudo. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsas de doutorado a RBO (parte do período), e Bolsa de Produtividade em Pesquisa a MD (Processos 140451/2003-0 e 300.164/00-9, respectivamente) Ao CNPq (Processo 478190/2003-4) e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul - FAPERGS (Processo 01/1716.4) pelo financiamento da pesquisa. Ao IBAMA pela concessão das licenças para coleta de exemplares na área de estudo (Processo IBAMA 02001.006311/01-34).

Referências Bibliográficas

- Ayres, M., M. Ayres Jr., D. L. Ayres & A. S. Santos. 2003. Bioestat 3.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá / MCT-CNPq / Conservation International. Belém, PA. Brasil.
- Balestrin, R. L. 2004. Ecologia alimentar e biologia reprodutiva da cobra-da-terra, *Atractus reticulatus* Boulenger, 1885 (Serpentes, Colubridae) no sul do Brasil. Dissertação de Mestrado não publicada. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Brasil.
- Callegari-Jacques, S. M. 2003. *Bioestatística: princípios e aplicações*. Porto Alegre. Artmed Editora S/A. 264 pp.
- Cechin, S. Z. 1999. História natural de uma comunidade de serpentes na região da Depressão Central (Santa Maria), Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Doutorado não publicada. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Brasil.
- Clark Jr., D. R. 1970. Ecological study of the worm snake, *Carphophis vermis* (Kennicott). *University Kansas Publications Museum Natural History* 19: 85-194.
- Di-Bernardo, M. 1998. História natural de uma comunidade de serpentes da borda oriental do planalto das araucárias, Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Doutorado, não publicada. Universidade Estadual Paulista, Brasil.
- Gallardo, J. M. 1977. *Reptiles de los alrededores de Buenos Aires*. Buenos Aires. Editorial Universitaria de Buenos Aires. 213 pp.
- Gibbons, J. W. e R. D. Semlitsch. 1987. Activity patterns. Pp. 396-421 in: R. A. Seigel, J. T. Collins e S. S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. New York, McGraw-Hill Publishing Company.
- Gudynas, E. 1979. Notes on the ecology of *Lystrophis dorbignyi* in Uruguay. *A.S.R.A. Journal* 1: 24-33.
- Hasenack, H. e L. W. Ferraro. 1989. Considerações sobre o clima da região de Tramandaí, RS. *Pesquisas* 22: 53-70.
- Heckrotte, C. 1962. The effect of the environmental factors in the locomotory activity of the plains garter snakes (*Thamnophis radix radix*). *Animal Behaviour* 10: 193-207.
- Henderson, R. W.; J. R. Dixon e P. Soini. 1978. On the Sazonal Incidence of Tropical Snakes. *Contributions in biology and Geology* 17: 1-15.
- Hudnall, J. A. 1979. Surface activity and horizontal movements in a marked population of *Sistrurus miliaris barbouri*. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 15: 134-138.

- Huey, R. B. e E. R. Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging modes. *Ecology* 62: 991-999.
- Landreth, H. F. 1973. Orientation and behavior of the rattlesnake *Crotalus atrox*. *Copeia* 1973: 26-31.
- Lema, T. de. 1994. Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS (Série Zoologia)* 7: 41-150.
- Maciel, A. P., M. Di-Bernardo, S. M. Hartz, R. B. Oliveira e G. M. F. Pontes. 2003. Seasonal and daily activity patterns of *Liophis poecilogyrus* (Serpentes: Colubridae) on the north coast of Rio Grande do Sul, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 24: 189-200.
- Madsen, T. 1984. Movements, home range size and habit use of radio-tracked grass snakes (*Natrix natrix*) in southern Sweden. *Copeia* 1984: 707-713.
- Marques, O. A. V. 1992. História Natural de *Micrurus corallinus* (Serpentes, Elapidae). Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade de São Paulo, Brasil.
- Maschio, G. 2003. Dieta e reprodução da falsa-coral, *Oxyrhopus rhombifer rhombifer* (Serpentes, Colubridae) no sul do Brasil. Dissertação de Mestrado não publicada. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Brasil.
- Mushinsky, H. R.; J. J. Hebrard e M. G. Walley. 1980. The role of temperature on the behavioral and ecological associations of sympatric water snakes. *Copeia* 1980: 744-754.
- Oliveira, M. E. e M. Martins. 2001. When and where to find a pitviper: activity patterns and habitat use of the lancehead, *Bothrops atrox*, in Central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History* 8: 101-110.
- Oliveira, R. B. 2001. História Natural de uma população da cobra-nariguda, *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron e Duméril, 1854), da região das dunas de Magistério, Balneário Pinhal, Litoral Norte do Rio Grande do sul, Brasil. Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.
- Oliveira, R. B., M. Di-Bernardo, G. M. F. Pontes, A. P. Maciel e L. Krause. 2001. Dieta e comportamento alimentar da cobra-nariguda, *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854), no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Cuadernos de Herpetologia* 14: 117-122.
- Oliveira, R. B., G. M. F. Pontes, M. Solé, M. Di Bernardo e M. Borges-Martins. 2004. *Lystrophis dorbignyi* (nariguda) e *Helicops infrataeniatus* (cobra d'água). Predation. *Herpetological Review* 35: 70
- Orejas-Miranda, B. R. 1966. The snake genus *Lystrophis* in Uruguay. *Copeia* 2: 193-205.

- Parker, W. S. e W. S. Brown. 1972. Telemetric study of movements and ovoposition of two female *Masticophis t. taeniatus*. *Copeia* 1972: 892-895.
- Parker, W. S. e W. S. Brown. 1973. Species composition and population changes in two complexes of snakes hibernacula in northern Utah. *Herpetologica* 29: 319-326.
- Parker, W. S. e W. S. Brown. 1980. Comparative ecology of two colubrid snakes, *Masticophis t. taeniatus* and *Pituophis melanoleucos deserticola* in northern Utah. *Milwaukee Public Museum Publications in Biology and Geology* 7: 1-104
- Phelps, T. W. 1978. Seasonal movement of the snakes *Coronella austriaca*, *Vipera berus* and *Natrix natrix* in southern England. *British Journal of Herpetology* 5: 775-761.
- Platt, D. R. 1969. Natural history of hognose snakes *Heterodon platyrhinos* and *Heterodon nasicus*. *University of Kansas Publications Museum of Natural History* 18: 253-420.
- Pontes, G. F. e M. Di-Bernardo. 1988. Registros sobre aspectos reprodutivos de serpentes ovíparas neotropicais (Serpentes: Colubridae e Elapidae). *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS I*: 123-149.
- Pontes, G. F. & M. Di-Bernardo. 1997. Novo método para a marcação individual de serpentes em campo, com vistas a estudos biológicos. Pp 74 in Resumos III Congresso Argentino de Herpetologia, Corrientes.
- Pontes, G. M. F., R.B. Oliveira, M. Di-Bernardo, L. R. Gomes, A. P. Maciel e L. Montechiaro 2004. Atividade da Papa-pinto, *Philodryas patagoniensis* (Serpentes, Colubridae), no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. In Resumos I Congresso Brasileiro de Herpetologia, Curitiba [meio digital].
- Sazima, I. 1988. Um estudo de biologia comportamental da jararaca, *Bothrops jararaca*, com uso de marcas naturais. *Memórias do Instituto Butantan* 50: 83-99.
- Sazima, I. 1992. Natural history of the jararaca pitviper *Bothrops jararaca* in southeastern Brazil. Pp. 199-216 in J. A. Campbell e E. D. Brodie Jr (eds.), *Biology of the pitvipers*. Texas. Selva Publications.
- Seigel, R. A. 1986. Ecology and conservation of an endangered rattlesnake (*Sistrurus catenatus*), in Missouri, USA. *Biological Conservation* 35: 333-346.
- Shine, R. 1979. Activity patterns in Australian elapid snakes (Squamata: Serpentes: Elapidae). *Herpetologica* 35: 1-11.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3a ed. New York. W.H. Freeman and Company. 887 pp.
- SPSS, Inc. 1999. SPSS 10.0 for windows. Chicago, Ill. USA. WEB: <http://www.spss.com>.

- Strussmann, C. & I. Sazima. 1993. The snake assemblage of the Pantanal at Poconé, western Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 28: 157-168.
- Vieira, E. F. e S. R. S. Rangel. 1988. *Planície Costeira do Rio Grande do Sul: geografia física, vegetação e dinâmica sócio-demográfica*. Porto Alegre. Sagra. 256 pp.
- Vitt, L. J. 1983. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. *Herpetologica* 39: 52-66.
- Waechter, J. L. 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS (série Botânica)* 33: 49-68.
- Yanosky, A. A.; J. M. Chani & N. D. Manolidis. 1987. Análisis de las posibles influencias meteorológicas sobre el comportamiento de *Lystrophis dorbignyi* Duméril, Bibron & Duméril, 1854 (Ophidia, Colubridae). *Spheniscus* 5: 29-34.
- Yanosky, A. A.; J. R. Dixon & C. Mercolli. 1996. Ecology of the snake community at El Bagual Ecological Reserve, Northeastern Argentina. *Herpetological Natural History* 4: 97-110.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4a edição. Upper Saddle River. Prentice Hall Inc. 929 pp.
- Zuffi, M. A. L. 1999. Activity patterns in a viviparous snake, *Vipera aspis* (L.), from Mediterranean central Italy. *Amphibia-Reptilia* 20: 313-318.

**Reprodução de *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron e Duméril, 1854)
(Serpentes, Colubridae) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil**

Roberto Baptista de Oliveira, Marcos Di-Bernardo e Gláucia Maria Funk Pontes

Laboratório de Herpetologia, Museu de Ciências e Tecnologia & Faculdade de Biociências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. rbolivei@puers.br, glaufp@puers.br, madibe@puers.br.

Abstract

Information on the sexual maturity, reproductive cycle, fecundity and sexual dimorphism of *Lystrophis dorbignyi* were obtained from 537 individuals captured in an area of 333 ha covered mainly by sand dunes, located in the Coastal Plain of the State of Rio Grande do Sul, Brazil, and by the dissection and analysis of the gonads of 98 specimens from the same physiographic region, stored in scientific collections. Females reach the sexual maturity with about 260 mm of snout-vent length (SVL), and males with about 200 mm SVL. Males reach the sexual maturity in the first year of life, but some females mature in the second year. Both sexes reach similar SVL, but males have the tail relatively larger, and mature females have the body relatively heaviest. The reproduction is annual and seasonal, with vitellogenesis occurring from August to January, mating from August to December, oviposition from November to February, and hatching from January to April. The clutch size varied from three to 10 eggs, and was slightly correlated with the maternal SVL. The relative clutch mass varied from 0.19 to 0.42, but in 80% of the observations this ratio was above 0.30.

Keywords: Squamata, Serpentes, Colubridae, *Lystrophis dorbignyi*, reproductive cycle, sexual maturity, sexual dimorphism, fecundity, Coastal Plain, Rio Grande do Sul, Brazil.

Palavras chave: Squamata, Serpentes, Colubridae, *Lystrophis dorbignyi*, ciclo reprodutivo, maturidade sexual, dimorfismo sexual, fecundidade, Planície Costeira, Rio Grande do Sul, Brasil.

Introdução

A história de vida de um organismo é composta em grande parte por características relacionadas à reprodução, como modo reprodutivo, frequência reprodutiva, tamanho das desovas ou ninhadas, tamanho ao nascer, e idade e tamanho com que a maturidade sexual é atingida, entre outras (Pough *et al.* 2004). Em lagartos e serpentes, as correlações entre a idade e o tamanho com que os indivíduos atingem a maturidade, o tamanho médio dos adultos, e o número de filhotes, são usualmente positivas, revelando padrões reconhecidos como gerais (Dunham *et al.* 1988). A idade e o tamanho com que os indivíduos atingem a maturidade sexual variam interespecificamente, e também intraespecificamente, em decorrência das diferenças intersexuais já registradas para a maioria das serpentes (Parker e Plummer 1987). Estas diferenças são consequência dos diferentes custos reprodutivos e estratégias de vida de machos e fêmeas, e são apontadas como um dos mecanismos responsáveis pela existência de dimorfismo sexual no tamanho corpóreo da maioria das espécies de serpentes estudadas (Shine 1993).

Segundo a teoria Darwiniana, a seleção natural favorece características que maximizam as taxas reprodutivas, mas taxas relativamente baixas são observadas em

várias espécies (Shine 1992), provavelmente em função dos altos custos reprodutivos (energia, tempo e risco de mortalidade) e das restrições ambientais, genéticas, comportamentais, fisiológicas e morfológicas, que impedem os organismos de se reproduzirem em altas taxas (Williams 1966, Shine 1992). A fecundidade tem sido extensivamente abordada na literatura, e considerada um importante componente relacionado ao sucesso reprodutivo de fêmeas (Bonnet *et al.* 2001, Lourdais *et al.* 2003), mas outros fatores determinantes já foram identificados, para serpentes e lagartos (e.g. Olsson e Shine 1997, Madsen e Shine 1998).

Lystrophis dorbignyi é um colubrídeo ovíparo que ocorre na América do Sul meridional (Paraguai, Argentina, extremo sul do Brasil e Uruguai), onde ocupa exclusivamente ambientes abertos (Gudynas 1979, Lema 1994, Oliveira *et al.* 2001). As informações sobre sua biologia reprodutiva consistem principalmente de registros de desovas, nascimentos em cativeiro e observações ocasionais de acasalamentos, principalmente para populações do Uruguai e Argentina (e.g. Orejas-Miranda 1966, Gallardo 1977, Gudynas 1979). Leitão-de-Araújo (1978) e Pontes e Di-Bernardo (1988) apresentaram os únicos dados reprodutivos (informações sobre desovas) para populações do Rio Grande do Sul.

Neste estudo são apresentadas informações sobre maturidade sexual, dimorfismo sexual, ciclo reprodutivo e fecundidade de *Lystrophis dorbignyi* no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, obtidas a partir de um número expressivo de observações na natureza, e da dissecação de exemplares depositados em coleções .

Material e Métodos

O Litoral Norte do Rio Grande do Sul constitui-se em uma planície de dunas móveis intercaladas por pequenas depressões, que ficam alagadas nos períodos de pluviosidade elevada. A cobertura vegetal é escassa, não superior a 5%, e composta principalmente por gramíneas (Waechter 1985). O clima, segundo a classificação de Köppen, é do tipo “Cfa” ou Subtropical Úmido (Vieira e Rangel 1988, Hasenack e Ferraro 1989). As temperaturas médias mensais variam de 15,4° C em julho a 24,8° C em fevereiro, com média anual de 20,0° C (Hasenak e Ferraro 1989). A precipitação, embora quase uniforme durante o ano, mostra um pequeno aumento no inverno, e varia de 920 a 2042,4 mm anuais, com média de 1322,9 mm (Hasenak e Ferraro 1989).

As observações naturalísticas foram realizadas de julho de 1998 a junho de 2004 e ocorreram integralmente em uma área de 333 ha composta predominantemente por dunas costeiras, localizada em Magistério (30°21' S e 50°17' W), município Balneário Pinhal (Figura 1). Durante este período, os dados meteorológicos (Figura 2) foram obtidos junto à Estação Meteorológica do Departamento Estadual de Portos Rios e Canais (DEPRC), situada no município de Imbé, Litoral Norte do Rio Grande do Sul, distante cerca de 35 km, em linha reta, da área de dunas estudada. Os dados complementares às informações obtidas em campo resultaram da análise de 98 espécimes (68 ♀ e 30 ♂) procedentes da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, entre os municípios de Torres (29°20' S, 49°43' W) e São José do Norte (32°00' S, 52°00' W), depositados nas coleções herpetológicas do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP), Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN), e Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (DZUFRGS) (Apêndice).

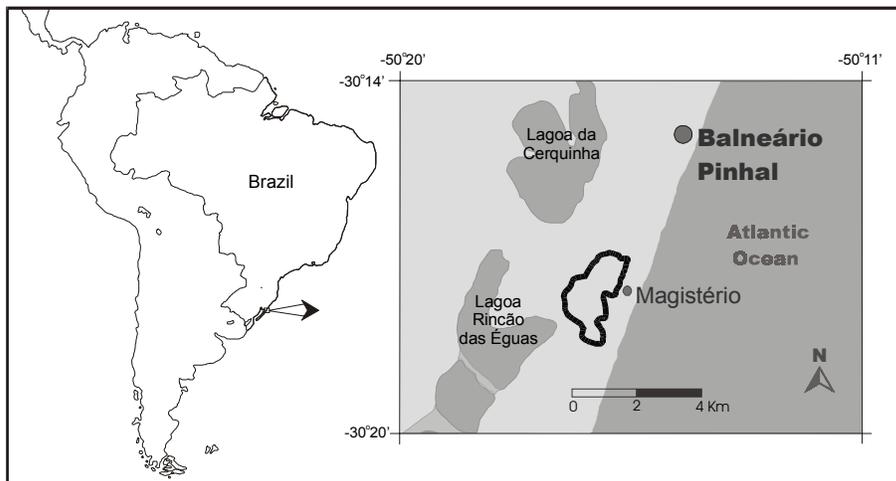


Figura 1- Localização da área de estudo (polígono irregular com borda preta).

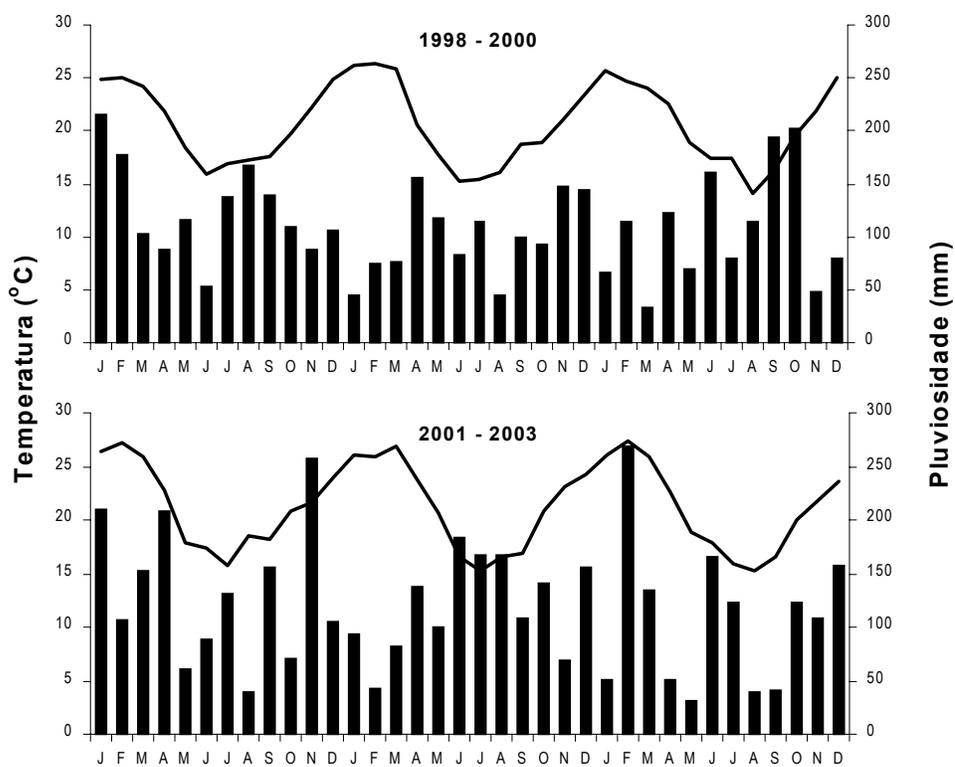


Figura 2. Temperatura mensal média e precipitação mensal registradas de janeiro de 1998 a dezembro de 2003, na Estação Meteorológica do Departamento Estadual de Portos, Rios e Canais, situada no município de Imbé, Rio Grande do Sul, a cerca de 35 km da área de estudo.

Os espécimes foram medidos (comprimento rostro-cloacal ou CRC, em mm) com fita métrica milimetrada, e dissecados para a análise das gônadas e determinação da condição reprodutiva. Foram consideradas maduras as fêmeas portadoras de folículos vitelogênicos (> 8 mm) ou ovos nos ovidutos, e os machos portadores de dutos deferentes enovelados e opacos (cf. Shine 1980, 1982). Para os exemplares cuja condição dos dutos deferentes foi de determinação duvidosa, foram realizados cortes histológicos transversais da região mediana dos testículos, para constatar a presença ou ausência de espermatozóides. Os cortes foram montados em lâminas, corados por Hematoxilina-Eosina e visualizados em microscópio óptico. Indivíduos vivos tiveram a maturidade sexual inferida com base no CRC dos indivíduos dissecados.

O dimorfismo sexual foi analisado a partir de uma amostra de 537 indivíduos vivos (277 ♂ e 260 ♀) capturados na área das dunas de Magistério, e 100 indivíduos (40 ♂ e 60 ♀) nascidos em cativeiro, originados por fêmeas coletadas grávidas na mesma área. Todos indivíduos coletados foram levados para laboratório, onde foram medidos (CRC e comprimento da cauda, CC, ambos anotados em mm e aferidos com fita métrica milimetrada) e pesados (em gramas, utilizando dinamômetros marca Pesola). Em seguida os exemplares foram marcados com tatuagem à quente nas escamas ventrais (cfme. Pontes e Di-Bernardo 1997) e soltos nos respectivos locais de captura. A análise do dimorfismo sexual foi realizada sob um contexto biométrico, sendo comparados machos e fêmeas em relação às medidas de CRC, CC e massa. Para os indivíduos coletados mais de uma vez, foram utilizados os dados da primeira captura. Para evitar a inclusão de fêmeas possivelmente grávidas na análise da massa corporal, foram utilizados apenas os dados dos indivíduos maduros coletados fora do período reprodutivo, entre março e julho.

As medidas de CRC foram comparadas através do teste t de Student. Diferenças no CC e massa foram investigadas através da comparação entre as regressões destas medidas pelo CRC (variável independente). A homogeneidade das inclinações foi testada através de análises de variância (ANOVA), e os interceptos foram comparados utilizando análises de covariância (ANCOVA). Para atender os pressupostos de linearidade e homocedasticidade, os dados foram transformados em seus logaritmos naturais.

O período de vitelogênese foi determinado a partir da distribuição sazonal dos maiores folículos presentes nas fêmeas dissecadas. O período de acasalamento foi determinado a partir de observações de cópulas na área de estudo. Fêmeas grávidas foram mantidas em cativeiro até a desova, sendo em seguida soltas nos respectivos locais de captura. Dentro de 48 horas a contar da desova, os ovos foram contados, pesados, medidos e incubados em vermiculita umedecida, a uma temperatura aproximada de 28°C. Após o nascimento, os filhotes foram contados, pesados, medidos, marcados e soltos nos locais de captura das respectivas mães. A massa relativa da desova (MRD) foi calculada como sendo a razão massa da desova / massa total da fêmea incluindo a desova (cf. Seigel e Fitch 1984). As relações entre as medidas dos ovos, filhotes e das fêmeas foram investigadas através das análises de regressão linear e correlação linear de Pearson.

A frequência reprodutiva foi estimada a partir da proporção de fêmeas grávidas, entre todas fêmeas maduras, encontradas durante o período reprodutivo (cf. Plummer 1983, 1984, Shine 1981, 1983). Proporção inferior a 50% é indicativa de ciclo bianual (e.g. Fitch 1949, Glissmeyer 1951, Tinkle 1962). Para o cálculo da proporção de fêmeas maduras grávidas por estação reprodutiva, utilizou-se apenas os encontros ocorridos no mês de novembro, visto que em outubro muitas fêmeas ainda não possuem folículos

desenvolvidos o suficiente para serem percebidos por palpação, e em dezembro diversas já efetuaram desova.

Anteriormente às análises estatísticas, os dados foram testados quanto à normalidade e homogeneidade das variâncias utilizando-se os testes Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente. Em todas as análises foi considerado $\alpha = 0,05$. Valores médios foram apresentados ao longo do texto com ± 1 desvio padrão. As análises estatísticas foram feitas com o programa SPSS 10.0 for Windows (SPSS Inc. 1999).

Resultados

Maturidade sexual.

O CRC das fêmeas ($n = 67$) variou de 178 a 469 mm e a menor fêmea madura (com folículos vitelogênicos) mediu 257 mm (Figura 3).

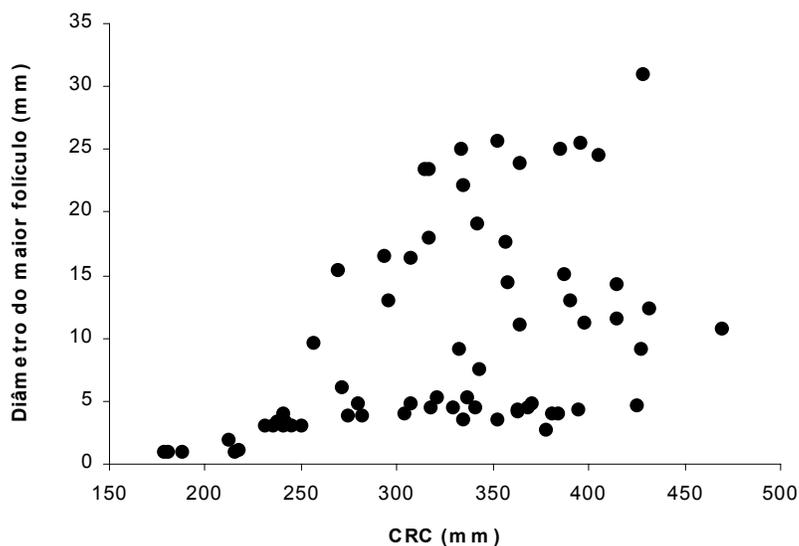


Figura 3- Relação entre o tamanho do maior folículo e o comprimento rostro-cloacal (CRC) das fêmeas de *Lystrophis dorbignyi*.

O CRC dos machos ($n = 31$) variou de 160 a 451 mm e o menor macho maduro mediu 192 mm (Figura 4). Apenas dois machos imaturos foram analisados, sendo que um apresentava CRC = 207 mm, superior ao de dois machos maduros (Figura 4). Todos os machos com mais de 207 mm de CRC eram sexualmente maduros (Figura 4).

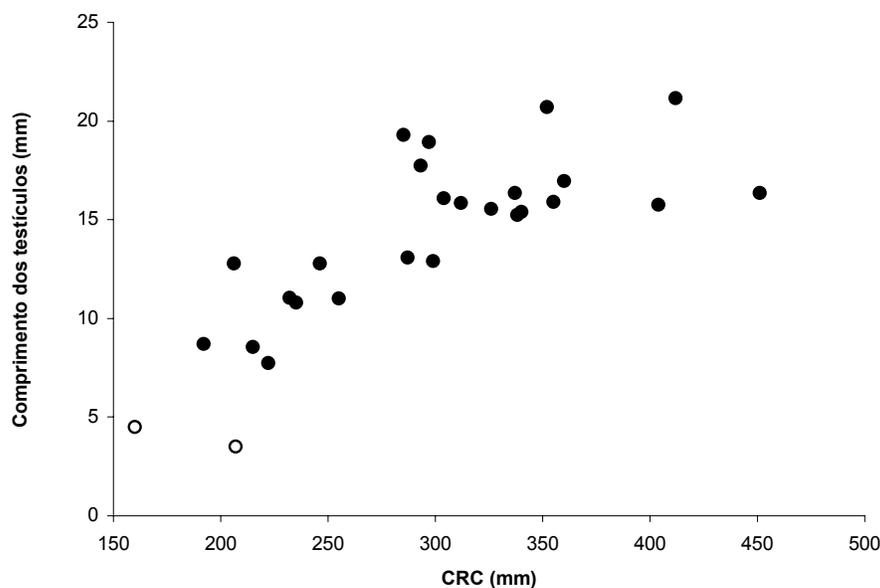


Figura 4- Relação entre o comprimento médio dos testículos e o comprimento rostro-cloacal dos machos de *Lystrophis dorbignyi*. Círculos abertos: indivíduos imaturos. Círculos fechados: indivíduos maduros.

A distribuição sazonal das classes de tamanho dos indivíduos de *Lystrophis dorbignyi* indica que machos atingem a maturidade sexual já na estação reprodutiva seguinte ao nascimento (Figura 5). O encontro de fêmeas de pequeno tamanho ao final do ano evidencia que muitos indivíduos deste sexo não atingem a maturidade no primeiro período reprodutivo após o nascimento (Figura 5).

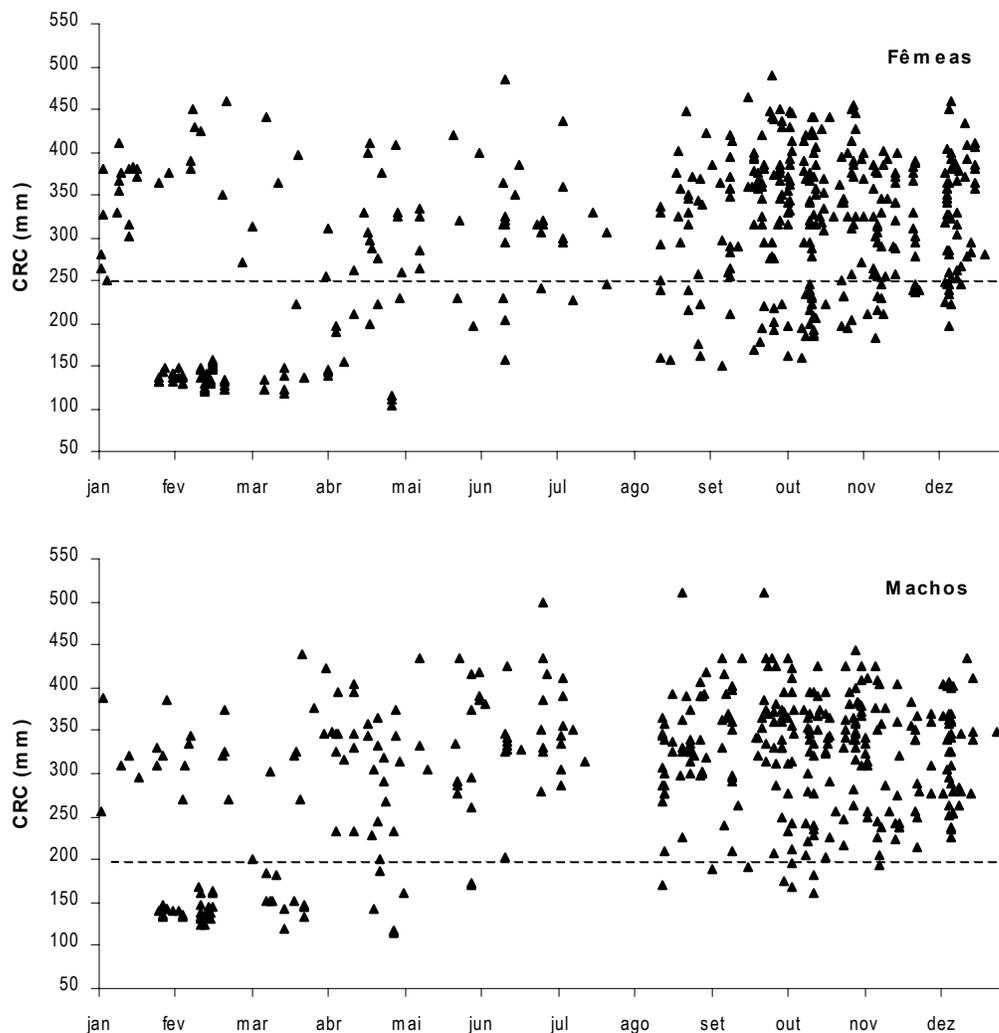


Figura 5- Distribuição sazonal do comprimento rostro-cloacal (CRC) de fêmeas (acima) e machos (abaixo) de *Lystrophis dorbignyi*. Linha pontilhada representa o CRC dos menores indivíduos maduros analisados.

Dimorfismo sexual.

O CRC das fêmeas ($n = 337$) variou de 104 a 490 mm e o CRC dos machos ($n = 300$) variou de 114 a 500 mm (Figura 6). Não houve diferença significativa entre o CRC de fêmeas e machos recém-nascidos ($n = 60♀$ e $40♂$; $\bar{x} = 134,9 \pm 10,9$ mm e $\bar{x} = 136,8 \pm 10,9$ mm, respectivamente; $t = 0,85$; $gl = 98$; $P = 0,397$). O CRC médio das fêmeas maduras foi significativamente maior que o de machos maduros ($n = 118♀$ e $239♂$; $\bar{x} =$

351,1 ± 45,0 mm e $\bar{x} = 321,3 \pm 57,20$ mm, respectivamente; $t = 6,04$; $gl = 425$; $P < 0,001$), mas não houve diferença significativa entre os 20 maiores indivíduos de cada sexo ($\bar{x} \text{♀} = 434,2 \pm 25,1$ mm e $\bar{x} \text{♂} = 422,4 \pm 21,6$ mm; $t = 1,595$; $gl = 38$; $P = 0,119$).

Machos apresentaram caudas significativamente mais longas que as fêmeas do mesmo tamanho em todas as faixas de tamanho analisadas (Figura 6).

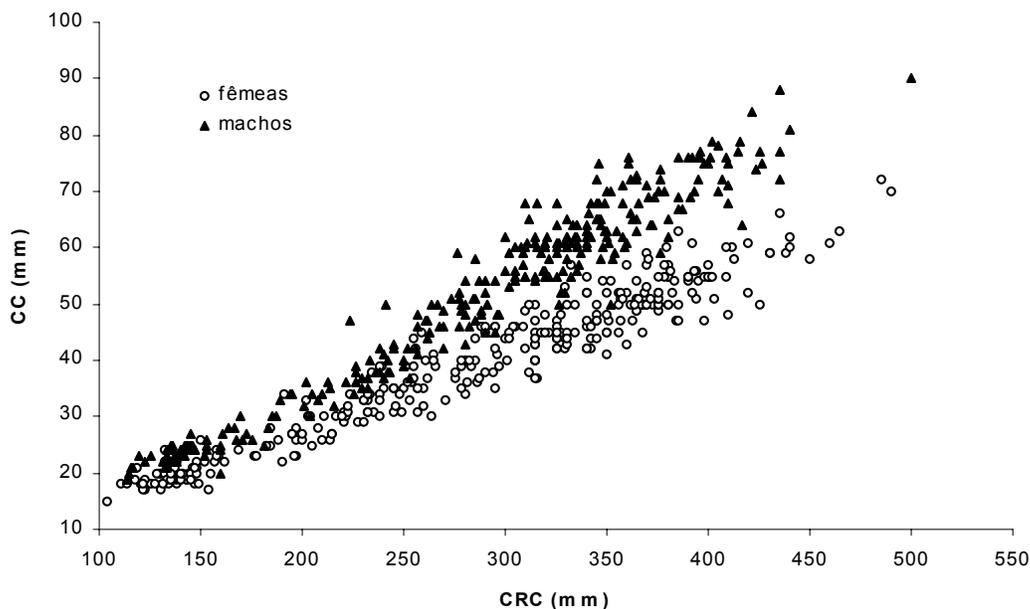


Figura 6- Relação entre o comprimento da cauda (CC) e o comprimento rostro-cloacal (CRC) de fêmeas (círculos) e machos (triângulos) de *Lystrophis dorbignyi*.

Considerando apenas os indivíduos nascidos em cativeiro (60 ♀ e 40 ♂), as regressões do comprimento da cauda sobre o CRC não diferiram quanto às inclinações ($F_{1,96} = 1,37$; $P = 0,245$) mas foram significativamente diferentes em relação aos interceptos ($F_{1,97} = 179,86$; $P < 0,001$). Considerando os indivíduos maduros ($n = 188 \text{♀}$ e 238♂), as regressões diferiram quanto às inclinações ($F_{1,422} = 17,49$; $P < 0,001$). A correlação entre o comprimento relativo da cauda (razão entre o comprimento da cauda e

o CRC) e o CRC foi negativa para as fêmeas ($n = 335$; $r = -0,16$; $P < 0,001$) e positiva para os machos ($n = 299$; $r = 0,44$; $P < 0,001$).

A massa dos filhotes de *Lystrophis dorbignyi* nascidos em cativeiro variou de 2,50 a 4,50 g em machos ($\bar{x} = 3,44 \pm 0,47$ g; $n = 40$) e de 2,50 a 4,65 g em fêmeas ($\bar{x} = 3,37 \pm 0,48$ g; $n = 60$), não havendo diferenças intersexuais nas inclinações ($F_{1,96} = 0,96$; $P = 0,330$) e nos interceptos ($F_{1,97} = 0,03$; $P = 0,858$) das regressões da massa sobre o CRC (Figura 7). As regressões da massa sobre o CRC de indivíduos maduros coletados entre março e julho ($n = 28$ ♀ e 56 ♂) não diferiram quanto às inclinações ($F_{1,80} = 0,49$; $P = 0,488$), mas foram significativamente diferentes em relação aos interceptos ($F_{1,81} = 5,49$; $P = 0,022$), sendo as fêmeas relativamente mais pesadas que machos de mesmo CRC (Figura 7).

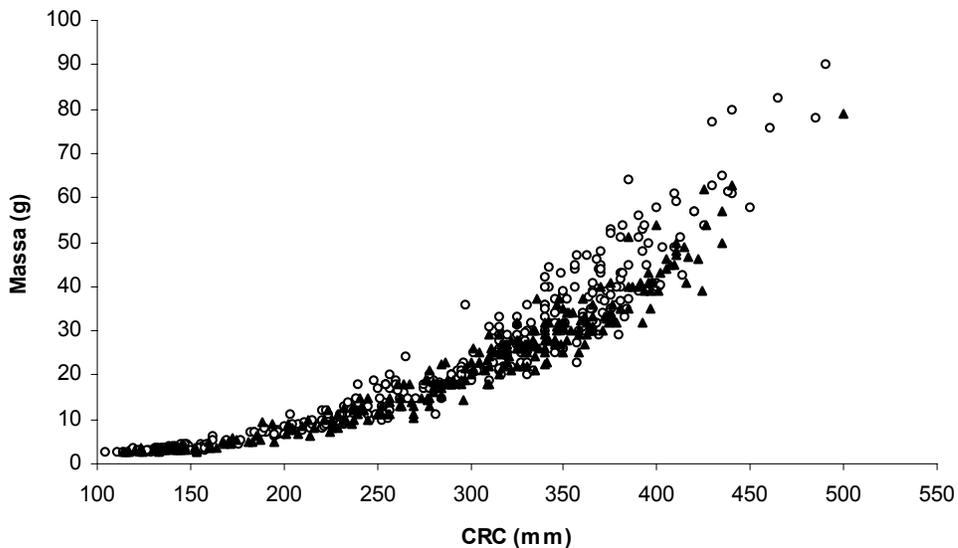


Figura 7- Relação entre massa e o comprimento rostro-cloacal (CRC) de fêmeas (círculos) e machos (triângulos) de *Lystrophis dorbignyi*.

Tabela 1- Ocorrência sazonal de fêmeas com folículos vitelogênicos, acasalamentos, fêmeas grávidas, desovas e nascimentos de *Lystrophis dorbignyi*. "X" representa presença. Valores representam o número de observações. Valores entre parênteses correspondem ao número de ninhadas.

	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr
Vitelogênese	X	X	X	X	X	X			
Acasalamento	1	1	4	1	1				
Fêmeas grávidas		1	15	31	11	2	1		
Desovas				14	7	3	2		
Nascimentos						20 (4)	55 (11)	15 (4)	10 (2)

Tamanho e massa relativa das desovas

O número de ovos variou de três a 10 por desova ($\bar{x} = 5,3 \pm 1,6$ ovos, $n = 26$) e o número de folículos vitelogênicos variou de três a 12 por fêmea ($\bar{x} = 5,3 \pm 2,1$ folículos, $n = 24$). Não foi observada diferença significativa entre as médias do número de ovos por desova e do número de folículos em vitelogênese secundária por fêmea ($t = 0,30$; $gl = 48$; $P = 0,976$); provavelmente todos os folículos vitelogênicos são convertidos em ovos. O número de ovos ou folículos em vitelogênese secundária foi positivamente relacionado ao CRC das fêmeas, mas o coeficiente de determinação foi baixo ($r^2 = 0,086$; $F = 4,50$; $gl = 47$; $P = 0,039$). A massa média dos ovos por desova foi positivamente relacionada ao CRC das fêmeas ($r^2 = 0,236$; $F = 7,42$; $gl = 24$; $P = 0,012$). A massa relativa das desovas (MRD) variou de 0,19 a 0,42 ($\bar{x} = 0,34 \pm 0,05$; $n = 25$), mas em 80% das observações ($n = 20$) a MRD ficou acima de 0,30 (Figura 9).

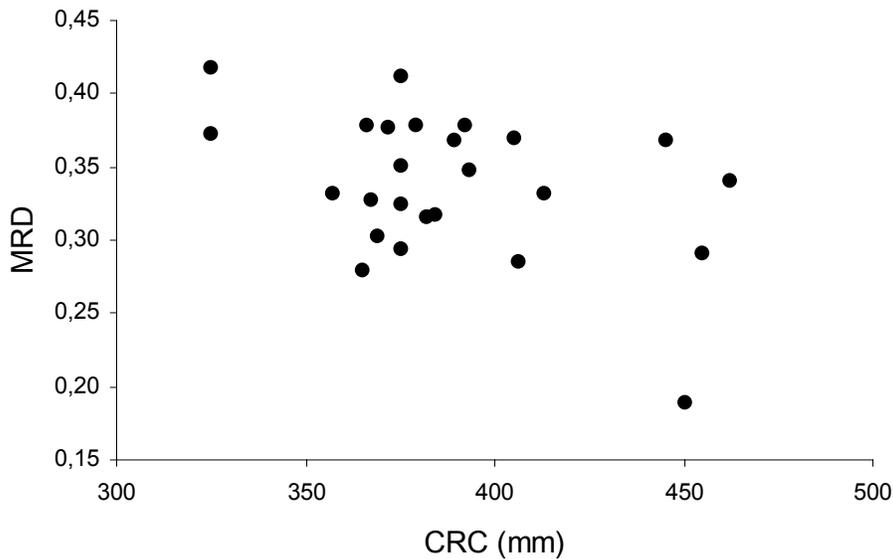


Figura 9 -Relação entre a massa relativa da desova (MRD) e o comprimento rostro-cloacal maternal de *Lystrophis dorbignyi*.

O tamanho (CRC e massa) médio dos filhotes por ninhada foi fortemente correlacionado com a massa média dos ovos ($n = 21$; $r = 0,819$; $P < 0,001$ e $r = 0,879$; $n = 21$; $P < 0,001$, respectivamente). A correlação entre o tamanho (CRC e massa) médio dos filhotes por ninhada e o CRC das fêmeas foi regular e positiva, mas ficou no limite de significância ($n = 21$; $r = 0,427$; $P = 0,054$ e $r = 0,430$; $P = 0,052$, respectivamente).

Frequência reprodutiva

A percentagem de fêmeas maduras encontradas grávidas nos meses de novembro dos anos 1998 a 2003 variou de 46,7 a 80,0% ($\bar{x} = 65,5\%$) (Tabela 2). A ocorrência de reprodução anual foi confirmada por duas fêmeas (# de campo 136 e 1098) capturadas grávidas em duas estações reprodutivas seguidas.

Tabela 2- Número e percentagem de fêmeas adultas de *Lystrophis dorbignyi* encontradas grávidas no mês de novembro entre 1998 e 2003.

Ano	Nº fêmeas grávidas	Nº total de fêmeas	% de fêmeas grávidas
1998	5	7	71,4
1999	10	14	71,4
2000	9	12	75,0
2001	4	5	80,0
2002	7	15	46,7
2003	1	2	50,0
TOTAL	36	55	65,5

Algumas observações indicam a possibilidade das fêmeas de *L. dorbignyi* efetuarem mais de uma desova por estação reprodutiva. O indivíduo MCP 11405 foi coletado em 8 de novembro de 1999 e mantido em cativeiro até a desova, que ocorreu 14 dias depois. Em 3 de dezembro o indivíduo foi sacrificado e dissecado, apresentando folículos bem desenvolvidos, com cerca de 10 mm de comprimento cada. Em duas ocasiões foram registradas cópulas logo após as fêmeas terem desovado. A primeira observação ocorreu em 2 de novembro de 2000 quando uma fêmea (# campo 410, CRC = 455 mm) foi encontrada desovando enterrada na areia, a cerca de 20 cm de profundidade, com outros quatro machos próximos a ela (# de campo 440, CRC = 444 mm; # campo 513, CRC = 360 mm; # campo 723, CRC = 347 mm; # campo 750, CRC = 340 mm). Dois machos estavam enrodilhados um ao outro na superfície da areia, outro estava logo abaixo da superfície e o quarto macho estava a cerca de 10 cm de profundidade. Os cinco indivíduos foram coletados e acondicionados juntos em terrário, onde a fêmea terminou de desovar. Após desovar, a fêmea entrou em cópula com o macho # 440. Outra fêmea (# 435), capturada grávida e mantida em cativeiro até a desova, foi solta na manhã do dia 25

de novembro de 2000, e reencontrada em cópula na manhã seguinte. Em outras duas ocasiões, ocorridas em 6 e 15 de novembro de 1999, foram encontrados machos cortejando fêmeas grávidas, que desovaram poucos dias depois. Uma fêmea (# 1574) foi capturada aparentemente grávida (percepção por palpação) em 1 de novembro de 2002, pesando 58 g, e recapturada, também aparentemente grávida, em 1 de janeiro de 2003, pesando 54 gramas.

Discussão

Maturidade e dimorfismo sexual

Embora muitas espécies de animais cessem o crescimento após atingirem a maturidade sexual, répteis usualmente maturam quando atingem pequena proporção do tamanho assintótico (Shine e Charnov 1992, Stamps 1993). Entre os Squamata, a razão entre o tamanho em que a maturidade sexual é atingida e o tamanho assintótico é relativamente constante, embora alometricamente relacionada ao tamanho absoluto do corpo, ou seja, espécies maiores tendem a atingir a maturidade com uma proporção menor do tamanho máximo atingido (Andrews 1982, Shine e Charnov 1992). Para *Lystrophis dorbignyi*, o tamanho relativo da maturidade (considerado o CRC dos menores indivíduos maduros) foi de 0,52 e 0,38 para fêmeas e machos, respectivamente. Estes valores são de modo geral baixos quando comparados aos calculados, a partir de dados da literatura, para os Xenodontini *Erythrolamprus aesculapii* (♀ = 0,74; ♂ = 0,59; Marques 1996), *Liophis poecilogyrus* (♀ = 0,61; ♂ = 0,57; Maciel 2001), *Waglerophis merremii* (♀ = 0,42; ♂ = 0,57; Jordão 1996) e *Xenodon newwiedii* (♀ = 0,67; ♂ = 0,47; Jordão 1996) do sul e sudeste do Brasil, apesar destas espécies atingirem maior CRC que *L.*

dorbignyi (exceto machos de *L. poecilogyrus*). De modo geral, machos atingem a maturidade sexual antes que fêmeas (Parker e Plummer 1987). Shine (1978a) sugeriu que os diferentes custos reprodutivos são responsáveis pelos padrões de bimaturismo em serpentes. Sob esta perspectiva, embora machos e fêmeas de *Lystrophis dorbignyi* atinjam tamanho máximo semelhante (e possivelmente apresentem padrão de crescimento similar), a maturação prematura dos machos deve estar relacionada ao seu mais baixo custo reprodutivo.

Diferenças intersexuais no tamanho corpóreo de filhotes recém-nascidos são raros entre serpentes (Shine e Bull 1977, Fitch 1981), mas já foram registradas para algumas espécies (Solórzano e Cerdas 1989, Johnston 1987, Seigel 1992). Em muitas espécies, embora machos e fêmeas nasçam com mesmo tamanho, as taxas de crescimento são diferentes e, juntamente com diferenças na idade de maturação sexual, determinam dimorfismo sexual em estágios posteriores da vida (Shine 1990). Fêmeas atingem maior tamanho que os machos conspecíficos em dois terços das espécies já estudadas (Shine 1978a, 1978b, Fitch 1981). Segundo Shine (1993), os mecanismos responsáveis por essa diferença são a maturação prematura em machos, combinada com a redução do crescimento, após a maturidade ser alcançada, em ambos os sexos. Comprimentos rostro-cloacais superiores ao dos machos conspecíficos foram registrados para fêmeas dos Xenodontini *Erythrolamprus aesculapii*, *Liophis jaegeri*, *L. poecilogyrus*, *Waglerophis merremii* e *Xenodon newwedii* (Marques 1996, Di-Bernardo 1998, Maciel 2001, Jordão 1996). Os dados obtidos no presente estudo mostram que machos e fêmeas de *L. dorbignyi* nascem com CRC semelhantes, atingem aproximadamente o mesmo tamanho em idades avançadas e, provavelmente, possuem padrão de crescimento similar ao longo

da vida. As fêmeas maduras apresentam CRC médio superior ao dos machos maduros, diferença decorrente do menor tamanho com que machos atingem a maturidade; quando são comparados apenas os maiores indivíduos de cada sexo, esta diferença desaparece. Usualmente, os machos atingem tamanho corporal igual ou superior ao das fêmeas conspecíficas nas espécies em que há combate entre eles durante o período de acasalamento (Gibbons 1972, Shine 1993). Madsen e Shine (1993a) observaram também a influência da densidade populacional sobre a seleção do maior tamanho em machos. Estudando uma população de *Vipera berus* na Suécia, estes autores verificaram que, em anos com pequeno número de fêmeas reprodutivas, os combates foram determinantes no sucesso reprodutivo dos machos, mas nos anos com grande densidade de fêmeas reprodutivas, machos pequenos e grandes obtiveram o mesmo sucesso. No presente estudo, foram registradas duas situações que poderiam ser indicativas da existência de seleção a favor de machos maiores em *L. dorbignyi*. Na primeira situação foi encontrado um macho (# 457, CRC = 376 mm) cortejando uma fêmea (# 155, CRC = 384 mm), com outro macho menor ao lado (# 458, CRC = 285 mm). Na segunda ocasião, quatro machos foram encontrados juntos, próximos a uma fêmea que fazia desova (ver item "Frequência Reprodutiva" em "Resultados" para detalhes). Os cinco indivíduos foram colocados no mesmo terrário, e após a fêmea terminar de desovar, ainda no mesmo dia, copulou com o maior macho. Embora não tenha sido observado qualquer comportamento de combate entre os machos desta espécie, é possível que alguma interação entre eles ocorra. Durante o desenvolvimento deste trabalho, *L. dorbignyi* foi a espécie mais frequentemente encontrada na área de estudo, apresentando grande densidade populacional e um número de machos maduros (n = 239) bastante superior ao de fêmeas maduras (n = 198). Neste

caso, a alta densidade populacional da espécie e o maior número de machos maduros, em relação às fêmeas maduras, pode estar desencadeando algum processo competitivo entre eles, e determinando seleção em favor de machos de maior tamanho.

O dimorfismo sexual no tamanho da cauda, com machos apresentando caudas relativamente maiores que fêmeas, é um padrão comum em serpentes (King 1989, Shine 1993), e existem diversas possíveis hipóteses não excludentes que tentam explicar sua evolução (King 1989, Shine 1993, Shine *et al.* 1999). Uma das hipóteses (*Morphological Constraint Hypothesis*) sugere que a cauda dos machos é proporcionalmente maior para poder alojar os hemipênis e músculos retratores associados (King 1989). Outra hipótese (*Female Reproductive Output Hypothesis*) sugere que a cauda das fêmeas é relativamente menor, como resultado secundário da seleção que atua para aumentar a capacidade reprodutiva, através do aumento dos ovidutos (King 1989). Uma terceira hipótese (*Male Mating Ability Hypothesis*) propõe que a seleção sexual favorece caudas relativamente longas em machos durante a corte (King 1989). King (1989) analisou dados de 104 espécies de colubrídeos e encontrou suporte para as duas primeiras hipóteses, mas não para a terceira. Porém, alguns autores (e.g. Madsen e Shine 1993b, Shine *et al.* 1999) observaram que machos de *Natrix natrix* e *Thamnophis sirtalis parietalis* com caudas mais longas que a de machos conspecíficos obtiveram maior sucesso reprodutivo. Estes indivíduos efetivaram mais cópulas devido à capacidade de afastar ativamente a cauda de outros machos da proximidade da cloaca das fêmeas ("*tail wrestling*") durante a formação de bolas reprodutivas ("*mating balls*"). Embora o presente estudo não traga informações sobre o sucesso reprodutivo dos machos de *L. dorbignyi*, algumas observações indicam que o maior comprimento de suas caudas, em relação ao das fêmeas, não reflete apenas

diferenças relacionadas à necessidade de abrigar os hemipênis (*Morphological Constraint Hypothesis*) ou aumentar a capacidade reprodutiva das fêmeas (*Female Reproductive Output Hypothesis*). O registro do agrupamento de quatro machos junto a uma fêmea confirma que, se estes não são freqüentes, ocorrem ao menos de forma eventual. Nestes agrupamentos o tamanho da cauda pode ser determinante para um macho obter vantagem sobre os demais e acasalar com a fêmea, semelhante ao observado para *Natrix natrix* e *Thamnophis sirtalis parietalis*. Sustentando a hipótese da importância do maior tamanho da cauda para os machos de *L. dorbignyi*, está o aumento proporcional desta estrutura ao longo do crescimento individual. Após atingir a maturidade, machos não necessitariam continuar a alocar energia para desenvolver caudas cada vez maiores, se este aumento não tivesse algum reflexo positivo em relação ao sucesso reprodutivo.

Em muitas espécies de serpentes, fêmeas possuem o corpo mais pesado do que machos conspecíficos de mesmo comprimento (Semlitsch e Moran 1984, Macartney *et al.* 1990, Shine 1993). Segundo Shine (1993), esta diferença pode ser decorrente da seleção sexual ligada à fecundidade, ou seja, o corpo mais robusto das fêmeas proporcionaria mais espaço para alojar materiais reprodutivos. Segundo Shine (1993), dados desta natureza são difíceis de interpretar devido às grandes mudanças morfológicas que afetam as relações entre a massa e o comprimento das fêmeas por ocasião da reprodução. Contudo, para *L. dorbignyi*, mesmo a utilização de medidas de espécimes maduros coletados fora do período reprodutivo demonstraram que as fêmeas são mais pesadas que os machos de mesmo comprimento. Possivelmente, em *L. dorbignyi* a seleção atua sobre as fêmeas favorecendo uma maior robustez do corpo, permitindo a

produção de ovos maiores, que originam filhotes maiores, presumivelmente mais aptos a sobreviverem.

Ciclo Reprodutivo

A presença de folículos bem desenvolvidos em uma fêmea coletada em meados de agosto indica que o período de vitelogênese inicia provavelmente em julho, supondo uma taxa de desenvolvimento folicular rápida, conforme sugerido por Keogh *et al.* (2000).

A reprodução sazonal é o padrão mais freqüente para serpentes de regiões com clima temperado, tanto no hemisfério sul como no norte (Seigel e Ford 1987). No sul do Brasil, sazonalidade reprodutiva foi registrada em todas as espécies para as quais existem informações sobre o ciclo reprodutivo, independente da linhagem filogenética a que pertencem (e.g. Pontes e Di-Bernardo 1988, Di-Bernardo 1998, Cechin 1999, Aguiar e Di-Bernardo, no prelo). Entre os Xenodontini, reprodução sazonal foi demonstrada para sete espécies no extremo sul do Brasil: *Liophis flavifrenatus*, *L. jaegeri*, *L. miliaris*, *L. poecilogyrus*, *Lystrophis dorbignyi*, *Waglerophis merremii* e *Xenodon neuwiedii* (Leitão-de-Araújo 1978, Pontes e Di-Bernardo 1988, Di-Bernardo 1998). Por outro lado, reprodução assazonal foi constatada para diversas espécies desta Tribo em outras regiões do Brasil. Jordão (1996) e Marques (1998) observaram assazonalidade reprodutiva para *Xenodon neuwiedii* nos estados de São Paulo e Paraná. Jordão (1996) encontrou folículos vitelogênicos nos espécimes de *W. merremii* coletados entre abril e janeiro em São Paulo, e entre agosto e janeiro no Paraná; para essa mesma espécie, na Caatinga, Vitt (1983) observou período reprodutivo extenso Caatinga. Marques (1996) registrou reprodução assazonal em *Erythrolamprus aesculapii* no sudeste do Brasil. Reprodução assazonal foi

verificada também em *Liophis reginae*, *L. typhlus* e *Xenodon severus* na região amazônica (Dixon e Soini 1986, Martins 1994) e *L. poecilogyrus* na Caatinga (Vitt e Vangilder 1983). Segundo Di-Bernardo (1998) e Marques (1998), espécies da tribo Xenodontini parecem ter a capacidade de se reproduzirem continuamente mas, em algumas regiões, a reprodução é restringida por fatores ambientais. Shine (1977) sugeriu que o sincronismo do ciclo reprodutivo de serpentes de regiões com clima temperado é resultante da necessidade de temperaturas mais elevadas para o desenvolvimento dos ovos, e também para assegurar nascimentos em épocas com grande disponibilidade de recursos alimentares. Na área de estudo, *L. dorbignyi* possui dieta composta por poucas espécies de anfíbios anuros (Oliveira *et al.* 2001), que poderiam estar disponíveis por curto período de tempo e restringir o período reprodutivo. No entanto, os dados levantados por Leitão-de-Araújo (1978), Pontes e Di-Bernardo (1988) e Di-Bernardo (1998) demonstraram que, no Rio Grande do Sul, o período de desovas e nascimentos é muito semelhante para todas as espécies ovíparas já estudadas, independentemente das linhagens filogenéticas a que pertencem e dos recursos alimentares que utilizam. Aparentemente, a temperatura ambiente é o fator que condiciona a curta estação reprodutiva de *L. dorbignyi* na área de estudo.

Tamanho e massa relativa das desovas e frequência reprodutiva

A inexistência de diferença entre o número de folículos vitelogênicos e o número de ovos por desova aparentemente indica que, de modo geral, todos os folículos são convertidos em ovos. O mesmo foi sugerido por Aguiar e Di-Bernardo (no prelo), que

também não encontraram diferença entre o número de folículos vitelogênicos e o número de embriões em *Helicops infrataeniatus*.

A alta correlação entre o tamanho das desovas e o comprimento rostro-cloacal das fêmeas que as produzem foi demonstrada para diversas espécies de serpentes sul-americanas pertencentes a diferentes linhagens filogenéticas (e.g. Jordão 1996, Jordão e Bizerra 1996, Marques 1996, Marques e Puerto 1998, Maciel 2001). Para *L. dorbignyi*, o número de ovos foi positivamente relacionado ao CRC das fêmeas, mas a relação foi muito fraca indicando que o comprimento da fêmea explica pouco da variação no tamanho das desovas. Por outro lado, a massa dos ovos foi fortemente relacionada ao CRC da fêmea, ou seja, fêmeas maiores tendem a depositar ovos maiores (mais pesados). Estas observações indicam a possibilidade da existência de forças seletivas que atuam aumentando o tamanho ao invés da quantidade de filhotes em *L. dorbignyi*; presumivelmente filhotes maiores têm maiores chances de sobrevivência. Oliveira *et al.* (2004) registraram a predação de *L. dorbignyi* por um casal de coruja-buraqueira (*Speotyto cunicularia*) que aparentemente selecionava os menores indivíduos disponíveis; este dado corrobora a existência de pressão seletiva deletéria sobre os menores filhotes. Entretanto, Madsen e Shine (1998) salientaram que o período de nascimento pode ter mais importância sobre o sucesso reprodutivo que o número ou o tamanho dos filhotes.

Vitt e Price (1982) demonstraram que a MRD é altamente correlacionada com algumas características ecológicas e morfológicas de lagartos. Estes autores sugeriram que a seleção atua via mortalidade diferencial de fêmeas grávidas, de forma a produzir uma MRD que é ótima para determinadas condições ecológicas e morfológicas. Segundo

Vitt e Congdon (1978) e Vitt e Price (1982), espécies que se protegem dos predadores empregando fuga rápida têm em geral MRD mais baixa do que espécies que se protegem através da camuflagem, ou que enfrentam os predadores. Da mesma forma, espécies forrageadoras ativas, ou que perseguem as presas, têm MRD em geral mais baixa do que espécies que caçam de espreita; espécies que se alimentam de presas imóveis devem ter MRD intermediária entre estas. Seigel e Fitch (1984) revisaram a literatura existente e compilaram informações sobre a MRD de mais de 100 populações de serpentes e não encontraram diferenças significativas relacionadas aos diferentes comportamentos de evitação de predadores ou modo de forrageio. Estes autores sugeriram três possíveis explicações para a ausência de diferenças, duas fundamentadas em problemas metodológicos (possíveis erros na classificação das serpentes dentro das categorias e a existência de gradientes entre as mesmas), e uma baseada na possibilidade de realmente não haver diferenças. Embora os resultados de Seigel e Fitch (1984) não tenham correspondido à expectativa teórica, algumas espécies enquadraram-se dentro das previsões. Duas espécies do gênero *Heterodon*, *H. nasicus* e *H. platyrhinos*, que possuem corpo robusto, movimentos lentos, comportamento defensivo elaborado e predam anfíbios inativos, apresentaram valores de MRD iguais a 0,410 e 0,439, respectivamente, estando entre os mais altos observados. Seigel e Fitch (1984) apresentaram também os valores médios de MRD para quatro Xenodontini sul-americanos (*Liophis lineatus*, *L. poecilogyrus*, *L. viridis* e *W. merremii*). Segundo estes autores, *L. lineatus* e *L. poecilogyrus*, que fogem dos predadores e procuram presas ativamente, apresentaram valores de MRD iguais a 0,297 e 0,178, respectivamente; *L. viridis*, que é críptica e também forrageia ativamente, apresentou MRD igual a 0,258; e *W. merremii*, que é

críptica, mas também enfrenta predadores ou foge, e forrageia ativamente, apresentou MRD igual a 0,244. *L. dorbignyi* é uma espécie de movimentos lentos, críptica, forrageadora ativa e preda anfíbios inativos (Oliveira 2001, Oliveira *et al.* 2001). O valor médio de MRD aqui observado para esta espécie é superior ao apresentado pelos outros Xenodontini analisados e, concorda com as previsões teóricas. Embora *L. dorbignyi* e as espécies do gênero *Heterodon* não sejam proximamente relacionadas (*Heterodon* pertence à tribo Alsophiini da subfamília Xenodontinae, cfme. Ferrarezzi 1994), ambas apresentam uma grande semelhança morfológica e comportamental. A maior semelhança entre os valores da MRD de *L. dorbignyi* e *Heterodon*, em relação ao da maioria das outras espécies de Xenodontini, indica que esta característica é provavelmente determinada por fatores relacionados com a ecologia das espécies.

A proporção de fêmeas grávidas registrada no mês de novembro foi igual ou inferior a 50 % apenas em dois dos seis anos para os quais foram obtidos dados. Como este valor é certamente subestimado, pois no início de novembro já ocorrem desovas, e a detecção da gravidez por palpação só ocorre quando os ovos estão bem desenvolvidos, provavelmente a maioria das fêmeas maduras, talvez todas, se reproduza anualmente. Diversos autores demonstraram que a frequência reprodutiva de serpentes é condicionada mais por fatores como reserva de gordura, disponibilidade de alimento e estrutura populacional do que por fatores genéticos (e.g. Aldridge 1979, Andren e Nilson 1983, Seigel 1986). Desovas múltiplas em uma mesma estação reprodutiva ainda não foram registradas para serpentes brasileiras sob condições naturais, mas diversas evidências têm apontado para sua existência. Vitt (1983) encontrou folículos desenvolvidos e ovos nos ovidutos de dois exemplares de *Liophis viridis*, e sugeriu a existência de desovas

múltiplas para a espécie. Pontes e Di-Bernardo (1993) registraram, em cativeiro, a ocorrência de desovas múltiplas em cinco espécies da América do Sul meridional, três das quais pertencentes à tribo Xenodontini (*Liophis jaegeri*, *L. poecilogyrus* e *Waglerophis merremii*). Jordão (1996) e Jordão e Bizerra (1996) registraram a ocorrência simultânea de ovos e folículos em vitelogênese em dois exemplares de *Xenodon neuwiedii* e *Simophis rhinostoma*. Di-Bernardo (1998) registrou a ocorrência de ovos e folículos vitelogênicos em um exemplar de *W. merremii*, e a ocorrência de folículos de três diferentes classes de tamanho em dois espécimes de *Liophis miliaris* e em dois espécimes de *X. neuwiedii*. No entanto, para Seigel e Ford (1987) a mera presença de folículos vitelogênicos não garante que os mesmos são convertidos em ovos em curto espaço de tempo, ou seja, dentro ainda da mesma estação reprodutiva. Seigel e Ford (1987) atentaram também que a ocorrência de desovas múltiplas em cativeiro pode ser devida a um aporte de alimento muito superior ao que estaria disponível em condições naturais. Para Di-Bernardo (1998), desovas múltiplas poderiam ocorrer em condições naturais, desde que as fêmeas estivessem bem providas de recursos alimentares. Esse autor também sugeriu que, se a taxa de desenvolvimento folicular fosse grande o suficiente para converter em ovos ao menos alguns dos folículos já bem desenvolvidos, então desovas múltiplas deveriam ser esperadas entre aquelas espécies que os apresentam simultaneamente. Os registros, em cativeiro, da ocorrência de desovas múltiplas em três espécies de Xenodontini (Pontes e Di-Bernardo 1993) e as evidências oriundas de exemplares colecionados de outras três espécies desta Tribo (*L. viridis*, *L. miliaris*, *Xenodon neuwiedii*) indicam que a capacidade de produzir desovas múltiplas está, ao menos, presente no grupo. Embora não tenha sido confirmada a ocorrência de desovas

múltiplas em *L. dorbignyi*, as observações de cópulas logo após ocorrerem as primeiras desovas (ainda em novembro), o encontro de um exemplar com folículos desenvolvidos logo após ter efetuado desova, e as evidências documentadas em outros Xenodontini, também indicam que estas ocorrem sob condições naturais. Possivelmente, várias fêmeas que efetuaram desovas tardiamente, nos meses de janeiro e fevereiro, já haviam desovado no início da mesma estação reprodutiva.

Agradecimentos

Agradecemos a Moema Leitão de Araújo (curadora da coleção de répteis do MCN) e a Lígia Krause (à época Curadora da coleção de répteis do DZUFRGS) pelo empréstimo de material. Ao DEPRC (Departamento Estadual de Portos Rios e Canais) pelo fornecimento dos dados climáticos. A Márcio Borges Martins, por críticas e sugestões. A Ana Paula Maciel e estagiários e bolsistas de Iniciação Científica do Laboratório de Herpetologia do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS pelo auxílio nas atividades de campo. À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de doutorado a RBO durante parte do período de estudo. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsas de doutorado a RBO (parte do período), e Bolsa de Produtividade em Pesquisa a MD (Processos 140451/2003-0 e 300.164/00-9, respectivamente) Ao CNPq (Processo 478190/2003-4) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul - FAPERGS (Processo 01/1716.4) pelo financiamento da pesquisa. Ao IBAMA pela concessão das licenças para coleta de exemplares na área de estudo (Processo IBAMA 02001.006311/01-34).

Referências bibliográficas

- Aguiar, L. F. S. e M. Di-Bernardo. Reproduction of the water snake *Helicops infrataeniatus* Jan, 1865 (Colubridae) in southern Brazil. *Amphibia-Reptilia*. (no prelo).
- Aldridge, R. D. 1979. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* e *Crotalus viridis*. *Herpetologica* 35: 256-261.
- Andren, C. e G. Nilson. 1983. Reproductive tactics in an isle population of adders, *Vipera berus* (L.), with a fluctuating food resource. *Amphibia-Reptilia* 3: 81-96.
- Andrews, R. M. 1982. Patterns of growth in reptiles. Pp. 273-320 in: C. Gans e F. H. Pough (eds.), *Biology of the Reptilia*, vol 13. New York. Academic Press.
- Bonnet, X., G. Naulleau, R. Shine e O. Lourdais. 2001. Short-term versus long-term effects of food intake on reproductive output in a viviparous snake *Vipera berus*. *Oikos* 92: 297-308.
- Cechin, S. T. Z. 1999. História natural de uma comunidade de serpentes na região da depressão central, (Santa Maria), Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Doutorado não publicada. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Brasil.
- Di-Bernardo, M. 1998. História natural de uma comunidade de serpentes da borda oriental do planalto das araucárias, Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Doutorado não publicada. Universidade Estadual Paulista, Brasil.
- Dixon, J. R. e P. Soini (eds.). 1986. *The reptiles of the upper Amazon basin, Iquitos region, Peru. II. Crocodylians, turtles e snakes*. Milwaukee. Milwaukee Public Museum Press. 154 pp.
- Dunham, A. E., D. B. Miles e D. N. Reznick. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. Pp. 442-511 in C. Gans e R. B. Huey (eds.), *Biology of the Reptilia*, (vol. 16 *Ecology B, Defense e Life History*). New York. Alan R. Liss Inc.
- Ferrarezzi, H. 1994. Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata). II. Família Colubridae. Pp. 81-91 in: L. B. Nascimento, A. T. Bernardes e G. A. Cotta (eds.), *Herpetologia no Brasil*, 1. Belo Horizonte. PUC-MG / Fundação Biodiversitas / Fundação Ezequiel Dias..
- Fitch, H. S. 1949. Study of snake populations in central California. *Am. Midl. Nat.* 41: 513-579.
- Fitch, H. S. 1981. Sexual size differences in reptiles. *University Kansas Museum Natural History Miscellaneous Publications* 70: 1-72.

- Gallardo, J. M. 1977 (ed.). *Reptiles de los alrededores de Buenos Aires*. Buenos Aires. Editorial Universitaria de Buenos Aires. 213 pp.
- Gibbons, J. W. 1972. Reproduction, growth, e sexual dimorphism in the canebrake rattlesnake (*Crotalus horridus atricaudatus*). *Copeia* 1972: 222-226.
- Glissmeyer, H. R. 1951. Egg production of the Great Basin rattlesnake. *Herpetologica* 7: 24-27
- Gudynas, E. 1979. Notes on the ecology of *Lystrophis dorbignyi* in Uruguay. *A.S.R.A. Journal* 1: 24-33.
- Hasenack, H. e L. W. Ferraro. 1989. Considerações sobre o clima da região de Trameaí, RS. *Pesquisas* 22: 53-70.
- Johnston, G. R. 1987. Reproduction e growth in captivity death adders *Acantophis antarcticus* (Squamata: Elapidae). *Transactions of the. Royal Society South Australia* 111: 123-125.
- Jordão, R. S. 1996. Estudo comparativo da alimentação e da reprodução de *Waglerophis merremii* e *Xenodon newwiedii* (Serpentes: Colubridae). Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade de São Paulo, Brasil.
- Jordão, R. S. e A. F. Bizerra. 1996. Reprodução, Dimorfismo Sexual e Atividade de *Simophis rhinostoma* (Serpentes, Colubridae). *Revista Brasileira de Biologia* 56: 507-512.
- Keogh, J. S., W. R. Branch e R. Shine. 2000. Feeding ecology, reproduction and sexual dimorphism in the colubrid snake *Crotaphopeltis hotamboeia* in southern Africa. *African Journal of Herpetology* 49: 129-137.
- King, R. B. 1989. Sexual dimorphism in snake tail length: Sexual selection, natural selection, or morphological constraint? *Biological Journal of the Linnean Society* 38: 133-154.
- Leitão-de-Araújo, M. 1978. Notas sobre ovos de serpentes (Boidae, Colubridae, Elapidae e Viperidae). *Iheringia* 51: 9-37.
- Lema, T. de. 1994. Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS (Série Zoologia)* 7: 41-150.
- Lourdais, O., X. Bonnet, R. Shine e E. N. Taylor. 2003. When does a reproducing female viper (*Vipera aspis*) 'decide' on her litter size? *Journal of Zoology* 259: 123-129.
- Macartney, J. M., P. T. Gregory e M. B.Charle. 1990. Growth e sexual maturity of the western rattlesnake, *Crotalus viridis*, in British Columbia. *Copeia* 1990: 528-542.

- Maciel, A. P. 2001. Ecologia e História Natural da "Cobra-do-capim" *Liophis poecilogyrus* (Serpentes: Colubridae) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.
- Madsen, T. e R. Shine. 1993a. Temporal variability in sexual selection on reproductive tactics e body size in male snakes. *The American Naturalist* 141: 167-171.
- Madsen, T. e R. Shine. 1993b. Male mating success e body size in european grass snake. *Copeia* 1993: 561-564.
- Madsen, T. e R. Shine. 1998. Quantity or quality? Determinants of maternal reproductive success in tropical pythons (*Liasis fuscus*). *Proceedings of the Royal Society Series B* 265: 1521-1525.
- Marques, O. A. V. 1996. Biologia reprodutiva da cobra-coral *Erythrolamprus aesculapii* Linnaeus (Colubridae), no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 13: 747-753.
- Marques, O. A. V. 1998. Composição faunística, história natural e ecologia de serpentes da Mata Atlântica, na região da Estação Ecológica Juréia-Itatins, São Paulo, SP. Tese de Doutorado não publicada. Universidade de São Paulo, Brasil
- Marques, O. A. V. e G. Puerto. 1998. Feeding, reproduction e growth in the crowned snake *Tantilla melanocephala* (Colubridae), from southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 19: 311-318.
- Martins, M. 1994. História Natural e Ecologia de uma Taxocenose de Serpentes de mata na Região de Manaus, Amazônia Central, Brasil. Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade Estadual de Campinas, Brasil.
- Oliveira, R. B. 2001. História Natural de uma população da cobra-nariguda, *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron e Duméril, 1854), da região das dunas de Magistério, Balneário Pinhal, Litoral Norte do Rio Grande do sul, Brasil. Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.
- Oliveira, R. B., M. Di-Bernardo, G. M. F. Pontes, A. P. Maciel e L. Krause. 2001. Dieta e comportamento alimentar da cobra-nariguda, *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854), no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Cuadernos de Herpetologia* 14: 117-122.
- Oliveira, R. B., G. M. F. Pontes, M. Solé, M. Di Bernardo e M. Borges-Martins. 2004. *Lystrophis dorbignyi* (nariguda) e *Helicops infrataeniatus* (cobra d'água). Predation. *Herpetological Review* 35: 70

- Olsson, M. e R. Shine. 1997. The seasonal timing of oviposition in se lizards (*Lacerta agilis*): why earlier clutches are better. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 369-381.
- Orejas-Miranda, B. R. 1966. The snake genus *Lystrophis* in Uruguay. *Copeia* 2: 193-205.
- Parker, W. S. e M. V. Plummer. 1987. Population Ecology. Pp. 253-301 in: R. A. Seigel, J.T. Collins e S. S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology e Evolutionary Biology*. New York. McGraw-Hill Publishing Company.
- Plummer, M. V. 1983. Annual variation in stored lipids e reproduction in ga rden snakes (*Opheodrys aestivus*). *Copeia* 1983: 741-745.
- Plummer, M. V. 1984. Female reproduction in an Arkansas population of rough green snakes (*Opheodrys aestivus*). Pp. 105-113 in: R. A. Seigel, L. E. Hunt; J. L. Knight, L. Malaret e N. Zuschlag (eds), *Vertebrate Ecology e Systematics: A Tribute to Henry S. Fitch*. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Spec. Publ.
- Pontes, G. M. F. e M. Di-Bernardo. 1988. Registros sobre aspectos reprodutivos de serpentes ovíparas neotropicais (Serpentes: Colubridae e Elapidae). *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS (série Zoologia) 1*: 123-149.
- Pontes, G. M. F. e M. Di-Bernardo. 1993. Biologia reprodutiva de serpentes ovíparas da América do Sul meridional: reconhecimentos de padrões. *Resumos III Congresso Latino-Americano de Herpetologia*. p. 175.
- Pontes, G. M. F. e M. Di-Bernardo. 1997. Novo método para a marcação individual de serpentes em campo, com vistas a estudos biológicos. *Resumenes III Congreso Argentino de Herpetologia*. p. 74.
- Pough, F. H., R. M. Erews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky e K. D. Wells (eds). 2004. *Herpetology*. Upper Saddle River. Pearson Prentice Hall. 726 pp.
- Seigel, R. A. 1986. Ecology e conservation of an endangered rattlesnake (*Sistrurus catenatus*), in Missouri, USA. *Biological Conservation* 35: 333-346.
- Seigel, R. A. 1992. Ecology of a specialized predator: *Regina grahami* in Missouri. *Journal of Herpetology* 26: 32-37.
- Seigel, R. A. e H. S. Fitch. 1984. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia* 61: 293-301.
- Seigel, R. A. e N. Ford. 1987. Reproductive ecology. Pp. 210-252 in: R. A. Seigel; J. T. Collins e S. S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology e Evolutionary Biology*. New York. McGraw-Hill Publishing Company.

- Semlitsch, R. D. e G. B. Moran. 1984. Ecology of the redbelly snake (*Storeria occipitomaculata*) using mesic habitats in South Carolina. *American Midle Naturalist* 111: 33-40.
- Shine, R. 1977. Reproduction in Australian Elapid Snakes. II. Female Reproductive Cycles. *Australian Journal of Zoology* 25: 655-666.
- Shine, R. 1978a. Growth rates e sexual maturation in six species of Australian elapid snakes. *Herpetologica* 34: 73-79.
- Shine, R. 1978b. Sexual size dimorphism e male combat in snakes. *Oecologia* 33: 269:278.
- Shine, R. 1980. Comparative Ecology of Three Australian Snake Species of the genus *Cacophis* (Serpentes: Elapidae). *Copeia* 1980: 831-838.
- Shine, R. 1981. Venomous snakes in cold climates: ecology of the Australian genus *Drysdalia* (Serpentes: Elapidae). *Copeia* 1981: 14-25.
- Shine, R. 1982. Ecology of the Australian Elapid Snake *Echiopsis curta*. *Journal of Herpetology* 16: 388-393.
- Shine, R. 1983. Reptilian reproductive modes: the Oviparity – Viviparity Continuum. *Herpetologica* 39: 1-8.
- Shine, R. 1990. Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The American Naturalist* 135: 278-283.
- Shine, R. 1992. Relative clutch mass e body shape in lizards e snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46: 828-833.
- Shine, R. 1993. Sexual Dimorphism in Snakes. Pp. 47-86 in: R. A. Seigel e J. T. Collins (eds.), *Snakes, Ecology & Behavior*. New York. McGraw-Hill Inc.
- Shine, R. e J. J. Bull. 1977. Skewed sex ratios in snakes. *Copeia* 1977: 228-234.
- Shine, R. e E. L. Charnov. 1992. Patterns of survival, growth, e maturation in snakes e lizards. *The American Naturalist* 139: 1257-1269.
- Shine, R., M. M. Olsson, I. T. Moore, M. P. LeMaster e R. T. Mason. 1999. Why do male snakes have longer tails than females? *Proceedings of the Royal Society Series B* 266: 2147-2151.
- Solórzano, A. e L. Cerdas. 1989. Reproductive biology e distribution of the terciopelo, *Bothrops asper* Garman (Serpentes: Viperidae) in Costa Rica. *Herpetologica* 45: 444-450.

- SPSS, Inc. 1999. SPSS 10.0 for windows. Chicago, Ill. USA. WEB: <http://www.spss.com>.
- Stamps, J. A. 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 123-145.
- Tinkle, D. W. 1962. Reproductive potential e cycles in female *Crotalus atrox* from northwestern Texas. *Copeia* 1962: 306-313.
- Vieira, E. F. e S. R. S. Rangel. 1988. *Planície Costeira do Rio Grande do Sul: geografia física, vegetação e dinâmica sócio-demográfica*. Porto Alegre. Sagra. 256 pp.
- Vitt, L. J. 1983. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. *Herpetologica* 39: 52-66.
- Vitt, L. J. e J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, e relative clutch mass in lizards: Resolution of a paradox. *The American Naturalist* 112: 595-608.
- Vitt, L. J. e H. J. Price. 1982. Ecological e evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38: 237-255.
- Vitt, L. J. e L. D. Vangilder. 1983. Ecology of a snake community in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 4: 273-296.
- Waechter, J. L. 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS (série Botânica)* 33: 49-68.
- Williams, G. C. 1966. *Adaptation e natural selection*. Princeton. Princeton University Press. 320 pp.

Apêndice

Exemplares examinados depositados em coleções científicas. Arroio do Sal: MCP 2759, 2760, 5172; Balneário Pinhal: DZUFRGS 1506, MCN 9158, MCP 2267, 2351, 2758, 5174-5177, 5180, 5181, 5563, 10619, 10947, 12365, 12478, 12521, 12522, 12580, 12668-12671, 12714, 12715, 12738, 12739, 13190, 13334, 13902, 14169-14173, 14258, 14259, 14346, 14428, 14442, 14443; Capão da Canoa: MCN 9356, MCP 6730, 6731; Cidreira: MCN 2958, 2977, 3273, 3274, 3283, 3329, 4665, 6561, 6592, 7304, MCP 1225, 1667, 5184, 12020; Imbé: DZUFRGS 338, MCN 7132, 8076, MCP 2681, 5010; Osório: MCP 11405; Palmares do Sul: MCN 3689, 3690, 6201, MCP 10669, 10670, 10691,

10737, 10738, 10846, 10943-10946, 10993, 11050, 11129, 11130, 11339, 11429, 12526;
São José do Norte: MCP 10728, 10729; Tavares: MCP 5064; Torres: MCN 6192, 6194,
6199, 8099; Tramandaí: DZUFRGS 249, MCN 2750, 6203, 8118.

CONCLUSÕES GERAIS

Artigo 1: "História natural da comunidade de serpentes de uma região de dunas do Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil"

1. A comunidade de serpentes das dunas de Magistério é composta por 15 espécies, sendo 14 colubrídeos e um viperídeo.
2. As espécies mais freqüentemente encontradas são *Lystrophis dorbignyi*, *Philodryas patagoniensis* e *Liophis poecilogyrus*, respectivamente.
3. A maioria das espécies (n = 11) é terrestre, três espécies são aquáticas ou semi-aquáticas e uma espécie é fossória.
4. A atividade ocorre durante o ano inteiro, mas é mais intensa entre outubro e novembro.
5. Sete espécies são exclusivamente diurnas, duas espécies são exclusivamente noturnas, e seis espécies são diurnas e noturnas.
6. Entre as espécies diurnas ocorre variação no padrão de atividade ao longo dos meses do ano e dos horários do dia. Nos meses mais frios a atividade fica restrita aos horários mais quentes do dia, e nos meses mais quentes a atividade é maior nos horários de temperatura mais amena (início da manhã e final da tarde).
7. O principal recurso alimentar da comunidade consiste de anfíbios anuros.
8. A reprodução é sazonal, ocorrendo na primavera e verão.
9. Onze espécies são ovíparas e quatro espécies são vivíparas.

Artigo 2: "Atividade sazonal e diária de *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron e Duméril, 1854) (Serpentes, Colubridae) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil"

1. Machos e fêmeas de *L. dorbignyi* podem permanecer em atividade o ano inteiro, mas a atividade é mais intensa entre agosto e dezembro.

2. *Lystrophis dorbignyi* é uma serpente exclusivamente diurna.
3. A atividade diária varia ao longo do ano, sendo concentrada nos períodos quentes do dia durante os meses mais frios, e nos períodos de temperatura mais amena (início da manhã e final da tarde) nos dias ensolarados dos meses mais quentes. Nos dias nublados dos meses quentes a atividade ocorre ao longo do dia inteiro.
4. As temperaturas do substrato mais propícias para se encontrar indivíduos de *L. dorbignyi* em atividade variam entre 24,0 e 28,9°C.

Artigo 3: "Reprodução de *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron e Duméril, 1854) (Serpentes, Colubridae) no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil"

1. Machos atingem a maturidade sexual com menor tamanho e com menos idade que fêmeas.
2. Ambos os sexos atingem o mesmo tamanho, mas machos possuem a cauda relativamente mais longa e fêmeas maduras o corpo relativamente mais pesado.
3. A reprodução é anual e sazonal, com vitelogênese ocorrendo entre agosto e janeiro, acasalamentos entre agosto e dezembro, desovas entre novembro e fevereiro e nascimentos entre janeiro e abril.
4. O número de ovos varia de três a dez por desova.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)