

REPRODUÇÃO DE *Bothrops* spp. (SERPENTES, VIPERIDAE) EM CRIADOURO CONSERVACIONISTA

Karina Maria Pereira da Silva¹
Leticia Ruiz Sueiro²
Guilherme Guidolin Galassi³
Selma Maria de Almeida-Santos⁴

RESUMO

A maioria das espécies do gênero *Bothrops* apresenta reprodução sazonal. O período de acasalamento geralmente ocorre no outono e a parturição é observada ao final no verão. Entretanto, há relatos de ampla variação destes aspectos reprodutivos (e.g. época de acasalamento, gestação e nascimento) principalmente em espécies mantidas em cativeiro. Dessa forma, o objetivo deste trabalho foi analisar o ciclo e o comportamento reprodutivo de espécimes do gênero *Bothrops* visando contribuir com o manejo e a conservação *ex situ*. O estudo foi conduzido em um criadouro conservacionista em Americana – São Paulo. As maioria das espécies acasalou entre maio e junho (outono), exceto *B. moojeni*. A duração das cópulas foram de 3 a 5 horas. O período gestacional se estendeu de 4 a 5 meses, considerando a estocagem de esperma, já observada nestas espécies. Os nascimentos ocorreram entre dezembro e fevereiro (verão). A sincronia e a sazonalidade observadas nos eventos reprodutivos na maioria das espécies estudadas comprovam a hipótese de um ciclo reprodutivo conservado para o gênero *Bothrops*.

Palavras-chave: *Bothrops* spp., reprodução, cópula sazonal, nascimentos, cativeiro

REPRODUCTION OF *Bothrops* spp. (SERPENTES, VIPERIDAE) IN CONSERVATION BREEDER

ABSTRACT

Most species of *Bothrops* genus reproduce seasonally. The mating season usually occurs in the autumn and parturition is observed at the end of the summer. However, there are reports of wide variation in these reproductive traits (eg, breeding season, gestation and birth) especially in species kept in captivity. Thus, the aim of this study was to analyze the cycle and reproductive behavior of specimens of the genus *Bothrops* in order to contribute to management and conservation *ex situ*. The study was conducted in a conservation breeder in Americana, São Paulo, Brazil. Most species mated between May to June (autumn), except *B. moojeni*. Mating lasted from 3 to 5 hours. Gestation lasted from 4 to 5 months, according to the sperm storage previously reported for these species. Births occurred between December and February (summer). The synchrony and seasonality observed of the studied species corroborate the hypothesis of a conserved reproductive cycle in the genus *Bothrops*.

Keywords: *Bothrops* spp., reproduction, mating season, births, captivity

¹ Mestranda em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres, pela Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo, FMVZ-USP, Brasil

² Doutora pelo Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo, ICB - USP, Brasil

³ Biólogo formado pela Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mequita Filho" Campus de Rio Claro. Proprietário do Criadouro Conservacionista.

⁴ Pesquisadora Científica V do Instituto Butantan do Laboratório de Ecologia e Evolução. Tem experiência na área de Medicina Veterinária, com ênfase em Reprodução Animal, Squamata

REPRODUÇÃO DE *Bothrops* spp. (SERPENTES, VIPERIDAE) EN CRIADERO DE CONSERVACIÓN

RESUMEN

La mayoría de las especies del género *Bothrops* presentan reproducción estacional. La temporada de apareamiento ocurre generalmente en el otoño y el parto se observa al final del verano. Existen datos con relación a una amplia variación en aspectos reproductivos tales como temporada de apareamiento, gestación y parto, sobre todo en las especies que se mantienen en cautiverio. Así, el objetivo de este trabajo fue analizar el ciclo y el comportamiento reproductivo de especímenes del género *Bothrops* con el objetivo de contribuir para el manejo y la conservación *ex situ*. El estudio se realizó en un criadero de conservación en la ciudad de Americana, São Paulo, Brasil. La mayoría de las especies se apareó entre mayo y junio (otoño austral) excepto por *B. moojeni*. La duración de la cópula fue de 3 a 5 horas. La gestación fue de 4 a 5 meses, teniendo en cuenta el almacenamiento de esperma, ya observada en estas especies. Los nacimientos ocurrieron entre diciembre y febrero (verano). La sincronía y la estacionalidad en los eventos reproductivos observados en la mayoría de las especies estudiadas, confirman la hipótesis de un ciclo muy conservador para el género *Bothrops*.

Palabras-clave: *Bothrops* spp., reproducción, la temporada de apareamiento, nacimientos, cautiverio

INTRODUÇÃO

A conservação *ex-situ* e a conservação *in-situ* são estratégias complementares, que visam à estabilidade de uma população ameaçada e contribui para a caracterização e a diversidade genética dos indivíduos (1, 2). A manutenção e o manejo de espécies em cativeiro pressupõem a integração entre o conhecimento teórico e prático da biologia reprodutiva dos organismos. Além disso, atuam de várias formas na conservação *ex situ* e *in situ* das espécies (1), promovendo o sucesso reprodutivo e fornecendo informações que possibilitam a elucidação da dinâmica e evolução das estratégias reprodutivas (3). Os ciclos reprodutivos em Squamata são classificados em descontínuos (sazonais), contínuos e acíclicos. Nos ciclos descontínuos ou sazonais, as gônadas tornam-se quiescentes por períodos curtos durante o ano, já nos ciclos contínuos as gônadas apresentam uma redução da atividade por um pequeno período do ano e no tipo acíclico, as gônadas ou órgãos acessórios exibem basicamente níveis constantes de atividade durante todo o ano (4).

A maioria das serpentes do gênero *Bothrops* apresenta ciclo reprodutivo sazonal (5-9) e bienal. O período de acasalamento se estende ao longo do outono e a parturição é observada ao final no verão (5).

Algumas serpentes, bem como outros animais ectotérmicos, não se reproduzem até acumularem energia suficiente para custear a reprodução (10, 11), assim, essas espécies são classificadas como “capital breeders” (reprodutores capitais), de acordo com Stearns (12). Dessa forma, em muitas espécies de serpentes, as fêmeas requerem um investimento energético para darem início ao período reprodutivo e em viperídeos o tempo necessário entre um evento reprodutivo e outro, varia entre dois a três anos ou até mais, configurando a bienalidade ou trienalidade dos ciclos (13-15).

Entretanto, espécimes de cativeiro alimentam-se de forma frequente e muitas vezes de forma excessiva, além de não exercerem a atividade de forrageio. Consequentemente, algumas espécies como: *B. alternatus*, *B. neuwiedi* e *B. jararaca* (16-18) podem perder a bienalidade do ciclo em cativeiro. Na natureza, as serpentes podem não se alimentar tão

frequentemente, portanto, a frequência reprodutiva é, em parte, influenciada pela disponibilidade de alimentos e pelo *status* nutricional das fêmeas (12, 19-21).

Observações comportamentais obtidas em cativeiro, indicam cópulas ao longo do ano todo (de fevereiro à dezembro), para *Bothrops jararaca* e os nascimentos ocorrendo nos meses de fevereiro a maio (18). Em *B. neuwiedi* foram registradas cópulas nos meses de abril a julho (17) e os nascimentos entre janeiro e maio (verão-outono) (17). Para *B. moojeni* as cópulas em cativeiro, ocorreram de março a maio (22), e na natureza foi observado no mês de março (23) com parturições observadas entre dezembro e janeiro (7).

Para *Bothrops jararaca* (18), *B. alternatus* (16) e *B. neuwiedi* (17) o ciclo reprodutivo em cativeiro foi anual. No entanto, o ciclo de *B. jararaca* foi descrito como sazonal e bienal em vários estudos (5, 24, 25). Para as outras espécies mais informações são necessárias para a compreensão desta plasticidade dos ciclos reprodutivos.

Dessa forma, o objetivo deste trabalho foi analisar o ciclo e o comportamento reprodutivo de espécimes do gênero *Bothrops* visando contribuir com o manejo e a conservação de espécies nativas monitoradas em cativeiros.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi conduzido em um criadouro conservacionista (registro: 647098, processo IBAMA: 02027.008991/01-79), localizado na cidade de Americana, São Paulo, região centro-leste do estado de São Paulo, sudeste do Brasil (latitude 22°44'21"S; longitude 47°19'53"W), entre abril/2008 à agosto/2009. O clima é tropical com inverno seco, variando a temperatura média entre mínima de 15,3° e máxima de 28,2° e altitude média de 528,5 metros. A temperatura, fotoperíodo e a umidade do criadouro seguiram condições do ambiente natural.

A área do criadouro utilizado neste estudo foi de 10 metros quadrados, no qual os animais são mantidos individualizados, em caixas plásticas transparentes com tampa e travas laterais perfuradas de tamanho - 56,4cm x 38,5cm x 37,1cm, forradas com papelão corrugado ou jornais.

Para a alimentação são oferecidos quinzenalmente, ratos (*Rattus norvegicus*) e camundongos (*Mus musculus*) reproduzidos no próprio criadouro. As presas oferecidas possuem massa equivalente a 20% do peso das serpentes e a água é fornecida *ad libitum*.

Todas as serpentes utilizadas foram monitoradas quanto aos dados biométricos mensalmente, bem como os dados referentes à alimentação, ecdise, fezes e observações comportamentais.

Nesse estudo foram utilizadas as seguintes serpentes: *Bothrops alternatus* (uma fêmea e dois machos), *Bothrops erythromelas* (duas fêmeas e dois machos), *B. jararaca* (uma fêmea e um macho), *B. jararacassu* (duas fêmeas e um macho), *B. leucurus* (uma fêmea e dois machos), *B. moojeni* (duas fêmeas e um macho), *B. pauloensis* (duas fêmeas e dois machos) e *B. neuwiedi* (uma fêmea e dois machos). As serpentes foram observadas quanto aos comportamentos interespecíficos: interações agonísticas (entre machos quando colocados em tríades), corte, acasalamento, gestação e parturição (5). Os comportamentos reprodutivos foram observados, descritos, filmados e fotografados.

A massa relativa da ninhada (MRN) após a parturição foi calculada conforme Shine (26).

RESULTADOS

Muda: As ecdises foram registradas para fêmeas de *B. jararacassu* e *B. erythromelas* na estação reprodutiva (maio), três dias antes de serem colocadas para copular (Fig. 1-B).

Comportamento agonístico: *Bothrops alternatus*, *B. erythromelas*, *B. leucurus* e *B. neuwiedi* que foram colocadas em tríades (uma fêmea e dois machos) não apresentaram comportamento de combate. Entretanto, entre dois machos de *B. pauloensis* foram observadas interações agonísticas (n=3). Sempre que colocados com fêmeas na mesma caixa, os machos erguiam a cabeça e o tronco, chicoteavam várias vezes a cauda e algumas vezes mordiam o oponente na cauda ou na região do pescoço. Todos esses comportamentos eram acompanhados de intenso dardejar de língua. Em seguida os oponentes entrelaçavam-se, debatiam seus corpos e afastavam-se um do outro. Após esses episódios, os machos iniciavam movimentos de corte em direção as fêmeas.

Comportamento de corte e cópula: As espécies *B. erythromelas*, *B. jararaca*, *B. jararacussu*, *B. pauloensis* e *B. neuwiedi*, apresentaram período de comportamento de corte e acasalamento durante o outono e início do inverno (maio a julho). Somente a *B. moojeni* foi observada copulando durante a primavera (outubro).

O comportamento de corte e cópula de todas as espécies basicamente seguiu três fases: perseguição táctil, alinhamento e cópula.

A *Bothrops erythromelas* copulou no dia 20 de maio de 2008, no período da manhã. O comportamento de corte iniciou-se com movimentos da cabeça e intenso dardejar de língua do macho sobre o dorso da fêmea. Posteriormente, o macho realizou tentativas de enrodilhar a cauda na região posterior da fêmea, provavelmente para o pareamento das cloacas. Observou-se também o comportamento de “*cloacal gaping*”, movimento de abertura cloacal e levantamento da cauda, que indica a receptividade da fêmea para a cópula (Figura 1-A).

A *B. jararacussu* copulou na data 01 de jun. de 2008 no período da manhã e início da tarde. Foram observados leves movimentos de ondulações laterais e antero-posteriores do macho no dorso da fêmea (Figura 1-B).

A *B. moojeni* copulou no dia 07 de outubro de 2008 no período noturno. O comportamento de corte evidenciou movimentos de ligeiras vibrações impulsivas da cabeça do macho sobre o dorso da fêmea e a cauda manteve-se sempre enrodilhada na região posterior da fêmea (Figura 1-C).

Duração das cópulas: A média de duração das cópulas foi de 5 horas e 4 minutos (Figura 1; Tabela 1).

Gestação: Como há estocagem de esperma no gênero, foi possível fazer apenas uma estimativa do tempo de gestação que variou de 4 a 5 meses.

Época dos nascimentos: As parturições foram observadas durante o verão (*B. erythromelas*) e inverno (*B. moojeni*). As espécies *B. jararaca*, *B. neuwiedi* e *B. pauloensis*, não tiveram cópulas assistidas, porém tiveram a parturição registrada no verão (dezembro à fevereiro). *B. jararacussu* veio a óbito, antes do nascimento dos filhotes (Tabela 1).

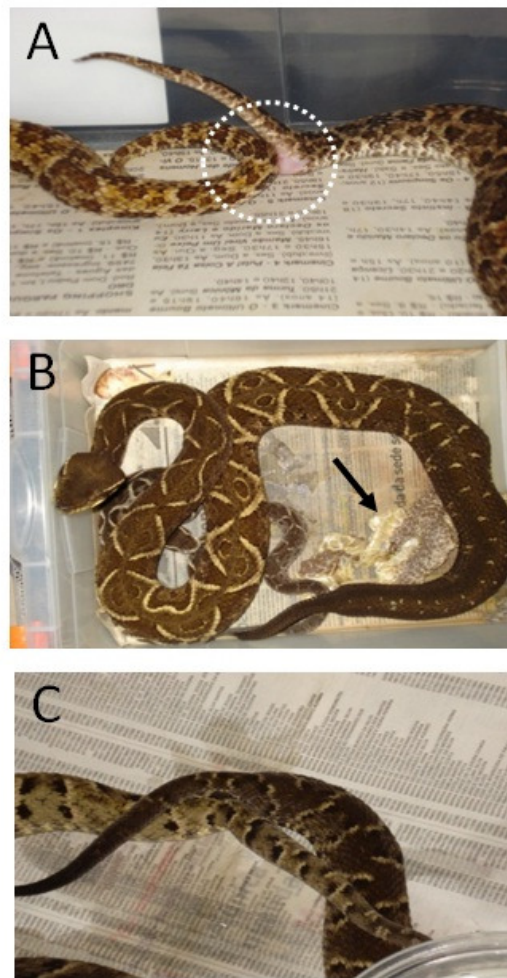


Figura 1. (A) Casal de *B. erythromelas* em cópula, fêmea à direita realizando *cloacal gaping*; (B) casal de *B. jararacussu* em cópula, fêmea à direita; (C) fêmea e macho de *Bothrops moojeni*, com cloacas unidas.

Tabela 1. Número de espécies do gênero *Bothrops*, indicando a data da cópula, duração e época de nascimento dos filhotes.

Espécies:	Data de cópula	Duração (horas)	Data de nascimento de filhotes
<i>B. jararaca</i>	Mai/08	-	04/02/09
<i>B. neuwiedi</i>	Mai/08	-	04/02/09
<i>B. moojeni</i>	Outubro/08	3h e 30 m	05/08/09
<i>B. erythromelas</i> *	Mai/08	5h e 52 m	03/02/09
<i>B. jararacussu</i> *	Junho/08	5h e 10 m	**
<i>B. pauloensis</i>	Mai/08	-	22/12/2008

* Muda de pele

** Fêmea morreu

Ninhadas: O número das ninhadas variou de 04 a 12 filhotes entre as espécies analisadas. Assim, a massa relativa da ninhada (MRN) e o comprimento dos filhotes variaram muito entre as espécies (Figura 2; Tabela 2). Em *B. moojeni* a fêmea pariu cinco ovos atréscicos, sete filhotes, dentre estes, quatro natimortos.

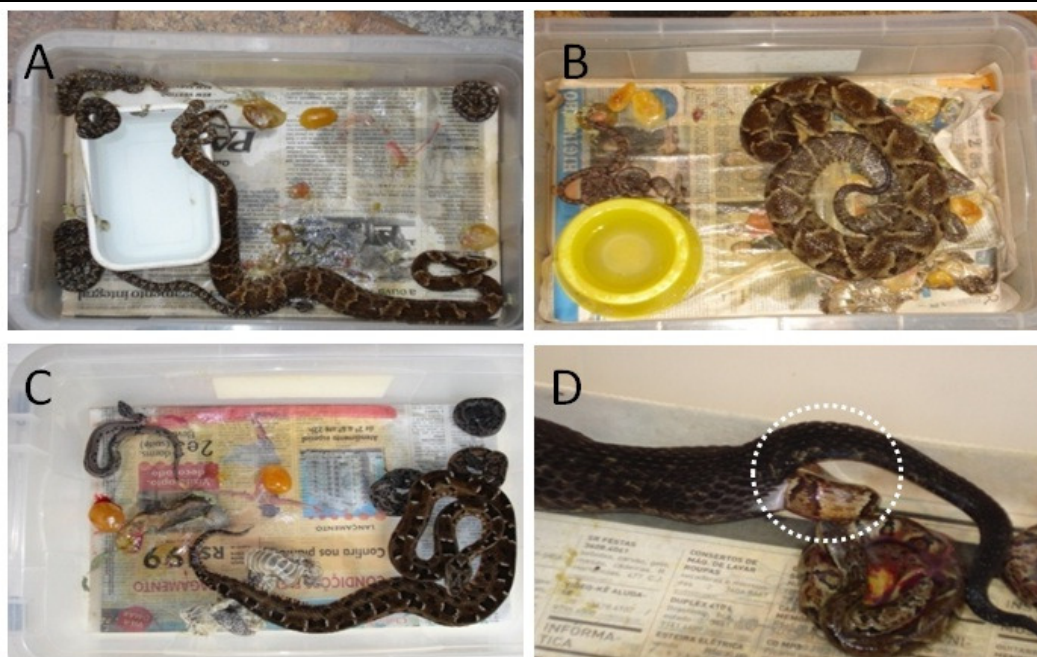


Figura 2. (A) Nascimento dos filhotes de *B. erythromelas*; (B) *B. moojeni*; (C) *B. pauloensis*; (D) *B. jararaca*.

Tabela 2. Ninhadas de *Bothrops* (médias e desvio padrão) da massa, comprimento e número de filhotes.

Ninhadas:	Massa(g)	Comprimento total (cm)	Número de filhotes	MRN*
<i>B. jararaca</i>	13,42 ± 1,5	31,1 ± 1,2	12	0,29
<i>B. moojeni</i>	8,7 ± 4,5	24,5 ± 5,1	07**	0,15
<i>B. erythromelas</i>	6,4 ± 0,5	21,1 ± 0,3	08	0,38

* Massa relativa da ninhada

**05 ovos atrésicos, 03 filhotes vivos, 04 natimortos

DISCUSSÃO E CONCLUSÃO

Embora existam variações dos ciclos reprodutivos em algumas serpentes, (27) o padrão reprodutivo para a maioria das espécies do gênero *Bothrops*, é sazonal, apresentando uma fase ativa de crescimento folicular, acasalamento e gestação em um ano e uma fase de parturição seguida de quiescência folicular em outro ano, caracterizando um ciclo bienal (5, 25, 28).

O padrão de cópula outonal, estocagem de esperma no inverno, ovulação, fertilização na primavera e parturição no verão asseguram condições climáticas propícias para a fêmea durante a gestação. Dessa forma, altas temperaturas propiciam maior disponibilidade de alimento (presas ectotérmicas) para os filhotes após o nascimento no verão (entre janeiro e março) (13, 29).

A ecdise é observada frequentemente no período reprodutivo (vitelogenese secundária) (30), pois a gordura abdominal é transformada em vitelo durante esta fase. Essa transformação é mediada pela vitelogenina (proteína precursora do vitelo) e então ocorre a deposição de vitelo nos folículos via corrente sanguínea. A vitelogenina é também utilizada para a sinalização do estro, quando as fêmeas liberam partículas de feromônio no ar para atrair os machos na época da cópula (30-34). A ecdise provavelmente permite uma maior dissipação do feromônio entre as escamas. Tal fato explica as mudas observadas em *B. erythromelas* e *B. jararacussu* no período que antecede ao acasalamento. Outro evidente comportamento de receptividade reprodutiva por parte das fêmeas é o *cloacal gaping*, no qual

a fêmea expõe a abertura cloacal com movimentos da cauda (35, 36), como observado em *B. erythromelas* antes da ocorrência da cópula (Figura 1-A).

O comportamento de corte realizado pelas espécies observadas (*B. erythromelas*, *B. jararacussu* e *B. moojeni*) seguiu o mesmo repertório descrito por Gillingham (37) no qual os machos utilizam pistas químicas (feromônios) deixados pela fêmea para reconhecê-la e localizá-la (34). Embora o repertório comportamental tenha sido monitorado, não foi possível cronometrar o tempo gasto pelos machos durante a corte, o que impossibilita comparações entre outras espécies.

Nem sempre é fácil visualizar o comportamento de cópula em cativeiro, embora em muitas ocasiões, sejam observados vestígios de acasalamento (e.x., sangue deixado pela fêmea ou esperma deixado pelo macho). Entretanto, tais indicativos ou mesmo a cópula não garantem o sucesso da fertilização ou da prole, pois a fertilização pode não ocorrer e a fêmea pode abortar por vários motivos e até mesmo liberar ovos atrésicos (inférteis) provavelmente em função das limitações imposta pelo cativeiro, como já foi observado em outros estudos (38, 39).

O acasalamento em serpentes pode durar de 30 minutos a diversas horas (40, 41). As cópulas aqui observadas foram de 3 a 5 horas coincidindo com os dados observados na natureza (41). Não foi possível observar rituais de combate que ocorrem geralmente em períodos de acasalamentos (42-44), no entanto, foram observados comportamentos agonísticos e interações agressivas entre os espécimes *B. pauloensis*, sugerindo que tal comportamento, até então não relatado, pode fazer parte do repertório reprodutivo para esta espécie.

O período de acasalamento (outono) observado para *B. erythromelas*, *B. jararaca*, *B. jararacussu*, *B. pauloensis* e *B. neuwiedi* foi compatível com as estratégias de acasalamento adotadas pelo gênero, pois todas as serpentes que copularam, provavelmente estocaram espermatozoides ao longo do inverno, ficaram prenhes e tiveram filhotes no verão. Tais fatos vêm a corroborar a hipótese de que a época de acasalamento, e época de nascimentos de filhotes é conservada para as espécies do gênero (5, 6, 45, 46). Caso não ocorresse a estocagem de esperma, e levando-se em conta a época de cópula assistida (maio/ junho), teríamos em torno de nove a dez meses de gestação, o que certamente não ocorre em serpentes (4, 47).

No entanto, um padrão diferenciado foi observado em *B. moojeni* (cópula durante a primavera), pois a parturição foi observada no final do inverno (agosto), quase um ano após a cópula. Nesse caso, é provável que a fêmea tenha estocado o esperma no trato reprodutivo até a época da finalização da vitelogênese em maio (outono) do ano seguinte, sugerindo que as condições do cativeiro podem ter influenciado a mudança temporal do ciclo.

A fecundidade dos espécimes aqui analisados como, *B. jararaca*, *B. erythromelas*, *B. neuwiedi* e *B. pauloensis*, corrobora com dados já descritos na literatura (Tabela 2). A ninhada de *B. jararaca* geralmente é composta de 12 a 22 filhotes (5, 45). *Bothrops erythromelas* tem em média 11 filhotes (46), em espécimes da natureza o número de embriões nos ovidutos variou de 2 a 13 (48).

B. neuwiedi e *B. pauloensis*, apresentaram ninhadas de 4 filhotes. Essa baixa fecundidade para estes espécimes é característica do grupo *neuwiedi*, estando diretamente correlacionado com o tamanho e massa da mãe (6, 8), pois de acordo com Shine (43), quanto maior o comprimento da fêmea maior será sua fecundidade (38, 49).

B. moojeni tem em média 16 filhotes (7). No entanto, a *B. moojeni* aqui estudada, teve uma baixa fecundidade, com um grande número de ovos atrésicos e natimortos. Estes resultados podem estar relacionados com o período de cópula observado fora do padrão (outubro), ocasionando uma gestação durante o outono e inverno, período no qual as temperaturas são mais baixas, podendo, portanto ter influenciado o desenvolvimento embrionário (8, 50). As altas temperaturas no período gestacional podem proporcionar um

melhor desenvolvimento embrionário e pode reduzir os índices de anormalidades (8), além de acelerar a embriogênese e diminuir o período de incubação (51).

A massa relativa da ninhada (MRN), nas espécies *B. jararaca* e *B. erythromelas* seguiu a média de 0,3 (Tabela 2). Este índice foi encontrado para a maioria dos viperídeos vivíparos em cativeiro e em vida livre (5, 26, 47).

Dessa forma, os ciclos reprodutivos da maioria das espécies aqui analisadas, seguem o mesmo padrão reprodutivo: cópulas outonais, provável estocagem de esperma ao longo do inverno e parturição no verão.

Porém, há indícios de que as condições de cativeiro podem ser permissivas às variações das estratégias reprodutivas (3, 52) e do ciclo, como foi ressaltado em *B. moojeni*, na qual foram observadas cópula, parturição e fecundidade em épocas diferentes do já estabelecido para a espécie (7, 22).

Por outro lado, provavelmente, as condições de cativeiro (e.x., temperatura, alimentação) promoveram tal plasticidade, uma vez que, a determinação do “timing” reprodutivo e do tamanho da ninhada está relacionada com a frequência alimentar das serpentes (11, 53, 54). Entretanto, mais informações são necessárias para a compreensão dessa plasticidade, no grupo atrox, a qual pertence a espécie *Bothrops moojeni*.

Assim sendo, os dados obtidos acerca da biologia reprodutiva das espécies do gênero *Bothrops* neste trabalho poderão contribuir sobremaneira para futuros estudos que visem a conservação de espécies.

REFERÊNCIAS

1. Cullen JR, Rudran R, Valladares-Padua C. Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre. Curitiba: UFPR; 2003.
2. Adania CH, Silva JCR, Hashimoto CY, Santos EF. Studbook dos grandes felinos brasileiros: registro genealógico da onçapintada (*Panthera onça*) e suçuarana (*Puma concolor*) em cativeiro. Jundiaí: Livraria e Editora Conceito; 2005.
3. Watts PC, Buley KR, Sanderson S, Boardman W, Ciofi C, Gibson R. Parthenogenesis in Komodo dragons. *Nature*. 2006;444:21-8.
4. Mathies T. Reproductive cycles of tropical snakes. In: Aldridge RD, Sever DM. Reproductive biology and phylogeny of snakes. Enfield, New Hampshire: Science Publishers; 2011. p.511-50.
5. Almeida-Santos SM, Salomão MG. Reproduction in neotropical pitvipers, with emphasis on species of the genus *Bothrops*. In: Schuett GW, Hoggren M, Douglas ME, Greeme HW, editors. Biology of the vipers. Carmel Indiana: Eagle Mountain; 2002. p.445-62.
6. Valdujo PH, Nogueira CC, Martins M. Ecology of *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. *J Herpetol*. 2002;36:169-76.
7. Nogueira C, Sawaya RJ, Martins M. Ecology of *Bothrops moojeni* (serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. *J Herpetol*. 2003;37:653-9.
8. Hartmann MT, Marques OAV, Almeida-Santos SM. Reproductive biology of the southern Brazilian pitviper *Bothrops neuwiedi pubescens* (Serpentes, Viperidae). *Amphib Reptilia*. 2004;25:77-85.

9. Monteiro C, Montgomery CE, Spina F, Sawaya RJ, Martins M. Feeding, reproduction, and morphology of *Bothrops mattogrossensis* (Serpentes, Viperidae, Crotalinae) in the Brazilian pantanal. *J Herpetol.* 2006;40:408-13.
10. Aubret F, Bonnet X, Shine R, Lourdaís O. Fat is sexy for females but not males: the influence of body reserves on reproduction in snakes (*Vipera aspis*). *Horm Behav.* 2002;42:135-47.
11. Bonnet X. In the evolution of semelparity. In: Aldridge RD, Sever DM. *Reproductive biology and phylogeny of snakes.* Enfield, New Hampshire: Science Publishers; 2011. p.645-74.
12. Stearns SC. *The evolution of life histories.* Oxford: University Press; 1992.
13. Almeida-Santos SM. Modelos reprodutivos em serpentes: estocagem de esperma e placentação em *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (serpentes: Viperidae) [tese]. São Paulo: Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo; 2005.
14. Kasperoviczus KN. *Biologia reprodutiva da jararaca Ilhoa, Bothrops insularis, (Serpentes: Viperidae) da Ilha da Queimada Grande, São Paulo [dissertação].* São Paulo: Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo; 2009.
15. Barros VA, Sueiro LR, Almeida-Santos SM. Reproductive biology of the neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus*) from northeastern Brazil: a test of phylogenetic conservatism of reproductive patterns. *Herpetol J.* 2012;22:97-104.
16. Pezzano V. Reproduction of *Bothrops alternatus* (Dumèril, Bibron & Dumèril, 1854) in captivity. *Litt Serp.* 1986;6:13-8.
17. Alves MLM, Leitão-de-Araujo M, Caberloni E. Atividade reprodutiva de *Bothrops neuwiedi* em cativeiro (Serpentes, Viperidae). *Iheringia Ser Zool.* 1998;84:185-91.
18. Alves MLM, Araujo ML, Witt AA. Aspectos da biologia reprodutiva de *Bothrops jararaca* em cativeiro (Serpentes, Viperidae). *Iheringia Ser Zool.* 2000;89:187-92.
19. Blem CR. Biennial reproduction in snakes: an alternative hypothesis. *Copeia.* 1982;(4):961-3.
20. Derickson WK. Lipid storage and utilization in reptiles. *Am Zool.* 1976;16:711-23.
21. Aldridge RD, Duvall D. Evolution of the mating season in the pitvipers of North America. *Herpetol Monogr.* 2002;16:1-25.
22. Leloup P. Observations sur La reproduction de *Bothrops moojeni* hogue en captivite. *Acta Zool Pathol Antverp.* 1975;62:173-201.
23. Zacariotti RL, Zimak TF, Valle RR. *Bothrops moojeni* (Brazilian lancehead): mating. *Herpetol Bull.* 2011;115:33-4.
24. Janeiro-Cinquini TRF, Leinz FF. Ovarian cycle of the snake *Bothrops jararaca*. *Mem Inst Butantan.* 1993;55:33-6.

25. Almeida-Santos SM, Orsi AM. Ciclo reprodutivo de *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae): morfologia e função dos ovidutos. *Rev Bras Reprod Anim.* 2002;26:109-12.
26. Shine R. "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia.* 1980;46:92-100.
27. Seigel RA, Ford NB. Phenotypic plasticity in reproductive traits: geographical variation in plasticity in a viviparous snake. *Funct Ecol.* 2001;15:36-42.
28. Almeida-Santos SM, Laporta-Ferreira IL, Antoniazzi MM, Jared C. Sperm storage in males of the snake *Crotalus durissus terrificus* (Crotalinae: Viperidae) in southeastern Brazil. *Comp Biochem Physiol.* 2004;139:169-74.
29. Almeida-Santos SM, Salomao MG. Long term sperm storage in the female neotropical rattlesnake *Crotalus durissus terrificus* (Viperidae: Crotalidae), The Herpetological Society of Japan. *Jpn J Herpetol.* 1997;17:46-52.
30. Marques OAV, Almeida-Santos SM, Rodrigues M, Camargo R. Mating and reproductive cycle in the neotropical colubrid snake *Chironius bicarinatus*. *South Am J Herpetol.* 2009;4:76-80.
31. Klauber LM. Rattlesnakes their habits, life histories, and influence on mankind. Berkeley: University of California Press; 1972.
32. Crews D. Gamete production, sex hormone secretion and mating behaviour uncoupled. *Horm Beh.* 1984;18:22-8.
33. Mason RT. Pheromones reptilian. In: Gans C, Crews D. *Biology of the reptilian: physiology e hormones, brain, and behavior.* Chicago: The University of Chicago Press; 1992. p.115-65.
34. Shine R, Mason RT. An airborne sex pheromone in snakes. *Biol Lett.* 2012;8:183-5.
35. Carpenter CC. Communication and displays of snakes. *Am Zool.* 1977;17:217-23.
36. Almeida-Santos SM, Salomão MG, Peneti EA, Sena PS, Guimaraes ES. Predatory combat and tail wrestling in hierarchical contests of the neotropical Rattlesnakes *Crotalus durissus terrificus* (Serpentes: Viperidae). *Amphib Reptilia.* 1999;20:88-96.
37. Gillingham JC. Social behavior. In: Seigel RA, Collins JT, Novak SS. *Snakes: Ecology and evolutionary biology.* New York: McMillan Publishing Company; 1987. p.184-209.
38. Janeiro-Cinquini TRF. Capacidade reprodutiva de *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae). *Iheringia Ser Zool.* 2004;94:429-31.
39. Taylor EN, DeNardo D. Reproductive ecology of western diamond-backed rattlesnakes (*Crotalus atrox*) in the Sonoran Desert. *Copeia.* 2005;(1):152-8.
40. Coborn J. *The atlas of snakes of the world: reproduction and propagation.* Neptune City: T.F.H. Publications; 1991.

41. Luiselli L. The mating strategy of the European adder, *Vipera berus*. *Acta Oecol.* 1995;16:375-88.
42. Shine R. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia.* 1978;33:269-78.
43. Shine R. Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia.* 1994(2):326-46.
44. Almeida-Santos SM, Marques OAV. Male-male ritual combat in the colubrid snake *Chironius bicarinatus* from the Atlantic Forest, southeastern Brazil. *Amphib Reptilia.* 2002;23:528-33.
45. Sazima I. Natural history of the Jararaca Pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil. In: Campbell JA, Brodie ED. *Biology of the pitvipers.* Tyler, Texas: Selva Publications; 1992. p.202-4.
46. Lira-da-Silva RJ, Casais-e-Silva LL, Queiroz IB, Nunes TB. Contribuição à biologia de serpentes da Bahia, Brasil. L vívparas. *Rev Bras Zool.* 1994;11:187-93.
47. Seigel RA, Ford NB. Reproductive ecology. In: Seigel RA, Collins JT, Novak SS. *Snakes: ecology and evolutionary biology.* New York: MacGraw-Hill Publishing Company; 1987. p.210-43.
48. Barros VA. *Biologia reprodutiva de três espécies de serpentes da Família Viperidae da região neotropical [dissertação].* São José do Rio Preto: Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista; 2011.
49. Scartozzoni RR, Almeida-Santos SM. *Helicops Leopardinus* (Water snake): reproduction. *Herpetol Bull.* 2006;97:39-40.
50. Lourdais O, Shine R, Bonnet X, Guillon M, Naulleau G. Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos.* 2004;104:551-60.
51. Hubert J. Embryology of the squamata. In: Gans C, Billet F. *Biology of the reptilia.* New York: Wiley and Sons; 1985. v.15, p.1-55.
52. Krohmer RW, Grassman M, Crews D. Annual reproductive cycle in the male red-sided garter snake, *Thamnophis sirtalis parietalis*: field and laboratory studies. *Gen Comp Endocrinol.* 1987;68:64-75.
53. Santos X, Llorente GA, Feriche M, Pleguezuelos JM, Casals F, Sostoa A. Food availability induces geographic variation in reproductive timing of an aquatic oviparous snake (*Natrix maura*). *Amphib Reptilia.* 2005;26:183-91.
54. Bronokowiski AM, Arnold SJ. The evolutionary ecology of life history variation in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Ecology.* 1999;80:2314-25.

Recebido em: 14/02/2013

Aceito em: 07/05/2013