



**HISTÓRIA NATURAL E ECOLOGIA DE UMA TAXOCENOSE DE
SERPENTES DE MATA NA REGIÃO DE MANAUS, AMAZÔNIA
CENTRAL, BRASIL**

Marcio Martins

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato a)
Marcio Roberto Costa
Martins
e aprovada pela Comissão Julgadora. 11
08
94

Ivan Sazima

Orientador : Ivan Sazima

Tese apresentada ao Departamento de
Zoologia do Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas
como parte dos requisitos para a
obtenção do título de Doutor em
Ciências Biológicas (Ecologia).

Campinas - SP

1994

M366h

22783/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

“... the scientific literature dealing with herpetofaunal communities of tropical rainforests is rich in factual information, the interpretation of which is more fictional than true ...”

W. E. Duellman, 1989

A meus pais, por tudo.

Agradecimentos

Agradeço sinceramente às seguintes pessoas, sem a ajuda das quais este estudo não seria possível (sem perigo de exageros). Welton Yudi Oda, Silvia G. Egler, Maria Ermelinda Oliveira e João Batista Rocha tiveram a enorme paciência de procurar serpentes em minha companhia, por horas, dias, semanas e meses a fio. A surpreendente perseverança e a capacidade de enfrentar as mais variadas adversidades (nuvens de flebotomíneos, chuva, turnos de cinco horas ininterruptas, etc.), demonstrada por estas quatro pessoas nos dezoito meses de procura regular, foi crucial para que eu conseguisse a base de dados que aqui analiso. Além do trabalho de campo, Ermelinda compartilhou comigo seus conhecimentos sobre biologia e taxonomia das serpentes de Manaus e teve a paciência de analisar centenas de estômagos e intestinos de serpentes preservadas; Silvia prestou ajuda fundamental em diversas etapas da redação e análise dos dados.

Ao amigo e orientador, Ivan Sazima, agradeço a inspiração, o estímulo, a paciência (puxando-me de volta ao chão, algumas vezes) e, lógico, a orientação.

A Augusto S. Abe, Célio F. B. Haddad e Carlos Frederico da Rocha pelas críticas e sugestões durante a fase de pré-banca e por aceitarem participar da banca, juntamente com Miguel Rodrigues.

A Ivan Sazima, Harry Greene, Augusto Abe e David Hardy pelas “aulas” e discussões inspiradoras e estimulantes e também por compartilhar, generosamente, conhecimentos e informações sobre ecologia e história natural de serpentes.

Diversas pessoas trabalhando na Reserva Ducke e em outros locais ao redor de Manaus gentilmente forneceram espécimes ou informações sobre serpentes, que foram fundamentais para este estudo: Marcelo Gordo, Luís Schiesari, Silvia Egler, João B. Rocha, José Ribeiro, Nelson Fé, Antônio Webber, Heike, Ronis da Silveira, Karl-Heinz Jungfer, Carmosina, Walter Hödl, Cristina Bührnheim, Burghardt, Stephen, Thierry, Bill Magnusson, Val, Eduardo Ribeiro, Chico e Vinicius. Entre estes, Marcelo Gordo forneceu quase metade dos dados obtidos através de terceiros. Aos esquecidos, minhas desculpas. Outros ajudaram-me ocasionalmente no trabalho de campo: Marcelo Gordo, Harry Greene, Kelly Zamudio e David Hardy. José Ribeiro abriu ou recuperou as trilhas

utilizadas e João B. Rocha realizou a manutenção das trilhas e instalou e monitorou as armadilhas na Reserva Ducke. No rio Pitinga, os funcionários do Núcleo de Animais Peçonhentos do Instituto de Medicina Tropical de Manaus foram essenciais durante o trabalho de campo.

À Coordenadoria de Pesquisas em Silvicultura Tropical do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, pela permissão e facilidades no trabalho na Reserva Ducke; à Wilson Spironello pelo convite a à Paranapanema pelo apoio durante o trabalho de campo no rio Pitinga.

A Silas G. de Oliveira pela amizade, incentivo e pela obtenção de recursos para a montagem das armadilhas na Reserva Ducke.

À Embrapa (Manaus) pelos dados meteorológicos e ao CNPq pela bolsa de estudos que cobriu os gastos do trabalho de campo.

Aos amigos da Unesp de Rio Claro pelo apoio e generosidade inestimáveis. Ariovaldo Neto foi imprescindível nas análises estatísticas.

Aos funcionários do Departamento de Zoologia e da Sub-Comissão de Pós-Graduação em Ecologia, da Unicamp, pelo apoio e pela paciência.

À minha querida Silvia e aos amigos de Manaus (Ermelinda, Rubens, Cristina, Izeni, Welton, Gordo, Glória, Webber, Jefferson, etc.) e de outras terras (Beto, Tânia, Célio, Patrícia, Júnior, Éllen, Augusto, Ivan, Luís, etc.) pela amizade sincera e constante apoio e incentivo. Aos incluídos nos etcéteras, minhas desculpas.

RESUMO

Uma taxocenose de serpentes de mata foi estudada na região de Manaus entre 1991 e 1994. O método consistiu de procura visual “limitada por tempo” e ocasional, resultando em 685 encontros de serpentes.

A taxa média de encontro foi de 0,064 e 0,217 serpente por hora-homem, durante o dia e à noite, na procura limitada por tempo. As espécies mais encontradas foram: *Xenoxylbelis argenteus*, *Bothrops atrox*, *Imantodes cenchoa* e *Dipsas* sp. O número de serpentes encontradas foi proporcional à quantidade de chuvas.

A distribuição de comprimentos dentro das grandes linhagens de colubrídeos mostrou que fatores históricos são responsáveis pela distribuição geral de comprimentos na taxocenose. As relações entre comprimento da cauda e comprimento rostro-anal e entre este e peso mostrou forte relação entre tamanho de cauda e forma com os padrões de utilização de substrato.

Os padrões de utilização do ambiente e horário de atividade encontrados na Reserva Ducke e em outras localidades da Amazônia indicam que “trocas” de espécies que utilizam diferentes substratos, dentro de uma mesma linhagem de colubrídeos, explicam grande parte das diferenças encontradas. As presas mais utilizadas foram lagartos, anuros, mamíferos, aves e serpentes, refletindo a influência de fatores históricos. As 50 espécies foram agrupadas em guildas com grande sobreposição em forma, tamanho e utilização de recursos. Os resultados sobre reprodução indicam tendência à sazonalidade para a taxocenose.

A maioria dos padrões encontrados pode ser explicada por fatores históricos. É sugerido que a convivência de 50 espécies sintópicas de serpentes se deve principalmente à abundância de recursos e/ou às densidades baixas de serpentes.

Índice

Agradecimentos	2
RESUMO	4
INTRODUÇÃO	6
ÁREA DE ESTUDO	11
MÉTODOS	15
Observações de serpentes	15
Tamanho	18
Utilização do ambiente e período de atividade	18
Dieta	21
Reprodução	22
Defesa	22
Comentários taxonômicos	23
Tratamentos estatísticos	25
RESULTADOS E DISCUSSÃO	26
Riqueza e abundância	26
Comparação entre métodos de procura	26
Riqueza: amplitude da amostragem e prováveis ocorrências adicionais	29
Abundância	34
Comparações sobre riqueza e abundância	35
Utilização do ambiente e período de atividade	42
Padrões encontrados	42
Comparações com outras taxocenoses amazônicas	48
Padrões de Atividade	49
Hábitos alimentares e relações tróficas	52
Dieta	52
Comportamento alimentar	58
Predadores	61
Tamanho e forma do corpo	62
Comprimento	62
Relações corpo-cauda	65
Relações comprimento-peso	67
Forma do corpo e utilização do ambiente	68
Coloração	72
Estrutura da taxocenose	74
Defesa	77
Reprodução	80
Possíveis fatores responsáveis pelos padrões observados	83
SUMÁRIO	89
ABSTRACT	92
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	94

INTRODUÇÃO

Estudos sobre taxocenoses de aves de regiões temperadas, e as teorias resultantes (e. g., MacArthur, 1969, 1970), tiveram influência crucial na formulação de hipóteses sobre ecologia de comunidades (Pianka, 1973; Schoener, 1973). Foi sugerido que a competição seria o principal fator responsável pela estruturação observada em taxocenoses de aves; estudos sobre lagartos de desertos (e. g., Pianka, 1986; Winemiller e Pianka, 1990) reforçaram esta hipótese. Entretanto, estudos sobre taxocenoses de vertebrados em ambientes tropicais, com condições climáticas menos restritivas (e. g., aves, Pearson, 1982; peixes tropicais de água doce, Lowe-McConnell, 1975; anfíbios e répteis, Duellman, 1978, 1989, 1990, Martins, 1991), sugeriram que a competição teria pouca importância na estruturação destas taxocenoses (mas ver Winemiller e Pianka, 1990). Para anfíbios e répteis tropicais, predação e flutuações climáticas drásticas (e. g., Duellman, 1978, 1989, 1990, Martins, 1991) ou, alternativamente, competição, em maior ou menor grau (e. g., Henderson et al., 1979; Inger e Colwell, 1977; Vitt, 1987), foram sugeridas como os fatores mais importantes na regulação das populações.

As taxocenoses de anfíbios e répteis da região amazônica são extremamente ricas e complexas (ver revisão parcial em Duellman, 1989). Duellman (1978, 1989, 1990) sugere que a variabilidade climática relativamente baixa encontrada na Amazônia proporciona um ambiente estável, permitindo a especialização no uso de determinados recursos, o que, em parte, explicaria a grande variedade de formas de utilização de recursos encontrada nestas taxocenoses. Por outro lado, Henderson et al. (1979) sugerem que diferenças observadas na utilização de recursos em taxocenoses de serpentes neotropicais seriam um modo de evitar competição (ver abaixo). De qualquer modo, o conhecimento destas taxocenoses ainda é muito escasso, dificultando o entendimento dos fatores que influem em sua estruturação (Duellman, 1989, 1990; Toft, 1985; Vitt, 1987).

Duas hipóteses principais, não mutuamente exclusivas, têm permeado a literatura recente sobre taxocenoses de serpentes neotropicais. A primeira delas sugere que a competição interespecífica (passada ou presente) seria um fator importante na estruturação destas taxocenoses (e. g., Henderson et al., 1979; ver também Vitt, 1987).

Deste modo, as diferenças encontradas na utilização de recursos pelas diferentes espécies são interpretadas como formas de evitar a competição. Com esta linha de raciocínio, inicia-se uma insistente busca por diferenças entre as espécies (e. g., Henderson et al., 1979:4). Por exemplo, Henderson et al. (1979) interpretaram as diferenças encontradas na utilização de recursos por espécies congêneras (*Atractus* spp., *Chironius* spp., *Micrurus* spp., *Bothrops* spp.) em taxocenoses da região de Iquitos, Peru, como uma forma de evitar competição, já que estas espécies tendem a ter nichos amplamente sobrepostos. Estes autores sugerem, por exemplo, que: (1) quando as espécies não são segregadas por ambiente ou alimento (e. g., *Atractus*), a segregação ocorre em tamanho; (2) quando espécies com grande sobreposição de nicho são sintópicas (e. g., *Chironius*), existem sempre diferenças marcantes em abundância; (3) duas espécies (de *Micrurus*) com grande sobreposição de nicho e de tamanho, nunca são sintópicas por representarem um caso de incompatibilidade de duas espécies muito próximas conviverem numa mesma área, resultando em distribuições em mosaico na região estudada (Henderson et al., 1979). Entretanto, a hipótese de competição como fator principal na estruturação de taxocenoses de serpentes amazônicas nunca foi testada.

Uma outra maneira de interpretar os padrões encontrados seria através de fatores históricos (e. g., biogeografia, filogenia; Duellman, 1989; Vitt e Vangilder, 1983; Vitt, 1987), embora até recentemente esta hipótese não tenha sido testada. Em sua revisão de taxocenoses de anfíbios e répteis neotropicais, Duellman (1989) apontou para esta direção, sugerindo que algumas diferenças encontradas na “estruturação” destas taxocenoses dependeriam de fatores históricos. Entretanto, Duellman não foi além da sugestão, ou seja, não procurou aplicá-la às taxocenoses envolvidas na revisão.

Recentemente, Cadle e Greene (1993), com base em enfoques filogenéticos e evolutivos, avaliaram a influência de fatores históricos em taxocenoses de serpentes neotropicais. Estes autores concluíram que os fatores históricos podem ter grande influência na composição e organização destas taxocenoses, de diversas maneiras: (1) a história de cada uma das linhagens filogenéticas que compõem uma taxocenose impõe uma série de limitações (morfológicas, fisiológicas e comportamentais) que influenciam os papéis ecológicos potenciais de seus membros, e os eventos de especiação aumentam o

estoque de espécies disponíveis para a composição das taxocenoses; (2) através do tempo evolutivo, interações ecológicas locais podem causar a extinção ou exclusão de determinadas linhagens da taxocenose, alterando portanto as “regras iniciais” para mudanças posteriores na taxocenose; e finalmente, (3) os eventos biogeográficos influenciam a composição das taxocenoses através da alteração da gama de interagentes potenciais no tempo e no espaço. Cadle e Greene (1993) argumentam que estes fatores restringem as possibilidades de se interpretar a composição e a estruturação de taxocenoses atuais com base apenas em fatores contemporâneos.

Analisando as tendências evolutivas quanto ao tamanho do corpo e à utilização dos recursos (substrato e alimento), Cadle e Greene (1993) forneceram diversas evidências (algumas irrefutáveis) da importância de fatores históricos na composição e estruturação de 15 taxocenoses de serpentes neotropicais. Utilizando os colubrídeos como exemplo, estes autores mostraram que os diversos padrões de tamanho corpóreo e utilização dos recursos podem ser explicados pelas proporções das três principais linhagens desta família (na região considerada, colubríneos, xenodontíneos centroamericanos e xenodontíneos sulamericanos; ver Cadle e Greene, 1993, e referências nele contidas) na composição destas taxocenoses. Como as três linhagens evoluíram em regiões distintas, os padrões atuais dificilmente poderiam ser interpretados como um resultado de interações evolutivas de longo prazo entre as mesmas. Deste modo, tendências evolutivas características de uma determinada linhagem seriam mais prevalentes nas taxocenoses em que esta linhagem é melhor representada. Por exemplo, a guilda de espécies fossórias que se alimentam de minhocas, encontrada em diversas taxocenose de serpentes amazônicas (Dixon e Soimi, 1986; Duellman, 1978; Zimmermann e Rodrigues, 1990), é uma consequência direta da colonização e posterior radiação do gênero *Atractus* (originado na América Central) na América do Sul, especialmente na Amazônia. Se, por acaso, este gênero não houvesse colonizado o continente, essa guilda estaria ausente destas taxocenoses, mesmo com a aparente abundância de minhocas (o alimento principal em *Atractus*) nas regiões estudadas. Portanto, no máximo, os recursos *permitem* a presença de determinadas espécies numa taxocenose; a simples disponibilidade de um nicho não cria pressões evolutivas para “preenchê-lo” (Cadle e Greene, 1993:290 e 291).

Ao contrário da hipótese de competição interespecífica, que dificilmente pode ser comprovada (e. g., Mac Nally, 1983; Reichenbach e Dalrymple, 1980; Vitt, 1987), a hipótese “histórica” parece ser de fácil comprovação, desde que as análises envolvam a separação das taxocenoses em linhagens filogenéticas, como sugerido por Cadle e Greene (1993).

A fauna de serpentes da Amazônia central é muito pouco conhecida quando comparada às suas porções ocidental (e. g., Dixon e Soini, 1986; Duellman, 1978; Fugler, 1986; Lescure e Gasc, 1986; Rodriguez e Cadle, 1990; Vanzolini, 1986), oriental (ver Cunha e Nascimento, 1993, e referências aí contidas) e setentrional (e. g., Beebe, 1946; Chippaux, 1986; Gasc e Rodrigues, 1980; Hoogmoed, 1979, 1982; Lancini, 1979; Roze, 1966; Test et al., 1966). Ao contrário destas regiões, as informações sobre as taxocenoses de serpentes da Amazônia central são raras (Zimmermann e Rodrigues, 1990) e as poucas referências sobre as serpentes da região de Manaus (Hoge e Nina, 1969; Martins, 1993; Martins e Gordo, 1993; Martins e Oliveira, 1993; Schmidt e Inger, 1951; Vanzolini, 1985) tratam de uma ou de poucas espécies. Zimmermann e Rodrigues (1990) apresentaram uma análise das taxocenoses de anuros, lagartos e serpentes das reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF, Smithsonian Institution/INPA, anteriormente WWF/INPA), situadas a cerca de 80 km ao norte de Manaus. Em linhas gerais, estes autores forneceram descrições sucintas sobre a utilização de recursos e considerações sobre abundância relativa, baseadas em um número relativamente pequeno de indivíduos encontrados. No mesmo volume em que este estudo foi publicado, Duellman (1990) utilizou os resultados de Zimmermann e Rodrigues (1990) para comparação entre taxocenoses neotropicais.

No presente estudo descrevo uma taxocenose de serpentes em mata tropical úmida na região de Manaus, Amazônia central, com base na utilização de recursos (substrato e alimento), horário de atividade, riqueza, abundância, características morfológicas, comportamento e na reprodução das espécies. As questões básicas foram: (1) como a taxocenose da Reserva Ducke é estruturada e (2) qual a importância de fatores históricos e ecológicos (contemporâneos) nesta estruturação. Inspirado principalmente em Cadle e Greene (1993), analiso a maioria dos resultados obtidos em linhagens filogenéticas

separadas, de modo a avaliar a importância de fatores históricos. Ao mesmo tempo, hipóteses alternativas são consideradas à luz dos resultados deste e de outros estudos sobre taxocenoses de serpentes amazônicas.

ÁREAS DE ESTUDO

A grande maioria dos dados aqui apresentados foram obtidos entre outubro de 1991 e março de 1993 na Reserva Florestal Adolpho Ducke (Fig. 1). Observações adicionais, realizadas em outras localidades ao redor de Manaus (ver mapa desta região em Martins e Oliveira, 1993), são incluídas em algumas análises de forma a aumentar a base de dados para as análises sobre a taxocenose da Reserva Ducke. Abaixo apresento uma descrição detalhada da Reserva Ducke, seguida de descrições gerais das outras áreas nas quais também obtive informações utilizadas neste estudo.

A Reserva Florestal Adolpho Ducke (3°00' S, 59°55' W, altitude *ca.* 50 m) consiste de uma porção de 100 km² de florestas, quase totalmente intactas, localizada no Km 26 da rodovia AM-010 (que liga Manaus a Itacoatiara), ao norte de Manaus, Amazonas, sob a administração do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Uma abordagem detalhada da história e da vegetação da Reserva Ducke foi feita por Prance (1990); o resumo aqui contido é baseado neste texto. Do início da década de 1960 até 1972, o INPA desenvolveu um programa de silvicultura na Reserva Ducke que envolvia “enriquecimento” da floresta e produção de mudas de árvores nativas. Em 1972, a Reserva Ducke foi declarada Reserva Biológica e todo o programa de silvicultura, exceto a coleta de sementes e estudos fenológicos, foi transferido para outras reservas ao redor de Manaus. A área utilizada até então para experimentos silviculturais não excedeu 2% da área total da reserva. Hoje estas áreas são compostas de árvores altas com sub-bosque relativamente limpo. Mesmo com os desmatamentos adicionais para a implantação das edificações da reserva, além de invasões eventuais, mais de 90% das florestas da Reserva Ducke permanecem inalterados.

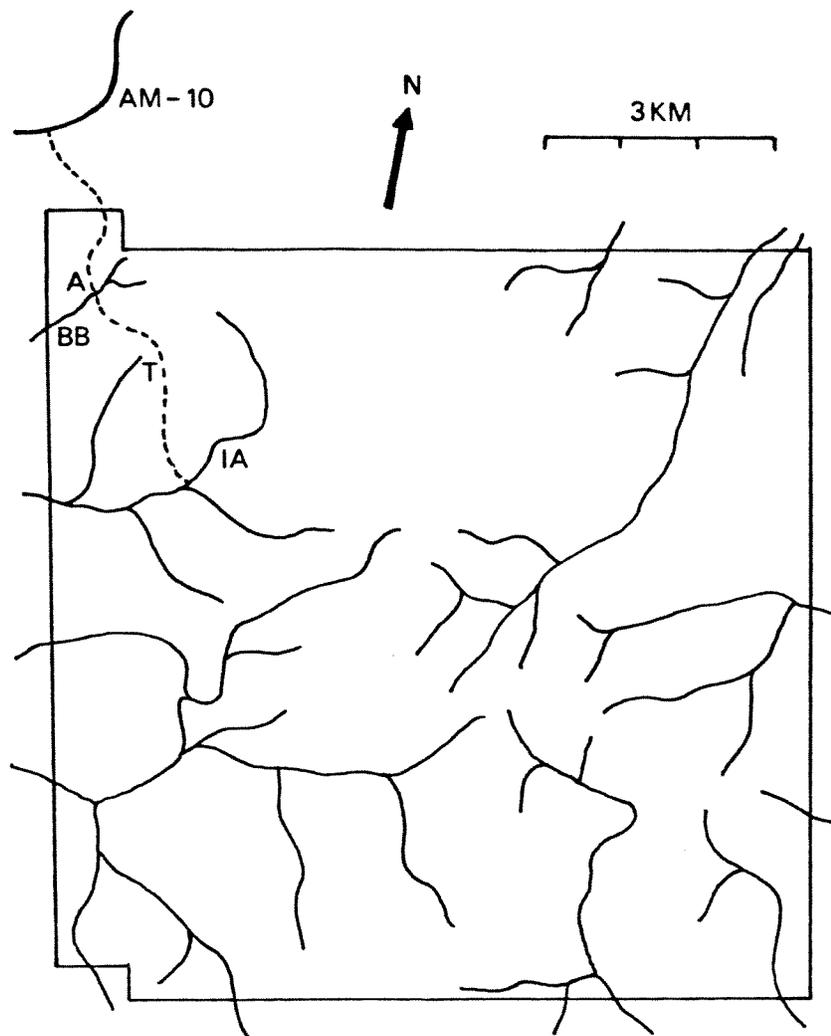


Figura 1 - Mapa da Reserva Ducke mostrando a Rodovia AM-010, a área dos alojamentos (A), o igarapé Barro Branco (BB), a região da torre (T) e o igarapé Acará (IA). A linha tracejada corresponde à estrada de terra que corta a porção noroeste da reserva.

A Reserva Ducke é coberta por florestas tropicais úmidas sobre latossolo de terra firme, incluindo diversos baixios cortados por pequenos riachos cujas margens inundam durante o período de chuvas, criando extensas áreas encharcadas. Estes baixios

encharcados contêm diversas espécies típicas de florestas inundáveis, especialmente buritis (*Mauritia flexuosa*). Existem também algumas áreas com solo de areia branca cobertas por vegetação característica (campinas e campinaranas). Além destas áreas intocadas, existem outras de floresta secundária. Uma caracterização das vegetações de terra firme e de baixios da região de Manaus encontra-se em Guillaumet (1987).

A procura regular de serpentes (ver “Métodos”) foi realizada em duas áreas de estudo localizadas em regiões diferentes fisionômica e topograficamente: um platô e um vale com riacho. O platô (região da torre, Fig. 1) consiste de floresta de terra firme com árvores altas, muitas com troncos de grande diâmetro, e sub-bosque com diversas palmeiras baixas. Esta região foi amostrada utilizando-se uma área de 2 ha (100 x 200 m) cortada por trilhas a cada 10 m. O vale com riacho consiste de floresta de baixio com diversos buritis altos, árvores relativamente mais baixas, raramente com troncos de grande diâmetro, densa cobertura de ervas e arbustos cobrindo grande parte do solo e um sub-bosque relativamente denso com diversas palmeiras baixas. O vale é cortado por um pequeno riacho (igarapé Barro Branco, cerca de 1-3 m de largura e 10-100 cm de profundidade; Fig. 1) que corre através de terreno relativamente plano; as encostas do vale estão separadas por 50-100 m. Esta área, totalizando cerca de 1 ha, foi amostrada utilizando-se duas trilhas que se estendiam ao longo do vale, aproximadamente paralelas ao riacho; uma destas trilhas cortava as margens encharcadas do riacho e outra seguia uma das encostas, sendo utilizada com maior frequência. As trilhas do platô e do vale eram marcadas a cada 10 m para permitir a localização exata de cada serpente. Observações adicionais de serpentes foram feitas em diversas outras áreas da reserva, principalmente em estradas de terra e áreas alteradas da reserva. Uma série curta de armadilhas de interceptação e queda também foi utilizada no fim do estudo, na área do vale (ver “Métodos”).

Observações adicionais foram realizadas em outras regiões ao redor de Manaus, descritas a seguir. No rio Pitinga (situado a cerca de 200 km ao norte de Manaus), afluente do rio Uatumã, foram realizadas coletas de serpentes em uma área onde foi criado, na década de 1980, um lago artificial para instalar uma usina hidroelétrica. A região é coberta por florestas de terra firme sobre latossolo, semelhante àquela da Reserva

Ducke. Ao final de 1991, o nível do lago foi aumentado em 4 m acima do nível inicial, permitindo um pequeno resgate de serpentes. O trabalho no rio Pitinga envolveu tanto procura visual como capturas com armadilhas de interceptação e queda. Algumas observações esporádicas realizadas em Balbina (a cerca de 100 km ao norte de Manaus), também na bacia do rio Uatumã, também são apresentadas (uma descrição desta região encontra-se em Martins, 1991).

O rio Cuieiras (cerca de 90 km a noroeste de Manaus) é um afluente de águas pretas do rio Negro, caracterizado por vegetação típica de igapó nas margens e florestas de terra firme no interior. Igapós são florestas baixas sazonalmente inundadas por rios de água preta ou clara. Diversas praias de areia branca aparecem na estação seca e as águas do rio invadem grandes extensões de florestas na época da cheia. A taxocenose de serpentes das matas de terra firme em regiões de igapó é muito semelhante àquela da Reserva Ducke. Entretanto, as taxocenoses dos igapós, em si, são muito peculiares, incluindo diversas espécies aquáticas não encontradas em áreas de terra firme. O trabalho no rio Cuieiras envolveu duas viagens de campo de dez dias cada, durante 1992 e 1993, nas quais realizou-se apenas procura visual. Além destas viagens, diversas coletas adicionais foram realizadas por terceiros.

Careiro (situado em frente a Manaus, na margem oposta do rio Amazonas) é uma região de várzea incluindo rios e lagos de água branca (barrenta) e florestas de várzea (florestas sazonalmente inundáveis por rios de água branca) caracterizadas por árvores baixas e sub-bosque relativamente limpo. Apenas observações esporádicas foram feitas em matas de várzea através de procura visual.

O clima na região de Manaus é caracterizado por uma média de 2100 mm de chuvas ao ano, com estações bem marcadas, uma chuvosa (165-300 mm/mês) de novembro a maio, e outra seca (< 65 mm/mês) de julho a setembro; as temperaturas variam entre 18 e 37°C ao longo do ano e a umidade relativa média situa-se em torno de 85% (DNPM, 1976; Leopoldo et al., 1987). A figura 2 apresenta a variação da precipitação pluviométrica, temperatura e umidade relativa do ar entre julho de 1991 e junho de 1993, com base em dados obtidos na estação meteorológica da Embrapa, situada no Km 36 da rodovia AM-010, portanto, a cerca de 10 km da Reserva Ducke.

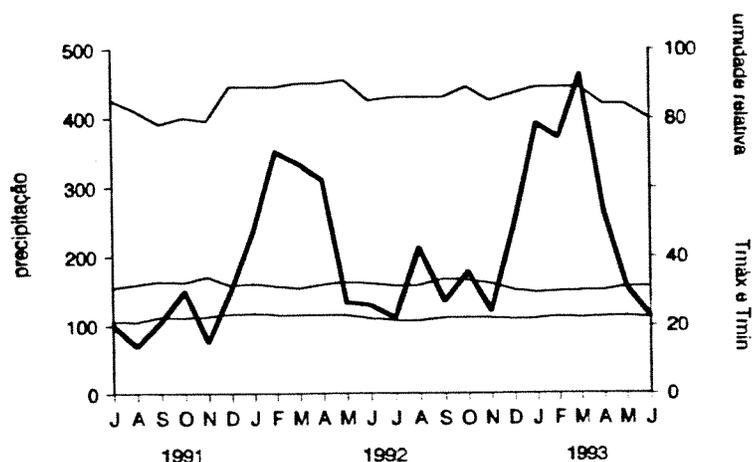


Figura 2 - Totais mensais de precipitação pluviométrica (linha mais espessa), médias mensais de umidade relativa do ar e temperatura máxima e mínima (em °C), obtidas na estação meteorológica da Embrapa, situada a 10 km da Reserva Ducke, para o período entre julho de 1991 e junho de 1993.

MÉTODOS

Observações de serpentes

As observações de serpentes foram divididas em duas categorias: procura limitada por tempo (ver Campbell e Christman, 1982; Scott et al., 1989) e encontros ocasionais.

A procura limitada por tempo foi realizada na Reserva Ducke, mensalmente entre outubro de 1991 e março de 1993 (fase de procura regular de serpentes). Apenas as trilhas na área de 2 ha no platô e aquelas no vale foram utilizadas para a procura limitada por tempo. Cerca de 90-100 horas-homem de procura foram realizadas a cada mês (Fig. 3), totalizando 1595 horas-homem, 479 durante o dia e 1116 durante a noite. O maior esforço durante o período noturno foi devido à maior taxa de encontro de serpentes neste período. Cinco pessoas trabalharam na procura limitada por tempo, embora na maioria das amostragens apenas duas pessoas estivessem presentes (o autor esteve presente em mais

de 95% dos turnos de amostragem). Cada pessoa previamente inexperiente era treinada no método antes que suas observações fossem consideradas na procura limitada por tempo.

A procura limitada por tempo consistia de deslocamento a pé, muito lento através de trilhas, à procura de serpentes. O esforço de procura se estendia a todos os microhabitats visualmente acessíveis. Nas trilhas do vale, duas pessoas caminhavam ao mesmo tempo por uma mesma trilha, cada uma procurando em um lado da trilha. Nas trilhas do platô, cada pessoa caminhava em uma trilha, procurando em ambos os lados. À noite, os períodos de amostragem foram quase sempre de cinco horas ininterruptas; durante o dia, a procura concentrou-se principalmente no período da tarde e os períodos de amostragem variaram de uma a quatro horas, algumas vezes em dois turnos. Durante um período de cinco horas de procura, caminhava-se por 300 a 400 m de trilha (60-80 m/h). Para a quantificação do encontro de serpentes, utilizo aqui a taxa de encontro de serpentes baseada no tempo de procura, ou seja, o número de serpentes encontradas por hora-homem de procura limitada por tempo.

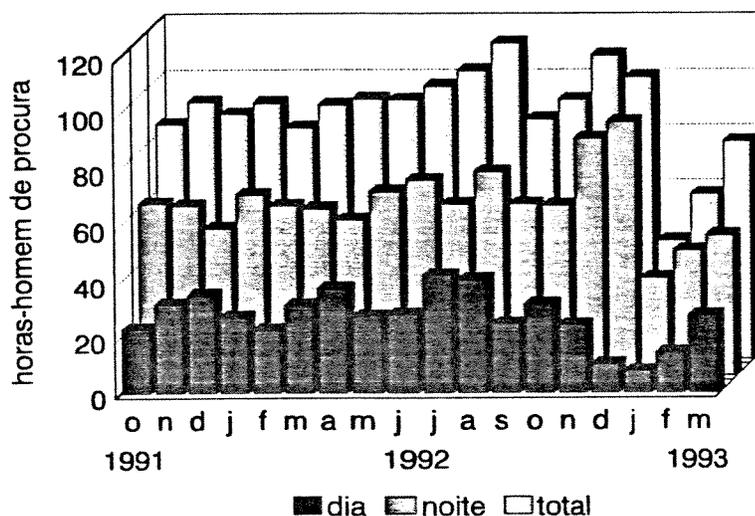


Figura 3 - Número de horas-homem de procura limitada por tempo realizadas a cada mês na Reserva Ducke.

Os encontros ocasionais foram realizados na Reserva Ducke (N = 274) e em outras localidades ao redor de Manaus (N = 177), entre março de 1991 e março de 1994. Estes encontros ocorreram durante outras atividades na Reserva Ducke, em diversos ambientes, dos prédios às estradas que cortam parte da reserva. Por exemplo, diversas serpentes foram encontradas em duas estradas de terra dentro da reserva: uma ligando a rodovia AM-010 às edificações da reserva (percorrida de automóvel), com cerca de 3 km, e outra ligando estas edificações à área do platô (percorrida a pé), com cerca de 1,5 km. Ambas estradas cortavam principalmente áreas de floresta primária e de experimentos silviculturais antigos. Também foram incluídas em encontros ocasionais as observações e coletas eventuais de serpentes realizadas por terceiros (pesquisadores desenvolvendo outros projetos na Reserva Ducke). Quando a serpente não era capturada, utilizei apenas as informações fornecidas por outros herpetólogos ou por outros pesquisadores que reconheciam as espécies mais comuns. Estas pessoas forneceram informações úteis para 98 observações de serpentes.

Cada serpente observada, tanto na procura limitada por tempo como nos encontros ocasionais, era capturada manualmente (a grande maioria), com luvas de couro ou com pinções. Para cada uma, anotei: espécie; data e horário de captura; localização na Reserva Ducke e na área de estudo; comprimento rostro-anal, comprimento da cauda e peso; indivíduo; sexo (em poucas ocasiões); microhabitat; atividade; e observações adicionais [comportamento de caça, comportamento defensivo, detalhes de coloração, marcas naturais, presença de ovos, presença de presas no estômago (às vezes, ausência), etc.]. Praticamente todas as serpentes capturadas foram marcadas por corte de apenas uma pequena porção de uma ou duas escamas ventrais, como proposto por Spellerberg (1977). Apenas um adulto de *E. cenchria* apresentou regeneração suficiente para dificultar a identificação da marca. Diversos indivíduos de *B. atrox* não foram manuseados e alguns foram reconhecidos posteriormente através de marcas naturais (cf. Sazima, 1988).

Um número limitado de serpentes foi coletado (e preservado pelas técnicas usuais; Pisani e Villa, 1974) antes e ao final do período de procura regular de serpentes. Estes e outros exemplares da Reserva Ducke estão depositados na coleção de serpentes do

Instituto de Medicina Tropical de Manaus (IMTM) e no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC).

No rio Pitinga foram usadas armadilhas de interceptação e queda (“pitfall traps with drift fences”, Fitch, 1987) montadas com latões de metal de 100-150 litros, enterrados a cada 10 m e ligados por tela plástica de 1 m de altura. Cerca de 500 m de armadilhas foram montados em linha paralela à margem do lago. Estas armadilhas permaneceram abertas ininterruptamente e foram monitoradas a cada dia, resultando na captura de mais de 100 serpentes durante três meses consecutivos (outubro a dezembro de 1991).

A partir do final de 1992, na Reserva Ducke também foram usadas armadilhas de interceptação e queda, desta vez com baldes plásticos de 20 ou 27 litros a cada 10 m, ligados por plástico de 50 cm de altura, num total de 220 m. Estas armadilhas só foram abertas em poucas ocasiões, resultando na captura de apenas cinco serpentes (em parte, talvez, pelo pequeno tamanho dos baldes).

Tamanho

O tamanho das serpentes é aqui apresentado como comprimento (medido em espécimes vivos e preservados) e peso (aferido apenas em animais vivos ou recém-mortos). Para os dados obtidos neste estudo, utilizo comprimento rostro-anal mais comprimento da cauda (CRA+CCA); em alguns casos, apenas o comprimento total CT é apresentado. Além dos dados obtidos na região de Manaus, para as análises de comprimento e peso, utilizo também dados da literatura citada em “Resultados e Discussão”, especialmente Beebe (1946). Durante o trabalho de campo, todos os pesos foram obtidos com dinamômetros portáteis e as medidas de comprimento com fita métrica flexível.

Utilização do ambiente e período de atividade

Microhabitat (ou substrato) é aqui utilizado para caracterizar a localização do animal no ambiente *enquanto em atividade* (especialmente atividade de caça; porém, ver em

Cadle e Greene, 1993, um uso alternativo para o termo microhabitat). Substratos utilizados para repousar ou dormir também são fornecidos. Em diversas ocasiões tive dificuldade em distinguir indivíduos que estavam em repouso (ou repouso curto) daqueles que estavam dormindo (ou repouso prolongado). Por motivos práticos, considero que uma serpente está repousando quando não está se movendo nem dormindo durante seu período de atividade; estes indivíduos geralmente estão alimentados (presa no tubo digestivo), o que indica repouso após caça bem sucedida (e. g., *Dipsas* sp. enrodilhada sobre a vegetação à noite e adultos de *Chironius scurrulus* enrodilhados sobre a vegetação baixa durante o dia; estas duas espécies claramente não usam estes microhabitats para repousar durante o período de inatividade, ou seja, de dia em *Dipsas* e à noite em *Chironius*). Indivíduos dormindo (ou em repouso prolongado) são aqueles encontrados em repouso durante o seu período de inatividade (e. g., *Chironius fuscus*, *C. multiventris*, *Liophis reginae*, *L. typhlus* e *Oxybelis* spp. enrodilhadas sobre a vegetação à noite).

Com o intuito de tornar os dados aqui fornecidos mais claros e objetivos, utilizo as categorias de utilização de substrato definidas a seguir. Como o presente estudo foi feito principalmente em florestas, a classificação abaixo é mais dirigida para este ambiente; entretanto, a definição de cada categoria é a mais ampla possível, para que possam ser utilizadas em outros ambientes.

(1) **Aquáticas** são as serpentes que passam pelo menos parte de seu período de atividade na água. Exemplos de serpentes tipicamente aquáticas são *Helicops*, *Hydrops*, *Pseudoeryx* e *Micrurus surinamensis*. O habitat aquático pode ser dividido em várias subcategorias como rios, riachos, lagos e poças. Em cursos d'água, pode-se distinguir remansos dos trechos de correnteza.

(2) **Fossórias** são serpentes capazes de cavar e/ou utilizar galerias pré-existentes do solo, que passam pelo menos parte de seu período de atividade dentro do solo. Serpentes tipicamente fossórias são *Micrurus* (exceto *M. surinamensis*), *Atractus* e *Anilius*. Algumas fossórias (e. g., *Atractus poeppigi*) parecem passar a maior parte do tempo dentro do solo e são mais facilmente encontradas durante atividades humanas que causem revolvimento da camada superficial do solo (e. g., derrubada da floresta com tratores) ou com

armadilhas de interceptação e queda. Entretanto, a maioria das fossórias freqüentemente emergem do solo e podem até subir na vegetação baixa (e. g., *Atractus torquatus*); algumas serpentes fossórias podem inclusive ser parcialmente aquáticas (e. g., *Anilius scytale*, *Micrurus lemniscatus*). A emergência de espécies fossórias podem ser causadas por solos compactados (impedindo o deslocamento subterrâneo; e. g., estradas de terra, trilhas antigas na mata) ou encharcados.

(3) **Criptozóicas** (cf. Cadle e Greene, 1993) são serpentes que passam pelo menos parte de seu período de atividade dentro da serapilheira. Espécie tipicamente criptozóica é *Echivanthera brevirostris*. Geralmente difíceis de serem encontradas, emergem da serapilheira em áreas de solo exposto (e. g., em trilhas) e são facilmente capturadas com armadilhas de interceptação e queda.

(4) **Terrestres** são serpentes que passam pelo menos parte de seu período de atividade sobre o solo. Em florestas, são encontradas sobre a serapilheira. Exemplos de espécies tipicamente terrestres são *Dendrophidion dendrophis* e *Drymoluber dichrous*.

(5) **Arborícolas** são serpentes que passam pelo menos parte de seu período de atividade sobre a vegetação. O termo vegetação é aqui utilizado de maneira ampla, incluindo cipós, arbustos, árvores de diversos tamanhos, bem como vegetação em decomposição (folhas de palmeira, troncos e ramos caídos, etc.). Algumas espécies parecem usar principalmente os níveis mais altos da vegetação, como *Philodryas viridissimus*. Serpentes tipicamente arborícolas são *Imantodes cenchoa*, *Xenoxybelis argenteus* e *Corallus* spp.

As categorias acima são definidas com fins práticos, já que a maioria deve representar contínuos para as serpentes. Diversas espécies são euritópicas e podem ser incluídas em mais de uma categoria. Além disso, uma dada espécie pode apresentar variação geográfica no uso de microhabitat (ver, e. g., *Leptophis ahaetulla* em Strüssmann e Sazima, 1993), provavelmente em resposta às diferenças na estrutura do habitat. Também podem ocorrer mudanças ontogenéticas no uso de microhabitat (e. g., *Bothrops atrox*). Para fornecer uma visão quantitativa do uso de microhabitat, apresento o número de indivíduos encontrados em cada categoria, a exemplo de Duellman (1978).

O horário de atividade é mais facilmente definível que o uso de microhabitat, embora alguns problemas semelhantes possam surgir na interpretação dos dados de campo (ver Cadle e Greene, 1993). Como o próprio termo sugere, o horário de atividade é aqui considerado como o período durante o qual a serpente está ativa (geralmente caçando). Apenas duas categorias são utilizadas: diurnas e noturnas. Algumas espécies podem estar ativas tanto durante o dia como à noite (e. g., *Bothrops atrox*) e outras parecem não ter um horário de atividade definido (e. g., algumas *Atractus*; ver Martins e Oliveira, 1993). Portanto, como no caso de uso de microhabitat, é aqui fornecido o número de indivíduos encontrados em cada categoria, a exemplo de Duellman (1978).

Dieta

Poucos dados sobre conteúdo estomacal dos indivíduos encontrados na Reserva Ducke estão aqui relatados, principalmente por duas causas: (1) não foi feita regurgitação forçada na maioria das ocasiões em que detectei presas nos estômagos e (2) não foram feitas coletas extensivas de serpentes na reserva, por motivos conservacionistas. Embora seja uma falha em minha base de dados, fui movido por experiências anteriores, traumáticas, de regurgitação forçada em espécies pequenas e frágeis (alguns jovens de *Oxybelis* e *Dipsas*, por exemplo, quase morreram durante esse procedimento). Alguns poucos exemplares coletados na Reserva Ducke, bem como outros depositados na coleção de serpentes do Instituto de Medicina Tropical de Manaus (IMTM), foram utilizados para análise de conteúdos estomacais. O exame de poucos exemplares do IMTM se deve ao fato de não ter sido permitido acesso a esta coleção, a partir de janeiro de 1994.

Nos espécimes preservados, o estômago e o intestino foram examinados para a detecção de presas ou seus restos. A identidade de várias presas foi inferida a partir da análise de seus restos sob microscópio estereoscópico. Minhocas foram detectadas pela presença de cerdas (geralmente amareladas e facilmente distinguíveis). Anuros são geralmente digeridos por completo antes de atingirem a porção final do tubo digestivo; portanto, fragmentos de insetos encontrados na porção final do intestino de serpentes que alimentam-se habitualmente de vertebrados, foram considerados como sendo o conteúdo

estomacal de anuros (Martins e Gordo, 1993). Restos de lagartos, cobras, aves e mamíferos (escamas, penas e pelos) são geralmente de fácil detecção na porção final do tubo digestivo.

Para fornecer uma visão representativa da dieta de cada espécie, forneço dados da literatura, obtidos em outras regiões. Embora a dieta possa variar geograficamente, e mesmo entre diferentes habitats, não obtive qualquer evidência significativa de tal variação, desde que haja segurança de estar sendo considerada a mesma espécie (ver comentário em Strüssmann e Sazima, 1993:64). Por exemplo, no presente estudo, os dados para *Liophis reginae* em Dixon e Soini (1986) não foram utilizados pois desconfio que a espécie tratada por estes autores não é a mesma encontrada em Manaus (ver “Comentários taxonômicos”, abaixo).

Reprodução

As informações sobre reprodução para cada espécie, limitam-se à ocorrência de fêmeas grávidas e jovens nas populações amostradas. Forneço dados de campo e de laboratório para a presença de folículos (no ovário), ovos (no oviduto) ou embriões em fêmeas, além de observações de recém-nascidos ou jovens pequenos, durante os diferentes meses do ano. Algumas poucas serpentes coletadas na Reserva Ducke e em outras localidades ao redor de Manaus foram também analisadas para a avaliação da presença de jovens nas populações e folículos, ovos ou embriões em fêmeas.

Defesa

Os dados sobre defesa foram obtidos durante o trabalho de campo na Reserva Ducke e em outras localidades ao redor de Manaus. Observações ocasionais em cativeiro também são incluídas. Os comportamentos defensivos foram estimulados na natureza e em cativeiro por aproximação, toque e retenção (Sazima e Abe, 1991). Quase todos os comportamentos e posturas defensivos foram incluídos nas categorias definidas por Greene (1988). O comportamento de “rodar o corpo” ao longo do eixo axial não se

encaixa em qualquer das categorias propostas por Greene (1988). Inflamento gular é aqui definido como o ato de inflar a região gular e porção anterior do pescoço (tem-se a impressão de que a serpente acabou de engolir um ovo; ver *Pseustes sulphureus* em Amaral, 1977). Este comportamento foi incluído na categoria “expansão lateral do pescoço” por Greene (1988), que comentou que dificilmente pode ser distinguido da compressão lateral em algumas descrições (ver Sazima e Haddad, 1992). Debater-se (“body thrash”) é aqui usado como definido por Greene (1988), quando envolve retenção da serpente. O comportamento de debater-se subitamente (movimentos súbitos) é estimulado pela simples aproximação do observador (ou predador), sem a necessidade de contato físico; este comportamento também não se encaixa em qualquer das categorias em Greene (1988). Estes movimentos súbitos ocorrem tipicamente em *Micrurus*, mas também em seus mímicos (e. g., *Erythrolamprus*; ver também Sazima e Abe, 1991), bem como em não-mímicos (e. g., *Dipsas*, *Helicops*), e provavelmente assustam e/ou confundem predadores visualmente orientados. Espécies venenosas, ou não-venenosas de grande porte, foram induzidas a morder luvas de couro (cf. Sazima e Abe, 1991), embora *B. atrox* tenha sido capaz de picar através destas luvas em duas ocasiões.

Comentários taxonômicos

As 50 espécies aqui tratadas foram identificadas com base na literatura corrente. Entretanto, quatro delas apresentam problemas taxonômicos evidentes.

Pela revisão de Peters (1960), a espécie aqui tratada por *Dipsas* sp. possui folidose intermediária entre *D. catesbyi* e *D. pavonina* e seu padrão de coloração não concorda com os apresentados por estas espécies. Portanto, preferi não aplicar nenhum destes nomes a esta espécie até que um estudo mais detalhado seja realizado.

A espécie identificada por Dixon e Soini (1986) como *L. reginae* parece não ser a mesma aqui referida com este nome (a coloração e a ecologia são distintas). Acho que pelo menos duas formas distintas em ecologia e coloração, que ocorrem na bacia amazônica e possuem folidose que se encaixa em *L. reginae* como definida em Dixon (1983) (obs. pess.), constituem espécies distintas. Revisões futuras, abrangendo caracteres

não utilizados por Dixon (1983; e. g., *hemipênis*), talvez revelem a existência de diversas espécies entre as populações atualmente consideradas como *L. reginae*. Por este motivo, não utilizei as informações de Dixon and Soini (1986) para a espécie por eles tratada como *L. reginae* nas análises que incluem dados da literatura.

A taxonomia do gênero *Oxyrhopus* ainda é confusa na Amazônia, especialmente pela semelhança em foliose entre as diferentes espécies. Aparentemente, a coloração parece ser a característica mais segura na identificação das espécies, embora outros caracteres possam também mostrar-se úteis (e. g., *hemipênis*). Entretanto, pelo menos três formas com coloração distinta são chamadas de *O. melanogenys* em diferentes estudos (Cunha e Nascimento, 1983a; Dixon e Soini, 1986; Silva, 1993; este estudo).

Dois indivíduos de uma espécie de *Pseudoboa* não identificada foram observados por terceiros na Reserva Ducke (um deles fotografado por K.-H. Junfer). Um terceiro indivíduo desta espécie, com a cabeça mutilada, foi encontrado em uma estrada no rio Jau (M. Gordo, com. pess.). O dorso é castanho escuro a negro na porção médio-dorsal e alaranjado a vermelho lateralmente. A cabeça é negra, com uma faixa nugal branca larga no único indivíduo fotografado. Embora apenas três espécies de *Pseudoboa* sejam conhecidas para a Amazônia: *P. coronata*, *P. newiedii* e *P. nigra* (Cunha e Nascimento, 1983a; Peters e Donoso-Barros, 1970), a taxonomia do gênero nesta merece uma revisão baseada em amostras representativas de diversas localidades. O padrão de colorido aqui descrito não foi registrado para qualquer destas três espécies. Suspeito que esta espécie possa ser nova; entretanto, apenas a análise de exemplares adicionais poderia confirmar esta hipótese.

A espécie aqui tratada por Gêner. sp. trata-se, aparentemente, de uma espécie e um gênero novos, que serão descritos em outra oportunidade (M. E. Oliveira e M. Martins, dados não publicados).

O gênero *Echinanthera*, aqui utilizado, foi recentemente revalidado (Di-Bernardo, 1992) para abrigar as espécies de *Rhadinaea* do grupo *brevirostris*. O gênero *Xenoxylbelis* foi recentemente descrito (Machado, 1993) para abrigar as espécies citadas na literatura como *Oxybelis argenteus* e *O. boulengeri*.

Tratamentos estatísticos

Com o intuito de resumir a estruturação da taxocenose, realizei uma análise de agrupamento (“cluster analysis”, ver Rohlf, 1992) a partir de uma matriz de similaridades (utilizando o índice de Dice) resultante de uma matriz qualitativa (presença/ausência) de dados sobre utilização do ambiente, dieta, comprimento e peso. A matriz de dados qualitativos (presença/ausência) que deu origem ao dendrograma possui 27 categorias: nove relacionadas à utilização do ambiente e ao horário de atividade (fossório, criptozóico, terrestre, arbustos, árvores, poça, riacho, noturno, diurno); nove relacionadas à dieta (moluscos, minhocas, artrópodos, vertebrados longos, peixes+girinos, anuros, lagartos, aves, mamíferos); e nove relativas ao tamanho (CT: < 300 mm, 300-600 mm, 601-900 mm, 901-1200 mm, >1200 mm; peso: 0-10 g, 11-50 g, 51-200 g, >200 g). A categoria vertebrados longos inclui peixes longos (e. g., *Symbranchus*), gimnofionas, lagartos fossórios, anfisbenas e serpentes. Para a utilização de recursos e horário de atividade, as diferentes espécies foram incluídas em uma ou mais categorias, dependendo dos resultados obtidos. A alimentação de *Micrurus averyi* e *Pseudoboa* sp. foram inferidas com base em espécies congênicas com hábitos semelhantes. Para as categorias relativas ao tamanho, as espécies foram incluídas em todas as categorias abrangidas desde recém-nascidos até adultos grandes (portanto, a amplitude de comprimentos e pesos para cada espécie; para aquelas espécies para as quais não havia dados suficientes sobre peso, inferi a presença nas categorias com base em espécies de forma e comprimento semelhantes). Como exemplo, para *A. scytale*, incluí como presentes as seguintes categorias: fossória, criptozóica, terrestre, poça, diurno, noturno, vertebrados longos, todas as categorias de CT, exceto a última, e todas as categorias de peso. Apenas um dendrograma foi possível com a matriz de dados obtida.

Para testar possíveis diferenças no comprimento da cauda entre serpentes com diferentes hábitos, o CCA foi dividido pelo CT. As razões resultantes foram transformadas para seus arcossenos (Zar, 1984). Estas razões transformadas foram submetidas a uma análise de variância. Para testar possíveis diferenças na forma do corpo entre serpentes com diferentes hábitos, o peso e o CT foram transformados em logaritmo

natural e submetidos a regressões lineares. Os coeficientes destas regressões serviram para eliminar o efeito do CT sobre o peso. Os pesos corrigidos foram então submetidos a uma análise de variância. Nos casos em que a análise de variância indicou diferença entre os grupos (categorias de utilização de substrato em ambos os casos), um teste de Tukey foi realizado para indicar quais grupos diferiam entre si.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Riqueza e abundância

Comparações entre os métodos de procura

Um total de 508 encontros de serpentes (incluindo recapturas) pertencentes a 50 espécies (Tabela 1) foi realizado dentro dos limites da Reserva Ducke. A taxa média de encontro de serpentes foi de 0,064 serpente por hora-homem de procura limitada por tempo durante o dia (ou uma serpente a cada 15,6 horas-homem) e de 0,217 serpente por hora-homem à noite (ou uma serpente a cada 4,6 horas-homem). Considerando a distância média percorrida por pessoa em cada hora de procura limitada por tempo (cerca de 70 m, tanto de dia quanto à noite), uma serpente foi encontrada a cada 1,10 km caminhado durante o dia e uma serpente a cada 0,32 km caminhado durante a noite. A taxa de encontro de serpentes variou consideravelmente durante o período de estudos (Fig. 4; ver “Atividade”, abaixo).

Os encontros ocasionais de serpentes ampliaram o número de espécies amostradas (Tabela 1 e Riqueza e abundância, abaixo), embora estes números dificilmente poderiam ser transformados em taxas de encontro, pelo fato de não ser possível quantificar o esforço de procura. Penso que, em levantamentos amplos de serpentes, os dois métodos deveriam ser utilizados, pelas vantagens inerentes a cada um, especialmente pela obtenção de taxas de encontro comparáveis através da procura limitada por tempo e de uma melhor imagem da riqueza de espécies através dos encontros ocasionais.

Tabela 1 - Composição faunística e abundância absoluta (AA) e relativa (AR, em porcentagem) de serpentes encontradas na Reserva Ducke (este estudo), nas reservas do PDBFF (a 50 km ao norte da Reserva Ducke; Zimmermann e Rodrigues, 1990) e em Santa Cecília, Equador (Duellman, 1978). As observações realizadas na Reserva Ducke foram separadas de acordo com o método utilizado, para comparação: procura limitada por tempo (PLT) e encontros ocasionais (EO) e incluem diversas recapturas de indivíduos marcados.

	Reserva Ducke						PDBFF		Santa Cecília	
	PLT		EO		total		AA	AR	AA	AR
	N = 274		N = 234		N = 508					
AA	AR	AA	AR	AA	AR	N = 225	N = 456	AA	AR	
Leptotyphlopidae										
<i>Leptotyphlops diaplous</i>			4	1,7	4	0,8				
Aniliidae										
<i>Anilius scytale</i>			2	0,8	2	0,4	5	2,2	3	0,7
Boidae										
<i>Boa constrictor</i>			1	0,4	1	0,2	2	0,9	3	0,7
<i>Corallus caninus</i>	1	0,4	1	0,4	2	0,4	1	0,4	7	1,5
<i>Corallus enydris</i>	1	0,4			1	0,2	3	1,3	1	0,2
<i>Epicrates cenchria</i>	5	1,8	1	0,4	6	1,2	7	3,1	8	1,7
<i>Eunectes murinus</i>			1	0,4	1	0,2			1	0,2
Colubridae										
<i>Apostolepis pymi</i>							2	0,9		
<i>Apostolepis sp.</i>							1	0,4		
<i>Atractus elaps</i>									23	5,0
<i>Atractus latifrons</i>			1	0,4	1	0,2				
<i>Atractus major</i>			1	0,4	1	0,2	4	1,8	14	3,1
<i>Atractus occipitoalbus</i>									2	0,4
<i>Atractus poeppigi</i>			2	0,8	2	0,4				
<i>Atractus schach</i>			1	0,4	1	0,2				
<i>Atractus snethlageae</i>			1	0,4	1	0,2				
<i>Atractus torquatus</i>	3	1,1	7	3,0	10	2,0	1	0,4		
<i>Chironius carinatus</i>							2	0,9	10	2,2
<i>Chironius fuscus</i> ¹	10	3,6			10	2,0	2	0,9	12	2,6
<i>Chironius multiventris</i>	3	1,1	3	1,3	6	1,2			2	0,4
<i>Chironius scurrulus</i>	4	1,4	5	2,1	9	1,8			12	2,6
<i>Clelia clelia</i>							3	1,3	8	1,7
<i>Dendrophidion dendrophis</i>	8	2,9	1	0,4	8	1,8	12	5,3	2	0,4
<i>Dipsas catesbyi</i>									28	6,1
<i>Dipsas indica</i>							2	0,9	11	2,4
<i>Dipsas pavonina</i>									2	0,4
<i>Dipsas sp.</i> ²	31	11,3	6	2,6	37	7,3	6	2,7		
<i>Drepanoides anomalus</i>			1	0,4	1	0,2				
<i>Drymobius rhombifer</i>									4	0,9
<i>Drymoluber dichrous</i>	5	1,8	6	2,6	11	2,2			5	1,1
<i>Echinanthera brevirostris</i> ³	1	0,4	3	1,3	4	0,8	5	2,2	7	1,5
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>			1	0,4	1	0,2	9	4,0	3	0,7
<i>Helicops angulatus</i>	4	1,4	56	23,9	60	11,8			7	1,5
<i>Helicops hagmanni</i>			3	1,3	3	0,6	1	0,4		
<i>Helicops petersi</i>									2	0,4
<i>Hydrops triangularis</i>							1	0,4		

Tabela 1 - Continuação.

	AA	AR	AA	AR	AA	AR	AA	AR	AA	AR
<i>Imantodes cenchoa</i>	20	7,3	4	1,7	24	4,7	22	9,8	32	7,0
<i>Imantodes lentiferus</i>									24	5,3
<i>Leptodeira annulata</i>	9	3,3	10	4,3	19	3,7	29	12,9	43	9,4
<i>Leptophis ahaethulla</i>	1	0,4	8	3,4	9	1,8			15	3,3
<i>Liophis cobella</i>									2	0,4
<i>Liophis poecilogyrus</i> ⁴							6	2,7		
<i>Liophis reginae</i>	10	3,6	1	0,4	11	2,2			8	1,7
<i>Liophis typhlus</i>	4	1,4	3	1,3	7	1,4				
<i>Liophis sp.</i>									1	0,2
<i>Mastigodryas boddaerti</i>			1	0,4	1	0,2				
<i>Oxybelis aeneus</i>	3	1,1			3	0,6				
<i>Oxybelis fulgidus</i>	1	0,4	2	0,8	3	0,6	1	0,4		
<i>Oxyrhopus formosus</i>	1	0,4	1	0,4	2	0,4	2	0,9	3	0,7
<i>Oxyrhopus melanogenys</i> ⁵	2	0,7	3	1,3	5	1,0	2	0,9	12	2,6
<i>Oxyrhopus petola</i>							1	0,4	20	4,4
<i>Philodryas viridissimus</i>			1	0,4	1	0,2	5	2,2		
<i>Pseudoboa coronata</i>									7	1,5
<i>Pseudoboa neuwiedii</i>	2	0,7	1	0,4	3	0,6				
<i>Pseudoboa sp.</i>			2	0,8	2	0,4				
<i>Pseustes poecilonotus</i>	2	0,7	1	0,4	3	0,6	1	0,4		
<i>Pseustes sulphureus</i>	3	1,1	2	0,8	5	1,0	1	0,4	1	0,2
<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>			1	0,4	1	0,2	7	3,1		
<i>Siphlophis cervinus</i>									2	0,4
<i>Tantilla melanocephala</i>							1	0,4	2	0,4
<i>Tripamurgos compressus</i>	8	2,9	5	2,1	13	2,5	7	3,1	1	0,2
<i>Xenodon severus</i>									6	1,3
<i>Xenopholis scalaris</i>									1	0,2
<i>Xenoxybelis argenteus</i> ⁶	89	32,5	12	5,1	101	19,9	42	18,7	50	11,0
Gen. sp.	3	1,1	2	0,8	5	1,0				
Elapidae										
<i>Micrurus averyi</i>			4	1,7	4	0,8	7	3,1		
<i>Micrurus hemprichii</i>			2	0,8	2	0,4	1	0,4		
<i>Micrurus langsdorffi</i>									1	0,2
<i>Micrurus lemniscatus</i>	3	1,1	8	3,4	11	2,2			2	0,4
<i>Micrurus narducci</i>									4	0,9
<i>Micrurus spixii</i>	1	0,4			1	0,2			7	1,5
<i>Micrurus surinamensis</i>			1	0,4	1	0,2			1	0,2
Viperidae										
<i>Bothriopsis bilineata</i> ⁷									2	0,4
<i>Bothriopsis taeniata</i> ⁸									1	0,2
<i>Bothrops atrox</i>	36	13,1	50	21,4	86	16,9	13	5,8	30	6,6
<i>Lachesis muta</i>			1	0,4	1	0,2	8	3,5	2	0,4

1 - Incluindo *C. cinnamomeus* em Zimmermann e Rodrigues (1990).

2 - Incluí sob este nome os indivíduos identificados como *D. catesbyi* em Zimmermann e Rodrigues (1990), por provavelmente tratar-se da mesma espécie.

3 - Listada como *Rhadinaea brevirostris* por Zimmermann e Rodrigues (1990) e Duellman (1978).

4 - Talvez se trate da espécie aqui identificada como *L. reginae*.

5 - Incluindo a espécie identificada como *O. trigeminus* em Zimmermann e Rodrigues (1990).

6 - Listada como *Oxybelis argenteus* por Zimmermann e Rodrigues (1990) e Duellman (1978).

7 - Listada como *Bothrops bilineatus* por Duellman (1978).

8 - Listada como *Bothrops castelnaudi* por Duellman (1978).

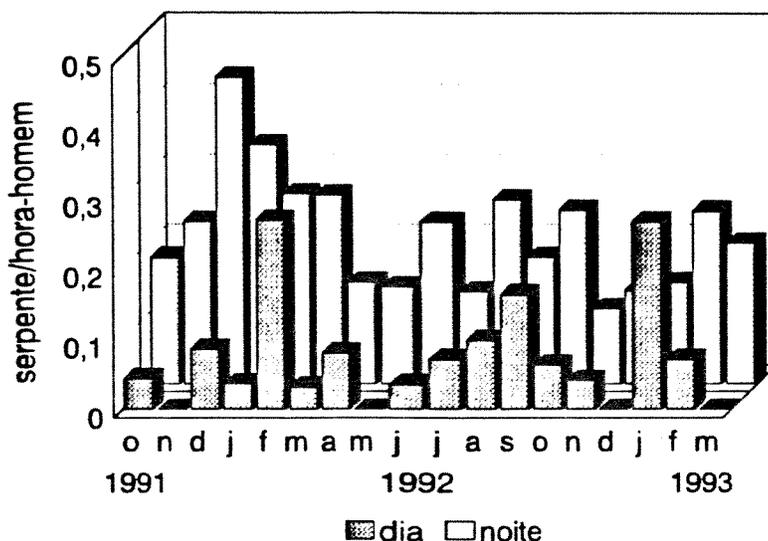


Figura 4 - Taxas mensais (diurnas e noturnas) de encontro de serpentes durante procura limitada por tempo na Reserva Ducke.

Riqueza: amplitude da amostragem e prováveis ocorrências adicionais

Do total de 50 espécies de serpentes encontradas dentro dos limites da Reserva Ducke (10.000 ha), 48 delas foram observadas na área principal de amostragens (da sede da reserva até a região da torre; ver Fig. 1), que engloba menos de 100 ha. Das duas espécies não encontradas na área, uma (*Pseudoboa* sp.) foi encontrada apenas no igarapé Acará (a cerca de 2,5 km da área amostrada) e a segunda (*Eunectes murinus*) foi observada apenas no extremo sudeste da reserva (a cerca de 13 km da área amostrada; Fig. 1). A restrição da área amostrada deveu-se principalmente ao objetivo fundamental do presente estudo, ou seja, a caracterização de uma taxocenose de mata.

Das 50 espécies encontradas na Reserva Ducke, apenas 31 foram encontradas durante a procura limitada por tempo, indicando que observações ocasionais são de extrema importância para se obter uma melhor imagem da riqueza num estudo deste tipo (e. g., Strüssmann e Sazima, 1993). Entretanto, os encontros ocasionais não são quantificáveis, ao passo que a procura limitada por tempo fornece taxas de captura, permitindo

comparações de abundância entre diferentes áreas. A figura 5 mostra o número cumulativo de espécies encontradas em função do tempo, utilizando apenas os dados obtidos durante a procura limitada por tempo. Nota-se claramente que o levantamento, através deste método, ainda é incompleto. Entretanto, para se atingir o número total de espécies encontradas, incluindo encontros ocasionais, provavelmente seriam necessárias algumas dezenas de milhares de horas-homem de procura limitada por tempo (Fig. 5). Nota-se também, na figura 5, que 74% das espécies encontradas durante procura limitada por tempo (ou cerca de metade do total de espécies encontradas na reserva) foram obtidas nas primeiras 400 horas-homem de procura. Portanto, para efeito de comparações entre diferentes áreas, poder-se-ia procurar por um período de “apenas” 400-500 horas-homem (isto equivale, por exemplo, a 20 a 25 turnos de cinco horas de procura realizadas por quatro pessoas ao mesmo tempo, o que parece aceitável para estudos comparativos). Entretanto, estas comparações ficariam limitadas principalmente às espécies mais abundantes (e acessíveis através do método de procura visual), resultando em estimativas de diversidade inferiores às diversidades reais das diferentes áreas.

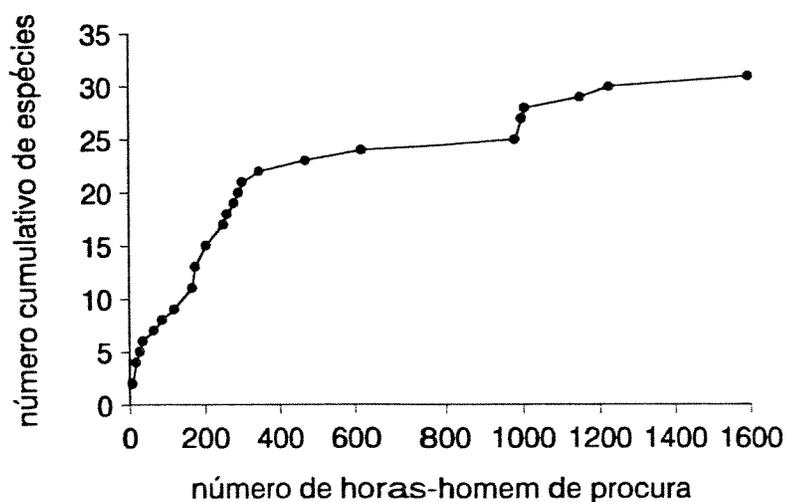


Figura 5 - Acumulação de espécies encontradas durante procura limitada por tempo durante este estudo, na Reserva Ducke. Note que a maioria das espécies (74%) foi encontrada durante as primeiras 400 horas-homem de procura.

Identificações realizadas nos últimos oito anos, revelaram a ocorrência de 82 espécies de serpentes na região de Manaus (Martins et al., 1992; M. Martins e M. E. Oliveira, dados não publicados). Pelo menos 13 espécies da região de Manaus, que podem ocorrer em matas, não foram encontradas na Reserva Ducke. A maioria destas espécies, listadas e comentadas a seguir, provavelmente ocorre na Reserva Ducke, especialmente pelo fato da área amostrada no presente estudo representar menos de 1% da área total da reserva.

Typhlophis squamosus foi obtida somente no rio Pitinga, através de armadilha de interceptação e queda, em mata primária; tratando-se de espécie essencialmente fossória e muito difícil de capturar, sua ocorrência na Reserva Ducke não seria surpresa.

Typhlops reticulatus foi obtida em diversas regiões de mata ao redor de Manaus e provavelmente ocorre na Reserva Ducke; a maioria dos indivíduos obtidos na região foi capturada em armadilhas de interceptação e queda no rio Pitinga, evidenciando a dificuldade de captura de serpentes essencialmente fossórias através de procura visual.

Apostolepis quinquelineata é a única espécie do gênero que identifiquei para a região de Manaus; alguns espécimes foram obtidos em resgate de fauna durante o enchimento do lago da hidroelétrica de Balbina. Zimmermann e Rodrigues (1990) listaram duas espécies de *Apostolepis* para as reservas do PDBFF (*A. pyimi* e outra espécie não identificada; ver abaixo). Considerando os hábitos criptozóicos característicos do gênero, é possível que pelo menos uma espécie de *Apostolepis* ocorra na Reserva Ducke.

Atractus alphonsehogei, espécie fossória e típica de matas (Cunha e Nascimento, 1978; Martins e Oliveira, 1993), foi obtida em Balbina (Martins e Oliveira, 1993) e pode ocorrer na Reserva Ducke.

Clelia clelia tem sido encontrada em diversos ambientes na região de Manaus e provavelmente ocorre na Reserva Ducke; sua ausência em nossa lista provavelmente deve-se a falha de amostragem.

Dipsas indica e *D. pavonina* foram obtidas na região de Balbina, durante resgate de fauna. Zimmermann e Rodrigues (1990) listaram *D. catesbyi* e *D. indica* para as reservas do PDBFF. A primeira espécie provavelmente corresponde àquela aqui tratada por *Dipsas* sp.. *Dipsas catesbyi* tem sido obtida em outras regiões ao redor da região de Manaus (rio Jaú, Parintins), mas, nesta última, ela só foi encontrada na margem oposta do rio Negro

(Manacapuru). *Dipsas pavonina* também é espécie típica de matas. Considerando a aparente facilidade de encontro de *Dipsas* através de procura visual (37 observações de *Dipsas* sp. foram realizadas na Reserva Ducke durante o presente estudo), possivelmente *D. indica* e *D. pavonina* não ocorram na Reserva Ducke. *Dipsas catesbyi* parece não ocorrer na região de Manaus, como definida por Martins e Oliveira (1993).

Siphophis cervinus foi obtida no Careiro (em região de mata de várzea), em Balbina, no rio Pitinga e na estrada AM-010 (em Rio Preto da Eva). Considerando sua aparente raridade e consequente dificuldade de encontro, suspeito que esta espécie ocorra também na Reserva Ducke.

Spilotes pullatus tem sido coletada em matas primárias e secundárias em diversas localidades ao redor de Manaus, embora não seja numerosa em coleções regionais. Sua ausência na amostragem da Reserva Ducke pode ser devida a falha de amostragem.

Tantilla melanocephala e *Xenopholis scalaris* têm sido encontradas em diversas regiões de mata ao redor de Manaus. Estas duas espécies parecem possuir hábitos criptozóicos (no rio Pitinga, ambas foram coletadas com armadilhas de interceptação e queda), o que dificultaria o encontro, indicando que ambas podem ocorrer na Reserva Ducke.

Micrurus collaris é conhecida na região de Manaus apenas por um exemplar, coletado na reserva ZF-2 (INPA), em região de mata, durante desmatamento com trator. Esta espécie parece ser essencialmente fossória e sua ocorrência na Reserva Ducke não seria surpresa.

Além das 13 espécies citadas acima, algumas espécies típicas de áreas abertas também podem ocorrer na reserva, especialmente em suas áreas mais alteradas (além disso, uma porção considerável das bordas da reserva está adjacente a amplas áreas alteradas da periferia de Manaus). Entre estas espécies, acho provável a ocorrência de, pelo menos, *Chironius carinatus*, *Liophis breviceps*, *L. miliaris*, *L. cobella*, *Umbrivaga pygmaea*, *Xenodon rhabdocephalus* e *X. severus*. Portanto, um levantamento abrangente em toda a Reserva Ducke, incluindo suas áreas alteradas, provavelmente revelará a ocorrência de, pelo menos, 60 espécies de serpentes, talvez até 70.

Zimmermann e Rodrigues (1990, tabela 23.5) listam 62 espécies de serpentes para a região das reservas do PDBFF, situadas a cerca de 70 km ao norte de Manaus. A área amostrada por Zimmermann e Rodrigues (1990) é muito maior e mais heterogênea que a área amostrada no presente estudo (ver Lovejoy e Bierregaard, 1990). Os números apresentados por Zimmermann e Rodrigues (1990) podem ser assim agrupados: (1) 28 espécies encontradas por B. Zimmermann durante seu trabalho de campo, (2) 28 espécies (20 em comum com as anteriores) encontradas durante desmatamento, (3) 38 espécies encontradas através dos dois métodos anteriores e (4) 24 espécies adicionais (citadas na tabela 23.5 em Zimmermann e Rodrigues, 1990) como ocorrendo na região das reservas, mas não tendo sido coletadas durante as atividades listadas nos pontos 1 e 2, acima (Tabela 1).

A tabela 1 apresenta as espécies encontradas na região de Manaus (M. Martins e M. E. Oliveira, dados não publicados), na Reserva Ducke (presente estudo) e nas reservas do PDBFF (Zimmermann e Rodrigues, 1990). Algumas discrepâncias entre a lista de Manaus (M. Martins e M. E. Oliveira, dados não publicados) e a lista apresentada por Zimmermann e Rodrigues (1990) provavelmente indicam problemas de identificação (a serem discutidos em outra oportunidade): uma das duas espécies de *Leptotyphlops* citadas provavelmente corresponde à espécie aqui identificada como *L. diaplocius*; do mesmo modo, uma das duas espécies de *Apostolepis* citadas por Zimmermann e Rodrigues (1990) provavelmente corresponde à espécie aqui identificada como *A. quinquelineata*; a espécie de *Atractus* não identificada por Zimmermann e Rodrigues (1990) provavelmente corresponde a alguma das espécies encontradas durante o presente estudo, além daquelas listadas por Zimmermann e Rodrigues (1990); *Liophis poecilogyrus* parece ser a espécie aqui identificada como *L. reginae* (espécie muito comum em matas da região de Manaus, ver tabela 1, e observada na reserva 1501 do PDBFF, obs. pess.); e a espécie citada como *Oxyrhopus trigeminus* por Zimmermann e Rodrigues (1990) provavelmente corresponde à mesma aqui identificada como *O. melanogenys*. Entretanto, outras discrepâncias parecem ser devidas a outros fatores. *Chironius cinamommeus* é correntemente considerada como sinônimo de *C. fuscus* (e. g., Cunha e Nascimento, 1982b). A citação de *Bothriopsis bilineata* (referida como *Bothrops bilineatus*), como provável ocorrência para as reservas

do PDBFF, parece-me problemática. Nos últimos anos, tive a oportunidade de observar no campo ou examinar em coleções, mais de 3.000 serpentes da região de Manaus, não tendo observado esta espécie para a região (a leste do rio Negro, norte do rio Amazonas e oeste do rio Uatumã). Além disso, e provavelmente mais importante, nenhum exemplar desta espécie foi obtido durante o resgate de fauna em Balbina, ao passo que centenas de espécimes de *Bothrops atrox* e dezenas de *Lachesis muta* foram resgatadas. Em Samuel (Rondônia), o resgate durante o enchimento da represa resultou em quatro indivíduos de *Bothriopsis bilineata*, 13 de *Bothrops atrox* e um de *L. muta* (Silva, 1993), sugerindo que, se *B. bilineata* ocorresse na região de Balbina, teria sido capturada durante o resgate.

Abundância

O número de indivíduos coletados por espécie, apresentado em estudos sobre taxocenoses neotropicais, certamente não reflete a abundância relativa real nas áreas estudadas. Espécies que vivem principalmente fora do campo visual de uma pessoa deslocando-se por uma trilha na mata (procura visual clássica), como as fossórias, criptozóicas e as arborícolas que utilizam a vegetação alta, certamente são sub-amostradas (e. g., Strüssmann e Sazima, 1993). Portanto, as abundâncias relativas aqui apresentadas são quase em sua totalidade aquelas encontradas no campo visual de uma pessoa caminhando por uma trilha na mata. Espécies fossórias, criptozóicas e arborícolas podem ter densidades reais muitas vezes maior do que as que encontrei utilizando procura visual.

A distribuição das abundâncias das espécies encontradas na Reserva Ducke encontram-se na figura 6. Considerando-se todos os indivíduos encontrados, as quatro espécies mais abundantes foram, em ordem decrescente, *B. atrox*, *H. angulatus*, *X. argenteus*, *Dipsas* sp., *Imantodes cenchoa* e *Leptodeira annulata*. Entretanto, quando a análise é limitada à procura limitada por tempo (mais indicada para comparações entre diferentes áreas e, talvez, mais próxima da realidade), a ordem passa a ser *X. argenteus*, *B. atrox*, *Dipsas* sp., *I. cenchoa*, *L. reginae* e *C. fuscus*. De qualquer forma, *X. argenteus*, *B. atrox*, *Dipsas* sp. e *I. cenchoa* mostram-se abundantes qualquer que seja o método de amostragem (Sazima, 1989, 1992, também relata uma espécie de *Bothrops* entre as mais abundantes em

taxocenoses de serpentes no sudeste do Brasil). Mas, ao mesmo tempo, o número de indivíduos de *H. angulatus* encontrado durante a procura limitada por tempo é muito inferior àquele encontrado ocasionalmente. Este fato se deve, em parte, à distribuição altamente tendenciosa (ou agregada) dos indivíduos desta espécie, por estarem restritos a corpos d'água (um fator que certamente contribuiu para esta diferença foi a procura insistente por esta espécie em praticamente todas as vezes em que passávamos ao lado do açude situado no caminho para as duas áreas de estudo principais).

A distribuição das abundâncias obtidas através da procura limitada por tempo, onde poucas espécies são muito abundantes e diversas são muito raras (Fig. 6), concorda com o modelo de série logarítmica ($\Sigma\chi^2 = 4,85$, $p \approx 0,40$) indicando que um ou poucos fatores estariam determinando a estrutura da taxocenose (ver, e. g., Magurran, 1988).

Comparações sobre riqueza e abundância

Antes de comparar os padrões de riqueza em taxocenoses de serpentes amazônicas, faz-se necessária uma análise da origem das informações contidas na literatura. Praticamente todos os estudos sobre serpentes amazônicas abrangem amostragens em diversos tipos de ambientes (inclusive alterados) e quase sempre foram realizados em regiões cortadas por rios de tamanho médio a grande (e. g., Cunha e Nascimento, 1978; Dixon e Soini, 1986; Duellman, 1978). Esta última característica certamente é consequência da história de colonização humana na Amazônia, geralmente ao longo dos rios. Portanto, as listas de espécies invariavelmente incluem serpentes típicas de áreas abertas e ambientes aquáticos. Como consequência, encontram-se na literatura suposições aparentemente equivocadas baseadas nos resultados destes estudos. Por exemplo, Cadle e Greene (1993) referem os gêneros *Helicops*, *Hydrodynastes*, *Pseudoeryx*, *Hydrops* e *Liophis* (apenas as espécies aquáticas) como “elementos conspícuos” em diversas comunidades de floresta na América do Sul. Entretanto, minha experiência e a de colegas em mais de oito anos de coletas de serpentes na região de Manaus, indica que *Hydrodynastes*, *Pseudoeryx*, *Hydrops*, as espécies aquáticas de *Liophis* e algumas espécies de *Helicops* são restritas aos grandes corpos d'água da região, como rios e lagos

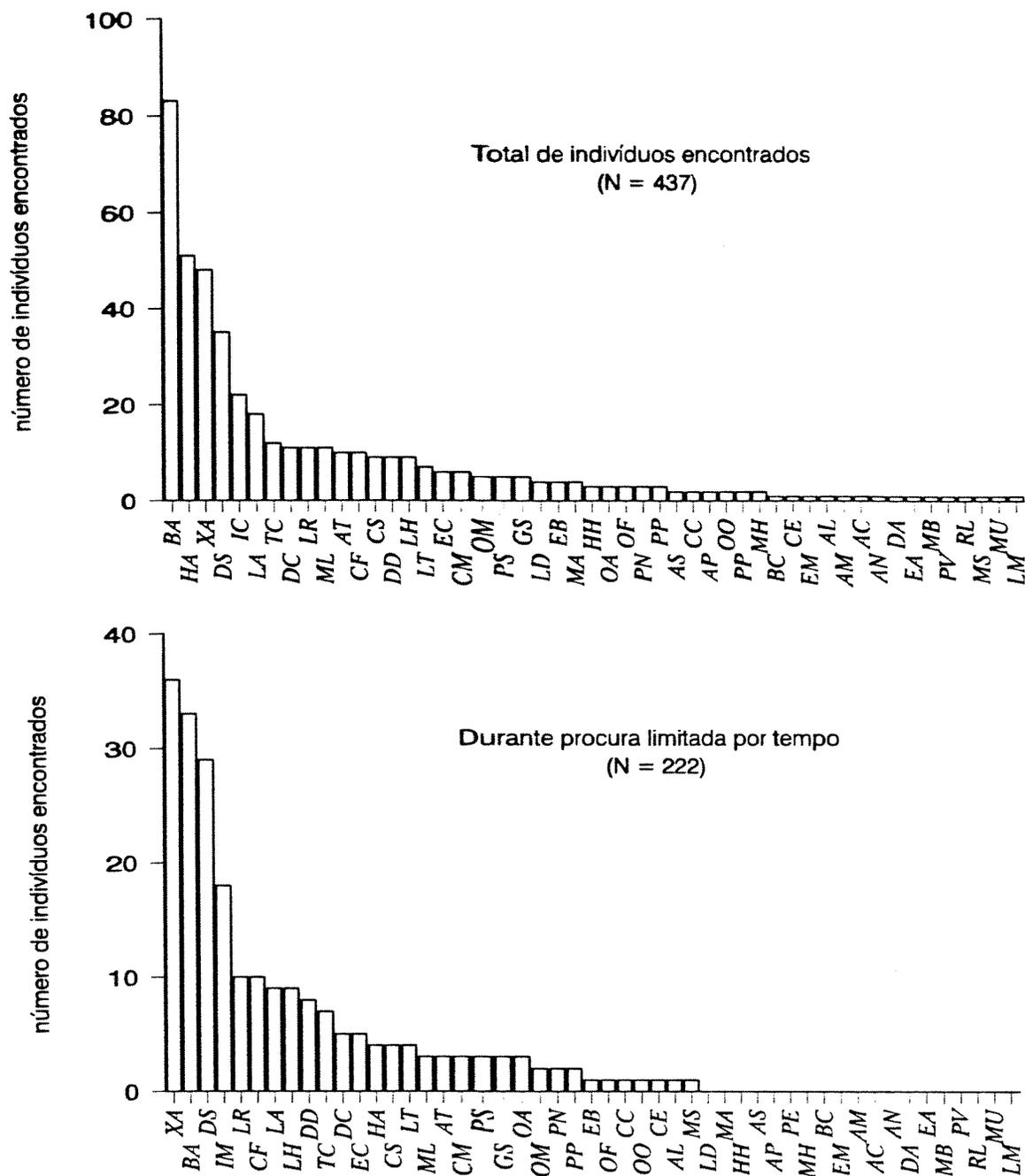


Figura 6 - Abundância relativa das serpentes encontradas na Reserva Ducke, incluindo todos os indivíduos encontrados durante o estudo (acima) e apenas aqueles encontrados durante procura limitada por tempo (abaixo). As recapturas de indivíduos marcados foram descartadas. As abreviações das espécies correspondem às primeiras letras do nome genérico e específico, exceto AC = *A. schach*, AN = *A. snethlageae*, DC = *D. dichrous*, LH = *Leptophis ahaetulla*, OO = *O. formosus*, MU = *M. surinamensis*.

(incluindo ambientes de várzea e igapó). O trabalho intensivo em regiões de floresta com pequenos riachos (este estudo; obs. pess.) resultou na obtenção de apenas duas espécies de *Helicops*, embora mais duas espécies deste gênero ocorram na região de Manaus, juntamente com duas de *Hydrodynastes*, duas de *Hydrops*, *Pseudoeryx plicatilis* e pelo menos duas espécies aquáticas de *Liophis* (M. Martins e M. E. Oliveira, dados não publicados). O mesmo ocorre com amostragens de regiões de floresta que incluem amplas áreas desmatadas (e. g., compare as diferentes amostragens de B. L. Zimmermann em Zimmermann e Rodrigues, 1990).

Portanto, torna-se necessária a distinção entre estudos realizados em regiões florestais que incluem grandes corpos d'água e/ou extensas áreas alteradas (Cunha e Nascimento, 1978; Dixon e Soini, 1986; Duellman, 1978; lista de 62 espécies em Zimmermann e Rodrigues, 1990) e aquelas que incluem apenas pequenos riachos e/ou poucas áreas alteradas (trabalho de campo de B. L. Zimmermann em Zimmermann e Rodrigues, 1990; este estudo). A inclusão de ambientes alterados e/ou grandes corpos d'água na amostragem resulta em maior número de espécies, o que pode comprometer comparações sobre riqueza (e até sobre padrões de utilização de ambiente) entre estudos diferentes.

Outro fator que compromete comparações entre diferentes estudos é a área abrangida. Cunha e Nascimento (1978, 1993) encontraram 87 espécies de serpentes na região leste do Pará, abrangendo uma área de aproximadamente 2 milhões de hectares, Dixon e Soini (1986) encontraram 85 espécies em uma área de mais de 2 milhões de hectares, Duellman (1978) encontrou 53 espécies em cerca de 250 mil hectares, Zimmermann e Rodrigues (1990) encontraram 62 espécies na região das reservas do PDBFF, que abrangem cerca de 50 mil hectares, e M. Martins e M. E. Oliveira (dados não publicados) encontraram 82 espécies em uma área de cerca de 2,5 milhões de hectares. Adicionalmente, a intensidade de trabalhos de campo e a abrangência geográfica destes levantamentos difere de um estudo para outro, tornando ainda mais difíceis as comparações. Até onde eu saiba, o presente estudo é o único a apresentar informações para uma área restrita (área principal de amostragem com menos de 100 hectares), razoavelmente definida e abrangendo praticamente apenas ambiente florestal (sem grandes corpos d'água). Mesmo assim, resultou no encontro de 48 espécies de serpentes.

Um terceiro fator que compromete comparações é a falta de padronização dos métodos de amostragem utilizados nos diferentes estudos. Praticamente todos os estudos citados acima envolveram encontro ocasional de serpentes, impedindo a obtenção de taxas de encontro em relação à distância percorrida ou ao tempo de procura. Uma exceção parcial encontra-se em Zimmermann e Rodrigues (1990), embora o foco principal do estudo não tenha sido a taxocenose de serpentes; conseqüentemente, a taxa de encontro de serpentes por distância percorrida foi cerca de 20 vezes menor que no presente estudo. Não há razão para supor que a densidade de serpentes nas reservas do PDBFF seja 20 vezes menor do que na Reserva Ducke (situada a 50 km ao sul, na mesma região, com florestas fisionomicamente semelhantes); portanto, esta diferença gritante certamente é devida a diferenças no método de amostragem. Estes números também mostram que serpentes amazônicas não ocorrem em densidades tão baixas como geralmente se supõe (e. g., Henderson et al., 1978, Zimmermann e Rodrigues, 1990). Experiências de procura de serpentes em outras localidades ao redor de Manaus (rio Cuieiras, rio Pitinga) e no rio Urucu indicam que a abundância de serpentes nestas áreas é semelhante àquela encontrada na Reserva Ducke (obs. pess.). Quando se utiliza métodos apropriados, dirigidos exclusivamente para serpentes, as taxas de encontro podem ser razoáveis (este estudo), permitindo análises e comparações mais refinadas.

Comparações confiáveis sobre abundância somente seriam possíveis entre estudos nos quais os mesmos métodos foram utilizados. Além da procura limitada por tempo, utilizada neste estudo, outros métodos de obtenção de serpentes poderiam resultar em taxas comparáveis. Por exemplo, o emprego de armadilhas de interceptação e queda, embora tendam a super-amostrar espécies fossórias, criptozóicas e terrestres (e. g., 80% dos indivíduos capturados através destas armadilhas, no rio Pitinga, eram fossórias, criptozóicas ou terrestres), pode fornecer taxas de captura (por extensão de armadilha, por tempo) que podem ser utilizadas em comparações entre diferentes áreas.

Em resumo, comparações aceitáveis de padrões de riqueza e, principalmente, de abundância relativa aparente, só seriam possíveis através de métodos quantificáveis e de fácil repetição, idealmente dirigidos apenas às taxocenoses de serpentes (ainda assim restariam as variações sazonais em abundância para tomar os dados tendenciosos). O

método de procura limitada por tempo, empregado no presente estudo, parece representar uma alternativa viável, embora envolva uma quantidade relativamente grande de trabalho de campo (algumas vezes extenuante, especialmente com períodos de procura de cinco horas ininterruptas). Entretanto, faz-se necessário seu emprego em outros tipos de ambientes para uma avaliação mais realista. Talvez ele só se preste para florestas e, mesmo assim, apenas para alguns tipos de florestas. A associação de mais de um método em uma mesma área (e. g., procura limitada por tempo, encontros ocasionais e armadilhas de interceptação e queda) pode fornecer resultados expressivos em tempo razoavelmente curto, além de taxas que permitam comparações entre diferentes áreas.

Para comparações com outras áreas, utilizo todos os encontros realizados na Reserva Ducke (procura limitada por tempo e encontros ocasionais). Apenas os estudos de Duellman (1978) e Zimmermann e Rodrigues (1990) são utilizados nas comparações abaixo. Duellman (1978) estudou intensamente a região de Santa Cecilia, no Equador, incluindo serpentes obtidas em cinco localidades (Dureno, Lago Agrio, Puerto Libre, Puerto Ore e Santa Cecilia). Entretanto, a área mais intensamente amostrada foi a região ao redor de Santa Cecilia, onde este autor encontrou 51 espécies de serpentes; além disso, esta área é mais restrita geograficamente e a quantidade de indivíduos encontrados é semelhante àquela obtida na Reserva Ducke. Zimmermann e Rodrigues (1990) apresentaram dados obtidos por B. L. Zimmermann durante seu trabalho de campo e durante desmatamentos em reservas a 50 km ao norte da Reserva Ducke, embora o número de indivíduos encontrados seja menor. Comparações de composição, riqueza e abundância relativa aparente entre estas três localidades encontram-se na tabela 1.

Pode-se notar algumas semelhanças de abundância relativa aparente entre os estudos comparados na tabela 1, especialmente para as espécies melhor amostradas: (1) algumas espécies (*I. cenchoa*, *L. annulata*, *X. argenteus*, *B. atrox*) parecem ser relativamente abundantes nas três áreas de estudo; (2) as três áreas possuem espécies de *Chironius* e *Dipsas* com abundância relativamente alta; (3) *E. cenchria* foi o boídeo mais comum nas três áreas. Estes resultados provavelmente se devem à semelhança entre os métodos empregados (principalmente procura visual) e a abundâncias relativas reais provavelmente semelhantes nestas áreas. Entretanto, algumas diferenças locais também são evidentes,

embora não pareçam refletir as abundâncias reais em matas. Por exemplo, a superamostragem de *H. angulatus*, na Reserva Ducke, é certamente devida a vício da amostragem ocasional; ao contrário, durante a procura limitada por tempo, dentro da mata, apenas quatro observações desta espécie foram realizadas. O maior número de *L. annulata* nos estudos de Duellman (1978) e Zimmermann e Rodrigues (1990) provavelmente se deve ao fato destes autores terem concentrado esforços de coleta em ambientes de reprodução de anuros, onde esta espécie é muito freqüente.

Uma comparação faunística entre as três áreas, estimada pelo Coeficiente de Semelhança Biogeográfica (CSB) proposto por Duellman [1990; $CSB = 2C/(N_1+N_2)$, onde C é o número de espécies comuns às duas áreas, N_1 é o número de espécies na primeira área e N_2 é o número de espécies na segunda área], é apresentada na tabela 2.

Tabela 2 - Comparação das faunas de serpentes das áreas comparadas na tabela 1. Número de espécies em comum (sublinhado), total de espécies (negrito), e coeficientes de semelhança biogeográfica (itálico; Duellman, 1978; ver texto).

	Reserva Ducke	PDBFF	Santa Cecília
Reserva Ducke	50	<u>28</u>	<u>29</u>
PDBFF	<i>0,64</i>	38	<u>24</u>
Santa Cecília	<i>0,57</i>	<i>0,54</i>	51

Os números apresentados na tabela 2 mostram uma semelhança maior entre Reserva Ducke e PDBFF, além de uma semelhança maior entre a fauna de Santa Cecília com aquela da Reserva Ducke que com aquela das reservas do PDBFF. A maior semelhança entre a fauna das reservas do PDBFF e da Reserva Ducke é claramente devida à proximidade entre as duas áreas. Entretanto, na realidade, estas faunas provavelmente são muito mais semelhantes do que estes números indicam, pois ambos os levantamentos são certamente incompletos. Do mesmo modo, a maior semelhança entre Santa Cecília e Reserva Ducke, que entre a primeira e o PDBFF parece ser devida à maior amplitude da

amostragem realizada na Reserva Ducke (508 indivíduos de 50 espécies) em relação àquela realizada nas reservas do PDBFF (225 indivíduos de 38 espécies).

Para uma análise comparativa da composição e riqueza em taxocenoses amazônicas, incluo as demais espécies da região de Manaus (que engloba área amostrada comparável àquelas dos demais estudos) nas comparações a seguir. A tabela 3 apresenta uma comparação entre as quatro regiões da Amazônia mais intensamente amostradas para serpentes, incluindo o número de espécies encontradas em cada região, o número de espécies em comum entre cada par de regiões e o CSB. É importante ressaltar que diferentes autores podem identificar uma mesma espécie de maneiras diferentes, o que poderia distorcer as comparações, embora esta fonte de erro possa ter pouca influência nos resultados gerais (Strüssmann e Sazima, 1993).

Tabela 3 - Comparação da riqueza da fauna de serpentes de quatro localidades amazônicas. Número de espécies em comum (sublinhado), total de espécies (negrito), e coeficientes de semelhança biogeográfica (itálico).

	Belém ¹	Manaus ²	Iquitos ³	Santa Cecília ⁴
Belém	87	<u>66</u>	<u>63</u>	<u>41</u>
Manaus	<i>0,78</i>	82	<u>62</u>	<u>40</u>
Iquitos	<i>0,73</i>	<i>0,74</i>	85	<u>48</u>
Santa Cecília	<i>0,59</i>	<i>0,59</i>	<i>0,70</i>	53

1 - Cunha e Nascimento (1993).

2 - Incluindo demais localidades ao redor de Manaus, além da Reserva Ducke (M. Martins e M. E. Oliveira, dados não publicados).

3 - Dixon e Soini (1986).

4 - Duellman (1978), incluindo outras localidades da região.

Entre as localidades comparadas na tabela 3, a região de Belém possui a maior riqueza, seguida por Iquitos, Manaus e Santa Cecília. Entretanto, os números obtidos em Iquitos, Manaus e Belém são muito semelhantes. Estas três regiões situam-se ao longo do rio Marañon/Solimões/Amazonas e possuem faunas muito semelhantes, provavelmente devido

à ocorrência, de um grande número de espécies amplamente distribuídas pela Amazônia (ver Dixon, 1979). Considerando-se que a área amostrada e a amplitude dos levantamentos são semelhantes nessas três regiões, estes números também indicam que a riqueza de espécies de serpentes é semelhante pelo menos na faixa ao longo do rio Marañon/Solimões/Amazonas (e talvez além desta faixa); além disso, os números indicam que cerca de três quartos da fauna de serpentes da Amazônia é amplamente distribuída pela região. Já a menor riqueza na região de Santa Cecilia parece ser consequência da pequena abrangência do levantamento, quase totalmente restrito a áreas florestais (e, portanto, com poucas espécies de áreas abertas). Ao contrário das outras três regiões, Santa Cecilia, talvez por situar-se mais próxima dos Andes, possui uma fauna com maior número de componentes endêmicos (ver Duellman, 1978), embora a fauna mais semelhante à de Santa Cecilia seja a de Iquitos, a região mais próxima.

Utilização do ambiente e período de atividade

Padrões encontrados

A base de dados obtida sobre utilização do ambiente pelas serpentes que ocorrem na Reserva Ducke é relativamente grande (508 encontros de serpentes na própria reserva somados a 177 encontros adicionais na região de Manaus; Tabela 4). Entretanto, uma melhor caracterização da utilização do ambiente, especialmente para as espécies menos abundantes, requer a utilização de dados da literatura (Beebe, 1946; Cunha e Nascimento, 1975, 1978, 1982a, b, 1983b, 1993; Cunha et al., 1985; Dixon e Soini, 1986; Duellman, 1978; Duellman e Salas, 1991; Greene, 1983b; Henderson e Binder, 1980; Henderson e Nickerson, 1976a, b; Nascimento et al., 1987, 1988, 1991; Sazima e Abe, 1991; Schwartz e Henderson, 1991; Silva, 1993; Strimple, 1993; Test et al., 1966; Vanzolini, 1986; Zimmermann e Rodrigues, 1990).

A exemplo de Duellman (1989), para as análises de utilização de recursos e período de atividade, utilizo as denominadas “espécies ecológicas”, ou seja, uma mesma espécie pode

ser incluída em mais de uma categoria, dependendo da variedade de situações que utiliza. Portanto, na maioria das análises o tamanho da amostra corresponde ao número de “espécies ecológicas” e não das espécies taxonômicas da tabela 1.

A utilização do ambiente pelas serpentes da Reserva Ducke pode ser melhor visualizada quando separada por períodos do dia. As tabelas 5 e 6 mostram as espécies encontradas (ou cuja atividade é presumida) em cada microhabitat durante o dia e à noite, respectivamente. Três espécies aquáticas (6% do total), dez espécies fossórias (20%), oito criptozóicas (16%), 19 terrestres (39%) e nove arborícolas (18%) podem ser encontradas em atividade durante o dia. Além destas, uma espécie terrestre e três arborícolas podem ser encontradas em repouso durante o dia. No total, 29 espécies (abrangendo 53 “espécies ecológicas”) foram encontradas durante procura diurna na Reserva Ducke.

Durante a noite (tabela 7), podem ser encontradas ativas, seis espécies aquáticas (11% do total), dez fossórias (19%), dez criptozóicas (19%), 18 terrestres (35%) e oito arborícolas (15%). Além destas, quatro espécies noturnas podem ser encontradas em repouso sobre a vegetação e 14 espécies diurnas (11 terrestres e 5 arborícolas) podem ser encontradas dormindo, também sobre a vegetação. No total, 41 espécies de serpentes (englobando 70 “espécies ecológicas”) foram encontradas durante procura noturna na Reserva Ducke. (O fato da taxa de encontro de serpentes através de procura limitada por tempo, durante a noite, ter sido cerca de três vezes maior que durante o dia, associado ao fato de que um número consideravelmente maior de espécies foi encontrado durante a noite, indica que um maior esforço de procura durante o período noturno, como realizado no presente estudo, resulta não só em maior taxa de captura, como também em maior número de espécies encontradas.)

As proporções de espécies encontradas ativas nos diferentes substratos são semelhantes durante o dia e à noite. Entretanto, à noite encontrei 14 espécies diurnas dormindo, ao passo que durante o dia, apenas uma espécie foi encontrada dormindo. Esta diferença provavelmente se deve ao fato das serpentes noturnas abrigarem-se durante o dia para evitar predadores visualmente orientados, ao passo que as diurnas poderiam dormir expostas, sobre a vegetação, à noite. A única serpente diurna encontrada em repouso sobre a vegetação foi *C. scurrulus* (apenas adultos grandes, > 1500 mm CT, que

Tabela 5 - Dados sobre utilização do ambiente na Reserva Ducke (N = 508) e na região de Manaus (N = 177) para as 50 serpentes aqui tratadas. Números de encontros de indivíduos ativos (a), em repouso (r) e dormindo (d), em cada substrato, de dia (D) e à noite (N), além do número de capturas em armadilhas de interceptação e queda.

espécie	entre a serapilheira	chão (sobre a serapilheira)	vegetação	corpos d'água	armadilha
<i>Leptotyphlops diaplous</i>		7aD			
<i>Anilius scytale</i>		3aN, 2aD		1aN	
<i>Boa constrictor</i>		1aD, 1aN	1rDN		
<i>Corallus caninus</i>			1aN, 1arDN		
<i>Corallus emydris</i>		1aN	8aN, 1dD		
<i>Epicrates cenchria</i>		5aN, 1aD	1aN, 1dD		
<i>Eunectes murinus</i>		1rD		3aN, 2aD	
<i>Atractus latifrons</i>	1aN	1aD			2
<i>Atractus major</i>		2aN, 1aD			10
<i>Atractus poeppigi</i>					2
<i>Atractus schach</i>		1aN			4
<i>Atractus snethlageae</i>		1aN			8
<i>Atractus torquatus</i>	2aN, 1aD	8aN, 3aD	2aN		19
<i>Chironius fuscus</i>			9dN, 3aD		
<i>Chironius multiventris</i>		1aD	1aD, 1rD, 3dN		
<i>Chironius scurrulus</i>		3aD	3dN, 3rD		
<i>Dendrophidion dendrophis</i>		1aD	8dN		
<i>Dipsas aff. pavonina</i>		8aN	3aN, 26rN		
<i>Drepanoides anomalus</i>		1aN			2
<i>Drymoluber dichrous</i>		2aD	9dN		2
<i>Echianthera brevirostris</i>	3aD				13
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>		1aD			5
<i>Helicops angulatus</i>				59aN, 1aD	
<i>Helicops hagmanni</i>				3aN, 1aD	
<i>Imantodes cenchoa</i>			22aN, 9rN, 1dD		
<i>Leptodeira annulata</i>		7aN	9aN, 2rN		1
<i>Leptophis ahaetulla</i>		1aD	4aD, 1aN, 4dN		
<i>Liophis reginae</i>		3aD	9dN		8
<i>Liophis typhlus</i>		7aD, 1aN	3dN		4
<i>Mastigodryas boddaerti</i>		4aD	1dN		
<i>Oxybelis aeneus</i>			3dN		
<i>Oxybelis fulgidus</i>		3aD	3dN, 1aD		
<i>Oxyrhopus formosus</i>	1aN	1aN	1aN		5
<i>Oxyrhopus melanogenys</i>		5aN	5aN		8
<i>Philodryas viridissimus</i>			2aD		
<i>Pseudoboa neuwiedii</i>	1aN	2aN, 1aD			
<i>Pseudoboa sp.</i>		1aN	1rN		
<i>Pseustes poecilonotus</i>			3dN		
<i>Pseustes sulphureus</i>		1aD	5aD, 1dN		
<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>		1aN			
<i>Tripanurgos compressus</i>		4aN	6aN, 4rN, 1dD		
<i>Xenoxybelis argenteus</i>		1aD	13aD, 88dN		
Gen. sp.	5aD				
<i>Micrurus averyi</i>	1aN	4aN			7
<i>Micrurus hemprichii</i>	1aN, 1aD				2
<i>Micrurus lemniscatus</i>	3aN	7aN		1aN	
<i>Micrurus spixii</i>	1aD	5aD			
<i>Micrurus surinamensis</i>		1aN			
<i>Bothrops atrox</i>		36aN, 9aD, 4dD	37aN		1
<i>Lachesis muta</i>	1dN	1aN			

Tabela 6 - Espécies encontradas durante o dia, em cada microhabitat, na Reserva Ducke (ver definições de serpentes em repouso e dormindo nos “Métodos”).

Dentro do solo ativas?	Entre a serapilheira ativas	Sobre a serapilheira ativas	Sobre a vegetação ativas
<i>Leptotyphlops diaplous</i>	<i>Atractus major</i>	<i>Atractus latifrons</i>	<i>Chironius fuscus</i>
<i>Anilius scytale</i>	<i>Atractus latifrons</i>	<i>Atractus major</i>	<i>Leptophis ahaetulla</i>
<i>Atractus latifrons</i>	<i>Atractus schach</i>	<i>Atractus schach</i>	<i>Oxybelis aeneus</i>
<i>Atractus major</i>	<i>Atractus torquatus</i>	<i>Atractus torquatus</i>	<i>Oxybelis fulgidus</i>
<i>Atractus poeppigi</i>	<i>Echianthera brevirostris</i>	<i>Chironius fuscus</i>	<i>Philodryas viridissimus</i>
<i>Atractus schach</i>	Gen. sp.	<i>Chironius multiventris</i>	<i>Pseustes poecilonotus</i>
<i>Atractus snethlageae</i>	<i>Micrurus hemprichii</i>	<i>Chironius scurrulus</i>	<i>Pseustes sulphureus</i>
<i>Atractus torquatus</i>	<i>Micrurus spixii</i>	<i>Dendrophidion dendrophis</i>	<i>Xenoxybelis argenteus</i>
<i>Micrurus hemprichii</i>		<i>Drymoluber dichrous</i>	<i>Bothrops atrox</i>
<i>Micrurus spixii</i>		<i>Echianthera brevirostris</i>	em repouso
		<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	<i>Boa constrictor</i>
		<i>Liophis reginae</i>	<i>Chironius scurrulus</i>
		<i>Liophis typhlus</i>	<i>Chironius multiventris</i>
		<i>Mastigodryas boddaerti</i>	<i>Bothrops atrox</i>
		<i>Oxybelis fulgidus</i>	
		<i>Pseustes poecilonotus</i>	Dentro da vegetação
		<i>Pseustes sulphureus</i>	dormindo
		<i>Micrurus spixii</i>	<i>Tripanurgos compressus</i>
		<i>Bothrops atrox</i>	
		em repouso	
		<i>Bothrops atrox</i>	

fogem à menor perturbação e, devido a seu porte grande, provavelmente têm poucos predadores).

Nenhuma espécie foi encontrada em repouso ou dormindo no chão, tanto durante o dia como à noite, exceto indivíduos grandes de *B. atrox*. A predação por predadores terrestres (e. g., serpentes, formigas, aranhas grandes) provavelmente força as diferentes espécies, inclusive aquelas essencialmente terrestres, a procurar abrigo sobre a vegetação (Martins, 1993).

Separando-se a taxocenose da Reserva Ducke em grandes linhagens filogenéticas, alguns padrões tornam-se evidentes (Tabela 8): (1) todos os boídeos são principalmente noturnos; (2) todos os colubríneos são diurnos; (3) a maioria dos colubríneos é terrestre; (4) os xenodontíneos centroamericanos estão representados por números semelhantes durante o dia e à noite (sete e dez espécies, respectivamente); (5) a maioria dos

Tabela 7 - Espécies encontradas durante a noite, em cada microhabitat, na Reserva Ducke. Note que diversas espécies tipicamente diurnas são encontradas dormindo à noite.

Dentro do solo ativas	Entre a serapilheira ativas	Sobre a serapilheira ativas	Sobre a vegetação ativas
<i>Leptotyphlops diaplocius</i>	<i>Atractus major</i>	<i>Boa constrictor</i>	<i>Boa constrictor</i>
<i>Anilius scytale</i>	<i>Atractus latifrons</i>	<i>Epicrates cenchria</i>	<i>Corallus caninus</i>
<i>Atractus latifrons</i>	<i>Atractus schach</i>	<i>Atractus latifrons</i>	<i>Corallus enydris</i>
<i>Atractus major</i>	<i>Atractus torquatus</i>	<i>Atractus major</i>	<i>Dipsas sp.</i>
<i>Atractus poeppigi</i>	<i>Dipsas sp.</i>	<i>Atractus schach</i>	<i>Imantodes cenchoa</i>
<i>Atractus schach</i>	<i>Oxyrhopus formosus</i>	<i>Atractus torquatus</i>	<i>Leptodeira annulata</i>
<i>Atractus snethlageae</i>	<i>Pseudoboa newwiedi</i>	<i>Dipsas sp.</i>	<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>
<i>Atractus torquatus</i>	<i>Micrurus averyi</i>	<i>Drepanoides anomalus</i>	<i>Tripamurgos compressus</i>
<i>Micrurus averyi</i>	<i>Micrurus hemprichii</i>	<i>Leptodeira annulata</i>	<i>Bothrops atrox</i>
<i>Micrurus hemprichii</i>	<i>Micrurus lemniscatus</i>	<i>Oxyrhopus formosus</i>	em repouso
		<i>Oxyrhopus melanogenys</i>	<i>Dipsas sp.</i>
		<i>Pseudoboa newwiedi</i>	<i>Imantodes cenchoa</i>
		<i>Pseudoboa sp.</i>	<i>Leptodeira annulata</i>
		<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>	<i>Tripamurgos compressus</i>
		<i>Tripamurgos compressus</i>	dormindo
		<i>Micrurus lemniscatus</i>	<i>Chironius fuscus</i>
		<i>Bothrops atrox</i>	<i>Chironius multiventris</i>
		<i>Lachesis muta</i>	<i>Chironius scurrulus</i>
			<i>Dendrophidion dendrophis</i>
			<i>Drymoluber dichrous</i>
			<i>Leptophis ahaetulla</i>
			<i>Liophis reginae</i>
			<i>Liophis typhlus</i>
			<i>Mastigodryas boddaerti</i>
			<i>Oxybelis aeneus</i>
			<i>Oxybelis fulgidus</i>
			<i>Pseustes poecilonotus</i>
			<i>Pseustes sulphureus</i>
			<i>Xenoxybelis argenteus</i>

xenodontíneos centroamericanos é fossória e/ou criptozóica; (6) os xenodontíneos sulamericanos estão representados por números iguais de dia e à noite; (7) a maioria dos xenodontíneos sulamericanos é terrestre e/ou criptozóica; (8) todos os elapídeos parecem ser estritamente fossórios e/ou criptozóicos, exceto três espécies, duas que podem ser terrestres e uma que é aquática; (9) entre os viperídeos, *B. atrox* pode ser encontrada ativa ou em repouso, no chão ou sobre a vegetação (principalmente jovens) e tanto de dia como à noite, ao passo que *L. muta* parece ser estritamente terrestre e noturna.

Tabela 8 - Uso de substrato e horário de atividade nas taxocenoses de serpentes da Reserva Ducke (este estudo), das reservas do PDBFF (Zimmermann e Rodrigues, 1990) e de Santa Cecília (Duellman, 1978), separadas por linhagem filogenética. Uma mesma espécie pode estar incluída em duas ou mais categorias; portanto, as porcentagens referem-se ao total de “espécies ecológicas” (ver texto). F+C = fossórias e criptozóicas; TE = terrestres; AR = arborícolas; AQ = aquáticas; DI = diurnas; NO = noturnas; D+N = diurnas e noturnas.

		F+C	TE	AR	AQ	DI	NO	D+N
Ducke	leptotifloideo	1						1
	aniliídeo	1						1
	boídeos	0	2	2	1	0	5	0
	xenodontíneos SA	3	10	3	2	6	8	0
	xenodontíneos CA	7	7	2	0	1	3	6
	colubríneos	0	9	4	0	11	0	0
	elapídeos	4	2	0	1	3	1	1
	viperídeos	0	2	1	0	0	1	1
	% do total	25%	50%	19%	6%	43%	37%	20%
PDBFF	aniliídeo	1						1
	boídeos	0	2	2	0	0	4	0
	xenodontíneos AS	4	8	3	2	5	7	2
	xenodontíneos AC	2	4	3	0	0	4	2
	colubríneos	1	8	4	0	8	0	0
	elapídeos	2	0	0	0	0	1	1
	viperídeos	0	2	1	0	0	1	1
% do total	20%	49%	26%	4%	35%	46%	19%	
Sta. Cecília	aniliídeo	1						1
	boídeos	0	2	2	1	0	5	0
	xenodontíneos AS	2	13	3	2	8	9	0
	xenodontíneos AC	3	4	6	0	0	6	3
	colubríneos	1	9	4	0	10	0	0
	elapídeos	4	3	0	1	2	1	2
	viperídeos	0	2	3	0	0	3	1
	% do total	17%	50%	27%	6%	39%	47%	14%

SA = sulamericanos; CA = centroamericanos.

Comparações com outras taxocenoses amazônicas

Em comparação com os padrões encontrados nas reservas do PDBFF (Tabela 8), a fauna da Reserva Ducke possui menos espécies arborícolas (26% e 19%, respectivamente) e mais espécies fossórias e criptozóicas (20% e 25%), embora as diferenças sejam pequenas; considerando-se a curta distância entre as duas áreas, estas pequenas diferenças provavelmente se devem a diferenças na amplitude dos levantamentos.

Em comparação com Santa Cecília (Tabela 8), a Reserva Ducke possui mais espécies fossórias e criptozóicas (17% e 25%, respectivamente) e menos espécies arborícolas (27% e 19%). A maior proporção de arborícolas e a menor proporção de fossórias e criptozóicas, em Santa Cecília, parece estar relacionada a fatores históricos. Embora as proporções das grandes linhagens sejam semelhantes em Santa Cecília e na Reserva Ducke (Tabela 8), nesta última, cerca de metade dos xenodontíneos centroamericanos é composta por representantes do gênero *Atractus* (primariamente fossório e criptozóico), ao passo que em Santa Cecília, espécies de *Atractus* consistem de apenas um terço das espécies desta linhagem. Ao mesmo tempo, Santa Cecília possui três xenodontíneos centroamericanos arborícolas (além de dois viperídeos) que não estão presentes na Reserva Ducke. Portanto, “trocas” (ou acréscimos e decréscimos) de espécies que utilizam diferentes substratos dentro de uma mesma linhagem podem explicar pelo menos parte das diferenças encontradas entre estas duas taxocenoses. Não vejo qualquer indício de influência de possíveis interações interespecíficas nestas pequenas diferenças.

Com relação ao horário de atividade, nas três taxocenoses consideradas, a quantidade de espécies que podem ser encontradas ativas é aproximadamente a mesma durante o dia e à noite (Reserva Ducke, 29 e 26, respectivamente; PDBFF, 19 e 23; Santa Cecília, 26 e 30). A história de colonização de cada uma das regiões parece ser uma explicação plausível para estes padrões em horário de atividade. Considerando-se as diferentes linhagens de colubrídeos em separado (Tabela 8), nota-se que os padrões encontrados podem ser explicados, em grande parte, pelo balanço entre colubríneos (exclusivamente diurnos) e as duas linhagens de xenodontíneos (dois terços a três quartos noturnos) nas

três taxocenoses. Se, por exemplo, barreiras geográficas houvessem impedido a colonização da Amazônia por colubríneos, os padrões tenderiam fortemente para hábitos noturnos (ver especulações semelhantes em Cadle e Greene, 1993). A hipótese alternativa seria que as diferentes espécies utilizam diferentes períodos do dia (“partilhando”), de forma a evitar competição interespecífica. Entretanto, a competição seria mais provável dentro de grupos de espécies próximas com requisitos de nichos semelhantes (ver, e. g., Root, 1967). Entre outros exemplos, a concentração de todos os colubríneos durante o dia, diversos deles com grande sobreposição na utilização de recursos, contraria a hipótese de “divisão” dos períodos de atividade para evitar competição. O mesmo raciocínio pode ser aplicado para a utilização de substrato (Tabela 8).

Padrões de atividade

Fatores abióticos, como temperatura, pluviosidade e padrões de luminosidade, são considerados importantes limitadores de atividade em serpentes (ver revisão em Gibbons e Semlitsch, 1987). Estes autores chamam a atenção para o fato das mudanças sazonais na atividade de serpentes tropicais serem praticamente desconhecidas, embora devam ocorrer em regiões com estações secas e chuvosas definidas e previsíveis. Alguns estudos realizados em regiões tropicais mostram evidentes variações sazonais na abundância aparente de serpentes (Henderson et al., 1978; Sazima, 1989; Strüssmann e Sazima, 1993). Um dos objetivos do presente estudo foi detectar a existência de possíveis variações sazonais nos padrões de atividade de serpentes em floresta tropical úmida e relacioná-las com fatores abióticos. Como a variação da temperatura e da umidade relativa do ar na região da Reserva Ducke foram mínimas durante o estudo (ver Fig. 2), atendo-me aos fatores mais variáveis na busca de relações com a atividade das serpentes.

A taxa de encontro de serpentes ativas (durante procura limitada por tempo) variou consideravelmente nos diferentes meses de estudo, sendo marginalmente correlacionada ($r = 0,456$, $p = 0,057$) com a precipitação pluviométrica (Fig. 7). Entretanto, se os números discrepantes relativos a março de 1993 (ver Fig. 7) são removidos, a relação

torna-se altamente significativa ($r = 0,651$, $p < 0.005$). Assim, quanto maior a quantidade de chuvas, maior a quantidade de serpentes ativas encontradas na Reserva Ducke durante este estudo.

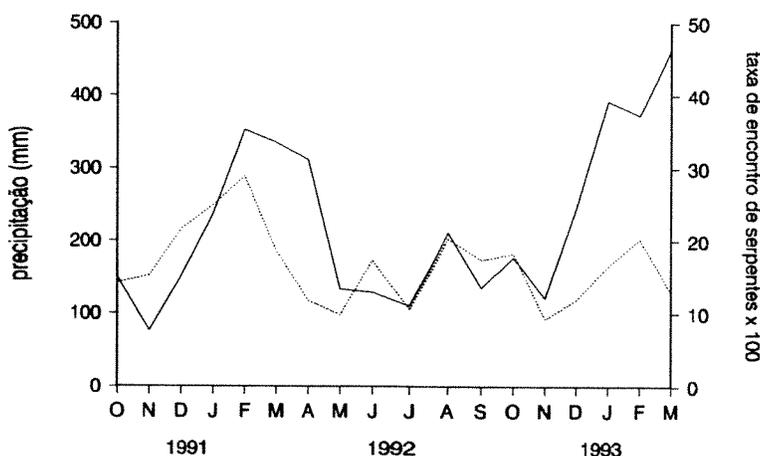


Figura 7 - Variação da precipitação pluviométrica (linha contínua) e da taxa de encontro de serpentes durante procura limitada por tempo (linha tracejada), ao longo do estudo na Reserva Ducke.

Não há razão aparente para que a quantidade de chuva, em si, possa influenciar o padrão de atividade sazonal das serpentes da Reserva Ducke. Portanto, pode haver algum fator biótico, importante para as serpentes, que varia com a quantidade de chuvas. Embora a Amazônia seja considerada como uma das regiões mais úmidas do planeta, em algumas de suas regiões a quantidade de chuvas é relativamente baixa e ocorre uma estação seca bem marcada, como é o caso de Manaus. A abundância e/ou disponibilidade de presas provavelmente diminui consideravelmente durante a estação seca prolongada (ver Janzen e Schoener, 1968, para artrópodos, que são o alimento de grande parte dos vertebrados utilizados como alimento pelas serpentes). Por exemplo, na Reserva Ducke, a abundância aparente de anuros que vivem no chão da mata diminui sensivelmente durante a estação seca (obs. pess.), provavelmente devido a migrações verticais para dentro da serapilheira, onde a umidade (e/ou quantidade de alimento) é maior; concomitantemente, diversas

espécies de anuros que se reproduzem apenas durante a estação de chuvas, praticamente desaparecem durante a estação seca. Deste modo, a atividade das serpentes seria maior em épocas nas quais a quantidade de presas fosse maior, de modo a garantir um suprimento energético adequado (ver, e. g., Henderson et al., 1978; Reynolds, 1982). Embora esta hipótese seja geralmente associada a ambientes temperados ou extremamente secos, nos quais os extremos climáticos são exagerados, ela pode ser válida também para ambientes tropicais (aparentemente “benignos”, como uma floresta tropical úmida), como previsto por Gibbons e Semlitsch (1987) e constatado por Henderson et al. (1978) e o presente estudo.

Presume-se que a atividade de serpentes noturnas diminua em noites claras, como forma de evitar predação por animais visualmente orientados (Gibbons e Semlitsch, 1987). Por exemplo, Madsen e Osterkamp (1982) observaram uma queda sensível de atividade, em noites claras, em uma espécie de colubrídeo aquático (*Lycodonomorphus bicolor*) na África. Duellman (1978) sugeriu que a atividade das serpentes em Santa Cecília diminui com a luz do luar, embora não tenha apresentado qualquer dado que comprovasse esta suposição (entretanto, esta suposição foi considerada plausível por Gibbons e Semlitsch, 1987 e Martins e Oliveira, 1993). Durante o decorrer do presente estudo, tive a mesma impressão para as serpentes da Reserva Ducke (ver Martins e Oliveira, 1993:38). Como utilizei um método quantificável de procura de serpentes no presente estudo, esta é uma boa oportunidade de testar esta hipótese para a taxocenose da Reserva Ducke.

Para avaliar a possibilidade de influência de luar na atividade das serpentes da Reserva Ducke, agrupei os dias do ano em uma metade com noites mais claras (uma semana antes e outra depois da lua cheia) e outra com noites mais escuras (uma semana antes e outra depois da lua nova). Inicialmente, apenas as observações durante procura limitada por tempo foram utilizadas. A taxa de encontro de serpentes em atividade nas noites mais claras (0,095 serpente/hora-homem ou 46 serpentes observadas em 484,6 horas-homem de procura) foi levemente inferior àquela para noites mais escuras (0,114 serpente/hora-homem ou 73 serpentes observadas em 641,3 horas-homem de procura). Quando as observações ocasionais são incluídas, um total de 114 serpentes ativas foi encontrado em noites mais escuras e 111 em noites mais claras, eliminando definitivamente qualquer

indício de influência do luar na atividade das serpentes na Reserva Ducke. Talvez esta influência ocorra principalmente em áreas abertas; em uma floresta primária fechada, como a da Reserva Ducke, a quantidade de luz que atravessa o dossel é muito pequena, talvez insuficiente para tornar as serpentes mais vulneráveis à predação e/ou resultar em queda de atividade por parte de suas presas.

Hábitos alimentares e relações tróficas

Dieta

Como na maioria dos estudos sobre taxocenoses de serpentes amazônicas (e. g., Beebe, 1946; Dixon e Soini, 1986; Duellman, 1978; Zimmermann e Rodrigues, 1990), as informações sobre dieta obtidas neste estudo são escassas (Tabela 9). Portanto, uma visão geral da dieta das serpentes que ocorrem na Reserva Ducke só é possível através da inclusão de dados da literatura (Beebe, 1946; Chapman, 1986; Cunha e Nascimento, 1975, 1978, 1982a, b, 1983b, 1993; Cunha et al., 1985; Dixon e Soini, 1986; Duellman, 1978; Greene, 1973, 1983b; Henderson, 1993; Henderson e Binder, 1980; Henderson e Nickerson, 1976a, b; Henderson et al., 1977; Lemke, 1978; Nascimento et al., 1987, 1988, 1991; Pope, 1961; Roze, 1982; Sazima e Abe, 1991; Schmidt, 1953a, b; Schwartz e Henderson, 1991; Silva, 1993; Strimple, 1993; Test et al., 1966; Vanzolini, 1986; Vanzolini et al., 1980; Wehekind, 1955; Zimmermann e Rodrigues, 1990).

Pelo menos 21 espécies (44% do total de 48 espécies cuja dieta é conhecida) de serpentes da Reserva Ducke alimentam-se exclusiva ou freqüentemente de lagartos, além de outras oito que utilizam este item ocasionalmente (Tabela 10). Estes mesmos números para as outras presas mais freqüentes (Tabela 10) são: 16 (33%) que se alimentam exclusiva ou freqüentemente e quatro que se alimentam ocasionalmente de anuros, nove (19%) e duas de mamíferos, oito (17%) e três de aves, sete (15%) e nenhuma de peixes, seis (12%) e nenhuma de minhocas e cinco (10%) e três de serpentes. Em outras palavras, 60% das espécies utilizam lagartos como presas, 42% anuros, 23% mamíferos, 23% aves

e 19% serpentes. Peixes são utilizados por 15% das espécies, minhocas por 12% (todas no gênero *Atractus*) e as demais presas (onicóforos, artrópodos, moluscos, gimnofionas) são utilizadas apenas por uma ou duas espécies cada (2 ou 4% do total). Nota-se também na tabela 10 que a taxocenose da Reserva Ducke possui desde espécies altamente especialistas em determinados tipos de presas (e. g., *D. dendrophis*, *Atractus* spp., *Dipsas* sp.) até espécies altamente generalistas (e. g., *E. murinus*, *P. viridissimus*, *B. atrox*).

A tabela 11 apresenta os números de espécies que se alimentam preferencialmente de cada tipo de presa nas taxocenoses da Reserva Ducke (este estudo) e de Santa Cecília (Duellman, 1978), bem como as porcentagens do total de espécies de cada localidade que utilizam cada tipo de presa (os números relativos às reservas do PDBFF, Zimmermann e Rodrigues, 1990, são muito semelhantes àqueles de Manaus e, portanto, não são utilizados nesta comparação). A maioria das proporções é semelhante entre as duas localidades, mas nota-se uma proporção consideravelmente maior de espécies que se alimentam de anuros em Santa Cecília (46% nesta última e 33% na Reserva Ducke). Uma diferença faunística (portanto, histórica) parece ser responsável por esta discrepância. O número de espécies de bóideos, xenodontíneos centroamericanos e colubríneos que se alimentam de anuros é idêntico para as duas localidades. Entretanto, Santa Cecília possui nove xenodontíneos sulamericanos e três viperídeos que se alimentam exclusiva ou freqüentemente de anuros, ao passo que na Reserva Ducke ocorrem apenas quatro e uma espécie destes grupos, respectivamente, com este hábito.

Em resumo, com base nas informações apresentadas nas tabelas 9 e 10, as presas mais utilizadas pelas serpentes da Reserva Ducke são, em ordem decrescente de importância, lagartos, anuros, mamíferos, aves e serpentes. Peixes são consumidos por sete espécies. Nove espécies alimentam-se de invertebrados, embora seis destas sejam especialistas em minhocas (todas no gênero *Atractus*). Apenas uma espécie alimenta-se preferencialmente de artrópodos. Estes números indicam claramente que a história de colonização da região de Manaus pelas diversas linhagens de serpentes é a principal responsável pelos padrões observados, como sugerido por Cadle e Greene (1993) para taxocenoses neotropicais como um todo. Alguns autores sugerem que a abundância de determinados grupos de presas pode explicar os padrões encontrados em taxocenoses tropicais (e. g., Vitt e

Tabela 9 - Resumo das informações sobre dieta das serpentes que ocorrem na Reserva Ducke, obtidas durante este estudo, incluindo dados de outras localidades da região de Manaus. São apresentados os números de observações de cada tipo de presa baseados em conteúdos estomacais e intestinais, bem como em observações de predação na natureza. ar = artrópodos, mo = moluscos, mi = minhocas, pe = peixes, an = anuros, gi = gimnofionas, la = lagartos, se = serpentes e anfisbenas, av = aves, ma = mamíferos.

espécie	ar	mo	mi	pe	an	gi	la	se	av	ma
<i>Leptotyphlops diaplocius</i>	1									
<i>Anilius scytale</i>				1		1			1	
<i>Corallus enydris</i>										1
<i>Epicrates cenchria</i>										
<i>Atractus latifrons</i>			5							
<i>Atractus major</i>			2							
<i>Atractus poeppigi</i>			1*							
<i>Atractus schach</i>			1							
<i>Atractus snethlageae</i>			2							
<i>Atractus torquatus</i>			15							
<i>Chironius fuscus</i>					1					
<i>Chironius scurrulus</i>					1					
<i>Dendrophidion dendrophis</i>					5					
<i>Dipsas sp.</i>		2								
<i>Drymoluber dichrous</i>					1		2			
<i>Helicops angulatus</i>					2 ^b		1			
<i>Imantodes cenchoa</i>					2		1			
<i>Leptodeira annulata</i>					1					
<i>Leptophis ahaetulla</i>					4		1			
<i>Liophis reginae</i>					5		1			
<i>Liophis typhlus</i>					8					
<i>Mastigodryas boddaerti</i>							1			
<i>Oxybelis aeneus</i>							1			
<i>Oxybelis fulgidus</i>							1			
<i>Pseudoboa cf. newwiedii</i>							1			
<i>Tripanurgos compressus</i>							5			
<i>Xenoxylis argenteus</i>					5		1			
Gen. sp.					3					
<i>Micrurus lemniscatus</i>							1	1		
<i>Micrurus spixii</i>							1			
<i>Bothrops atrox</i>					13		4	1		5
<i>Lachesis muta</i>										2

a - Espécime do rio Urucu, a cerca de 600 km a oeste de Manaus.

b - Apenas girinos.

Tabela 10 - Resumo da dieta das espécies de serpentes que ocorrem na Reserva Ducke com base na literatura citada no texto e nos dados obtidos neste estudo (Tabela 9). Alimentos ocasionais são apresentados em minúsculas. Mesmas legendas da tabela 9, exceto on = onicóforos.

	on	ar	mo	mi	pe	an	gi	la	se	av	ma
<i>Leptotyphlops diaplocius</i>		x									
<i>Anilius scytale</i>					X		X		X		
<i>Boa constrictor</i>								X		X	X
<i>Corallus caninus</i>								x			X
<i>Corallus enydris</i>						x		X		X	X
<i>Epicrates cenchria</i>						x				X	X
<i>Eunectes murinus</i>					X	X		x		X	X
<i>Atractus latifrons</i>				X							
<i>Atractus major</i>				X							
<i>Atractus poeppigi</i>				X							
<i>Atractus schach</i>				X							
<i>Atractus snethlageae</i>				X							
<i>Atractus torquatus</i>				X							
<i>Chironius fuscus</i>						X		x			
<i>Chironius multiventris</i>						X		X			
<i>Chironius scurrulus</i>						X					
<i>Dendrophidion dendrophis</i>						X					
<i>Dipsas sp.</i>			X								
<i>Drepanoides anomalus</i>								x ¹			
<i>Drymoluber dichrous</i>						X		X	x		
<i>Echinanthera brevirostris</i>								X			
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>								X	X		
<i>Helicops angulatus</i>					X						
<i>Helicops hagmanni</i>					X	X ²		x			
<i>Imantodes cenchoa</i>						X		X			
<i>Leptodeira annulata</i>						X ³		x			
<i>Leptophis ahaetulla</i>						X		X			
<i>Liophis reginae</i>						X ²		x			
<i>Liophis typhlus</i>						X					
<i>Mastigodryas boddaerti</i>						X		X		X	X
<i>Oxybelis aeneus</i>						x		X		x	
<i>Oxybelis fulgidus</i>								X		X	
<i>Oxyrhopus formosus</i>								X			
<i>Oxyrhopus melanogenys</i>								X			
<i>Philodryas viridissimus</i>						x		X	x	x	X
<i>Pseudoboa cf. neuwiedii</i>								X	x		
<i>Pseustes poecilonotus</i>										X ⁴	x
<i>Pseustes sulphureus</i>										X	x
<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>								x			
<i>Tripanurgos compressus</i>								X			
<i>Xenoxybelis argenteus</i>						X		X			
Gen. sp.						X					
<i>Micrurus hemprichii</i>	X							X	X		
<i>Micrurus lemniscatus</i>					X		X	X	X		
<i>Micrurus spixii</i>								X	X		
<i>Micrurus surinamensis</i>					X						
<i>Bothrops atrox</i>		x				X		X	x	x	X
<i>Lachesis muta</i>											X

1 - Ovos.

2 - Inclusive girinos.

3 - Inclusive girinos e ovos.

4 - Inclusive ovos.

Tabela 11 - Resumo dos principais tipos de presas utilizados pelas espécies de serpentes de cada linhagem filogenética para a Reserva Ducke (este estudo) e para Santa Cecilia (Duellman, 1978). Apenas as presas principais são apresentadas; as presas ocasionais foram excluídas. As abreviações dos tipos de presa são as mesmas utilizadas nas tabelas 9 e 10.

		ar	on	mo	mi	pe	an	gi	la	se	av	ma
Ducke												
(N = 48)												
% do total												
2	leptotiflopídeo	1										
2	aniliídeo					1		1		1		
10	boídeos					1	1		2		4	5
26	xenodontíneos AS					3	4		8	1		1
10	xenodontíneos AC			1	6		3		1			
24	colubríneos						7		6		4	1
10	elapídeos		1			2		1	3	3		
4	viperídeos						1		1			2
	% do total de spp.	2	2	2	12	15	33	4	44	10	17	19
S. Cecilia												
(N = 51)												
% do total												
2	aniliídeo					1		1		1		
10	boídeos					1	1		2		4	5
33	xenodontíneos AS					3	9		7	2		1
18	xenodontíneos AC			3	3		3		1			
21	colubríneos	1					7		5		1	1
10	elapídeos					2		1	2	2		
8	viperídeos						3		3		1	4
	% do total de spp.	2	0	6	6	14	46	4	40	10	12	22

Vangilder, 1983; Vitt, 1987). Entretanto, a enorme abundância de artrópodos em florestas tropicais, associada ao pequeno número de serpentes que se alimentam deste tipo de presa, não corrobora esta hipótese (ver Cadle e Greene, 1993). O número relativamente pequeno de espécies que se alimentam de mamíferos parece estar relacionado à história de colonização da região por diferentes linhagens e à restrição deste hábito às serpentes que conseguem suplantam as defesas deste tipo de presa (capaz de retaliar, e causar ferimentos no predador, ver Cadle e Greene, 1993), pois a riqueza e abundância de pequenos

mamíferos em matas da região de Manaus parece não ser fator limitante (ver Malcolm, 1990).

Toft (1985) realizou extensa revisão sobre partilha de recursos em anfíbios e répteis, concluindo que serpentes, ao contrário dos demais grupos, partilham principalmente alimento (o termo “partilha” é aqui utilizado simplesmente como a aparente “divisão” dos recursos pelos componentes de uma taxocenose, sem sua usual ligação com a competição interespecífica como o principal fator responsável por este fenômeno; ver Mushinsky, 1987). Geralmente interpreta-se a partilha de alimento pressupondo que espécies relacionadas (filogenética ou ecologicamente) tendem a evitar a competição (e uma possível exclusão competitiva, como consequência) através da partilha dos recursos disponíveis (e. g., Henderson et al., 1979). Mushinsky (1987) chama atenção para o fato de que, embora a partilha de alimento seja evidente em diversas taxocenoses de serpentes, as forças evolutivas que levaram a estes padrões são desconhecidas. A busca da origem destes padrões deve, necessariamente, levar em conta a história evolutiva dos diferentes grupos filogenéticos. A questão fundamental seria: por que as serpentes (e, também, os peixes, as aves e os mamíferos) apresentam uma diversidade surpreendentemente maior de especializações alimentares que os anfíbios e os demais grupos de répteis? Greene (1983a) sugere que a mudança entre a ingestão freqüente de itens pequenos para uma alimentação infreqüente de itens grandes (além de suas diversas consequências energéticas, morfológicas, etc.), ocorrida durante a origem das serpentes, foi o ponto chave para a surpreendente radiação adaptativa em hábitos alimentares neste grupo de répteis. Deste modo, parece mais plausível interpretar a maioria dos padrões atuais como uma consequência direta da história evolutiva das serpentes (e de suas diferentes linhagens) que supor que a partilha observada seria um modo de evitar competição interespecífica (embora a competição possa ter sido importante na história evolutiva de determinados grupos de serpentes; e. g., Greene, 1980).

Serpentes são animais essencialmente carnívoros, situando-se como consumidores secundários e terciários nas cadeias tróficas (ver revisão em Mushinsky, 1987). A grande variedade de tipos de presas utilizados pelas serpentes da Reserva Ducke indica que estes predadores podem ter grande importância para a comunidade como um todo. Além disso,

o número surpreendente de espécies que se alimentam de determinados tipos de presas (e.g., lagartos, anuros) indica que serpentes podem ser importantes reguladores de populações de algumas espécies.

Comportamento alimentar

As informações sobre o comportamento alimentar de serpentes são escassas na literatura, especialmente para espécies tropicais (ver Mushinsky, 1987). Um resumo do comportamento alimentar de cada espécie que ocorre na reserva Ducke encontra-se na tabela 12. Embora possa haver dúvidas para grande parte destas informações, alguns padrões são evidentes. A procura ativa por presas parece ser empregada pela grande maioria das espécies (94%), ao passo que a tática de espreita parece ser utilizada por poucas espécies (26%). Em sua clássica revisão de modos de caça em lagartos, Huey e Pianka (1981) mostram que espécies que caçam ativamente tendem a se alimentar de presas mais sedentárias, com distribuição imprevisível e agregada ou de presas grandes e inacessíveis, ao passo que aqueles que caçam de espreita tendem a utilizar presas mais ativas. Caçadores ativos na taxocenose de serpentes da Reserva Ducke alimentam-se das mais variadas presas, tanto sedentárias como ativas (desde moluscos e minhocas, até mamíferos e aves). Entretanto, quanto à atividade da presa e do predador, algumas espécies para as quais obtive informações de campo, durante este estudo, sobre o modo de caça e o tipo de presa, encaixam-se nas previsões de Huey e Pianka (1981): (i) *X. argenteus* foi observada caçando de espreita pequenos anuros diurnos (*Colostethus* spp. e *Adenomera andreae*, 15-25 mm CRA) que estão ativos na serapilheira; (ii) *L. ahaetulla* foi observada caçando ativamente um anuro noturno (*Osteocephalus taurinus*, cerca de 80 mm CRA) que repousava sobre uma árvore; (iii) *C. scurrulus* regurgitou um anuro noturno (*Leptodactylus pentadactylus*, cerca de 100 mm CRA) que se abriga em tocas no chão, provavelmente caçado ativamente; e (iv) *T. compressus* foi observada caçando ativamente um lagarto diurno (*Anolis chrysolepis*, cerca de 40 mm CRA) que dormia sobre a vegetação. Taxocenoses de serpentes com riqueza alta, como a da Reserva Ducke, parecem não ser o objeto mais adequado para este tipo de análise, pois diversos fatores

adicionais devem ser considerados (por exemplo, os lagartos estudados por Huey e Pianka são quase todos especialistas em artrópodos, ao passo que as serpentes em questão apresentam grande diversidade em dieta); entretanto, estudos envolvendo espécies filogeneticamente próximas, e com dieta variada, podem mostrar-se promissores para testar as hipóteses de Huey e Pianka (1981) para serpentes.

Quanto aos sentidos utilizados durante a caça (Tabela 12), como seria previsível, entre os colubrídeos, praticamente todas as espécies diurnas parecem utilizar a visão para localizar suas presas, ao passo que a maioria das espécies noturnas parece utilizar a quimiorrecepção, embora uma mesma espécie possa fazer uso de ambos sentidos durante a caça (por exemplo, como *C. scurrulus*, espécie que parece se orientar principalmente pela visão, encontra um anuro abrigado em tocas dentro do solo?). Também previsíveis são os seguintes resultados (Tabela 12): (1) as espécies fossórias (todas com olhos pequenos ou vestigiais) parecem utilizar essencialmente a quimiorrecepção; e (2) a termorrecepção aparentemente é utilizada apenas por boídeos e viperídeos (todos fazendo uso de presas endotérmicas).

Cerca de metade das serpentes da Reserva Ducke (47%) parece tragar presas vivas, ao passo que cerca de 40% utilizam veneno para imobilizar suas presas; ambos os modos de subjugação ocorrem nas principais linhagens (exceto engolir presas vivas em viperídeos). A constrição de presas, que envolve modificações morfológicas complexas (Greene, 1983a), é limitada a Boidae, Pseudoboini, *Imantodes* e *Philodryas*. Quase todas as espécies que se alimentam de mamíferos constroem e/ou envenenam suas presas (relativamente grandes e perigosas, ver Cadle e Greene, 1993), ao passo que a maioria das espécies que se alimentam de anuros e lagartos (relativamente pequenos e inofensivos ou menos perigosos), tragam suas presas vivas (ver Sazima e Strüssmann, 1990). Como seria previsível, pela inexistência de retaliação por parte da presa, as espécies que se alimentam de minhocas e gastrópodos (*Atractus* spp. e *Dipsas* sp.) tragam suas presas vivas.

Tabela 12 - Modo de caça, prováveis sentidos principais utilizados durante a caça e modo de subjugação de presas nas espécies de serpentes da Reserva Ducke. AT = ativa, CO = constricção, EN = envenenamento, ES = espreita, QR = quimiorrecepção, TE = termorrecepção, VI = visão, VV = tragar presa viva. A maioria dos modos de subjugação foi observada em cativeiro. Letras minúsculas indicam categorias secundárias. Outras categorias provavelmente empregadas encontram-se entre parênteses.

	caça	sentido	atividade	subjugação
<i>Leptotyphlops diaplocius</i>	AT?	QR?	NO, DI	VV?
<i>Anilius scytale</i>	AT	QR	NO, DI	MO, CO
<i>Boa constrictor</i>	AT	TE (QR?)	NO, di	CO
<i>Corallus caninus</i>	ES	TE	NO	CO
<i>Corallus enydris</i>	AT (ES?)	TE (QR?)	NO	CO
<i>Epicrates cenchrus</i>	AT	TE, QR	NO, di	CO
<i>Eunectes murinus</i>	AT? (ES?)	QR? (TE?)	NO, di	CO
<i>Atractus latifrons</i>	AT	QR	DI, NO	VV
<i>Atractus major</i>	AT	QR	DI, NO	VV?
<i>Atractus poeppigi</i>	AT?	QR?	DI, NO	VV?
<i>Atractus schach</i>	AT?	QR?	DI, NO	VV?
<i>Atractus snethlagae</i>	AT	QR	DI, NO	VV?
<i>Atractus torquatus</i>	AT	QR	DI, NO	VV?
<i>Chironius fuscus</i>	AT	VI	DI	VV?
<i>Chironius multiventris</i>	AT	VI	DI	VV?
<i>Chironius scurrulus</i>	AT	VI	DI	VV?
<i>Dendrophidion dendrophis</i>	ES (AT?)	VI	DI	VV?
<i>Dipsas sp.</i>	AT	QR	NO	VV?
<i>Drepanoides anomalus</i>	AT	QR	NO	
<i>Drymoluber dichrous</i>	AT?	VI?	DI	VV?
<i>Echianthera brevirostris</i>	AT	VI (QR?)	DI	VV?
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	AT?	QR? (VI?)	DI	EN?
<i>Helicops angulatus</i>	AT (ES?)	QR (VI)	NO, di	VV
<i>Helicops hagmanni</i>	ES (AT?)	VI (QR)	NO, di	VV
<i>Imantodes cenchoa</i>	AT	VI, QR	NO	CO, EN?
<i>Leptodeira annulata</i>	AT	VI, QR	NO	EN
<i>Leptophis ahaetulla</i>	AT	VI	DI	VV
<i>Liophis reginae</i>	AT	VI (QR?)	DI	VV
<i>Liophis typhlus</i>	AT	VI (QR?)	DI	VV?
<i>Mastigodryas boddaerti</i>	AT	VI	DI	VV?
<i>Oxybelis aeneus</i>	AT (ES?)	VI	DI	EN
<i>Oxybelis fulgidus</i>	AT (ES?)	VI	DI	EN
<i>Oxyrhopus formosus</i>	AT	QR	NO	EN
<i>Oxyrhopus melanogenys</i>	AT	QR	NO	EN
<i>Philodryas viridissimus</i>	AT	VI (QR?)	DI	CO, EN
<i>Pseudoboa cf. neuwiedii</i>	AT	QR	NO, di	CO, EN
<i>Pseudoboa sp.</i>	AT?	QR?	no	CO?, EN?
<i>Pseustes poecilonotus</i>	AT? (ES?)	VI?	DI	VV?
<i>Pseustes sulphureus</i>	AT (ES?)	VI	DI	VV?
<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>	?	?	NO	?
<i>Tripanurgos compressus</i>	AT	QR	NO	CO, EN
<i>Xenoxybelis argenteus</i>	ES	VI	DI	EN
Gen. sp.	AT	VI (QR?)	DI	VV
<i>Micrurus averyi</i>	AT	QR	NO, (di)	EN
<i>Micrurus hemprichii</i>	AT	QR	DI, NO	EN
<i>Micrurus lemniscatus</i>	AT	QR	NO, (di)	EN
<i>Micrurus spixii</i>	AT	QR	DI	EN
<i>Micrurus surinamensis</i>	AT?	QR?	NO	EN
<i>Bothrops atrox</i>	ES (AT)	TE, QR	NO e DI	EN
<i>Lachesis muta</i>	ES	TE	NO	EN

Predadores

Serpentes são presas de uma grande variedade de carnívoros (e. g., artrópodos, anfíbios, crocodilianos, serpentes, aves, mamíferos; ver revisão em Greene, 1988). Em florestas neotropicais, penso que os principais predadores de serpentes sejam aves de rapina e serpentes ofiófagas (em maior ou menor grau), embora mamíferos carnívoros possam também ser importantes (ver Greene, 1988, Sazima, 1992). Na Reserva Ducke, um adulto de *A. torquatus* foi predado por uma fêmea sub-adulta de *B. atrox*, durante o dia, e um indivíduo de *X. argenteus* foi encontrado dormindo à noite, próximo ao chão, com a cauda parcialmente comida por formigas (Martins, 1993); restos de um espécime de *Atractus* foi encontrado no estômago de um espécime coletado de *Micrurus lemniscatus*. Também na Reserva Ducke, uma carcaça de *Epicrates cenchria* (CT cerca de 1400 mm), em início de decomposição, foi encontrada sobre um tronco caído; a parte distal da cauda (cerca de 100 mm) estava a 3 m do corpo, que por sua vez não possuía a cabeça e apresentava o ventre totalmente aberto, sem as vísceras. No rio Cuieiras, um indivíduo de *Dendrophidion dendrophis*, cuja cabeça e a ponta da cauda haviam sido removidas recentemente, estava ainda se contorcendo no chão da mata ao meio dia; um gavião não identificado (provavelmente o predador) vocalizou do alto de uma árvore quando nos aproximamos da serpente.

Pelo menos nove espécies de serpentes da Reserva Ducke são ofiófagas (ver Tabela 10). Pelo menos 19 espécies de aves de rapina (accipitrídeos e falconídeos) que ocorrem em matas da região de Manaus e alimentam-se ou são preadores potenciais de serpentes (R. O. Bierregaard, com. pess.; Karr et al., 1990; Sick, 1985), indicando que estes animais podem ser importantes reguladores das populações destes répteis. Além das aves de rapina e das serpentes, uma grande diversidade de mamíferos carnívoros ocorre nas matas da região de Manaus (Malcolm, 1990). Do mesmo modo, em La Selva, na Costa Rica, serpentes, aves de rapina e mamíferos parecem ser os principais predadores de répteis (Greene, 1988).

Tamanho e forma do corpo

O tamanho do corpo, especialmente as relações entre comprimento e peso, é uma variável importante por influenciar diversos aspectos da vida de um animal (ver revisão em Peters, 1983). Em serpentes, o comprimento e o peso estão intimamente relacionados ao uso de alimento e do ambiente, que por sua vez têm grande influência na ecologia de uma determinada espécie (Cadle e Greene, 1993). Quanto ao alimento, o tamanho do corpo é um dos principais determinantes dos tipos de presa que uma dada espécie pode subjugar (Cadle e Greene, 1993). A forte relação entre forma do corpo e o uso de determinados substratos evidencia a importância das relações entre comprimento e peso na utilização do ambiente em serpentes. A seguir, apresento análises morfológicas da taxocenose estudada com o intuito de evidenciar os padrões de tamanho e forma do corpo nela presentes e para relacioná-los à biologia das espécies e da taxocenose como um todo.

Comprimento

A taxocenose de serpentes da Reserva Ducke é composta por espécies dos mais variados comprimentos, de diminuta (*Leptotyphlops diaplocius*) a enorme (*Eunectes murinus*) (Tabela 14). As espécies mais longas (CT acima de 2000 mm) encontram-se entre os boídeos (especialmente *Boa constrictor* e *E. murinus*), viperídeos (*Lachesis muta*) e colubríneos (*Chironius multiventris*, *C. scurrulus*, *Leptophis ahaetulla*, *Oxybelis fulgidus* e *Pseustes sulphureus*). Entretanto, o tamanho máximo de cerca de metade das espécies encontra-se na faixa entre 600 e 1400 mm (Fig. 8; ver abaixo).

Cadle e Greene (1993) comparam a distribuição de comprimentos máximos das três grandes linhagens de colubrídeos que compõem as diversas taxocenoses neotropicais analisadas (xenodontíneos sulamericanos, xenodontíneos centroamericanos e colubríneos), encontrando diferenças significativas na distribuição de comprimentos máximos entre as linhagens. As duas linhagens de xenodontíneos concentram-se abaixo de 1000 mm de comprimento total máximo e mostram distribuições relativamente estreitas (200-1300 mm para os sulamericanos e 100-1000 mm para os centroamericanos). Por sua vez, os

Tabela 14 - Comprimento total mínimo (mín) e máximo (máx), em milímetros, das serpentes encontradas na Reserva Ducke, incluindo observações em outras localidades da região de Manaus e dados da literatura.

espécie	mín	máx	espécie	min	máx
<i>Leptotyphlops diaplocius</i>	66	208	<i>Leptodeira annulata</i>	346	900*
<i>Anilius scytale</i>	220	1184*	<i>Leptophis ahaetulla</i>	356*	2340*
<i>Boa constrictor</i>	771	3800*	<i>Liophis reginae</i>	273	700*
<i>Corallus caninus</i>	?	1530*	<i>Liophis typhlus</i>	184	688*
<i>Corallus enydris</i>	525	1880*	<i>Mastigodryas boddaerti</i>	385*	1500*
<i>Epicrates cenchria</i>	502	1920*	<i>Oxybelis aeneus</i>	374*	1906*
<i>Eunectes murinus</i>	665*	11500*	<i>Oxybelis fulgidus</i>	360*	2160*
<i>Atractus latifrons</i>	210	618	<i>Oxyrhopus formosus</i>	302*	1027*
<i>Atractus major</i>	230	680	<i>Oxyrhopus melanogenys</i>	196*	1018*
<i>Atractus poeppigi</i>	?	503	<i>Philodryas viridissimus</i>	?	1195*
<i>Atractus schach</i>	?	421	<i>Pseudoboa newwiedii</i>	?	906*
<i>Atractus smethlageae</i>	221	465	<i>Pseudoboa sp.</i>	?	?
<i>Atractus torquatus</i>	170	754	<i>Pseustes poecilonotus</i>	510	1806*
<i>Chironius fuscus</i>	448	1517*	<i>Pseustes sulphureus</i>	665	2752*
<i>Chironius multiventris</i>	684	2570*	<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>	?	1605*
<i>Chironius scurrulus</i>	449	2332*	<i>Tripanurgos compressus</i>	367	1245*
<i>Dendrophidion dendrophis</i>	452	1128	<i>Xenoxylis argenteus</i>	418	1335*
<i>Dipsas sp.</i>	247	625	Gen. sp.	317	466
<i>Drepanoides anomalus</i>	?	837	<i>Micrurus averyi</i>	?	715*
<i>Drymoluber dichrous</i>	341	1300*	<i>Micrurus hemprichii</i>	?	882*
<i>Echinanthera brevirostris</i>	273	391*	<i>Micrurus lemniscatus</i>	275	1352*
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	251*	927*	<i>Micrurus spixii</i>	?	1482
<i>Helicops angulatus</i>	244	1025*	<i>Micrurus surinamensis</i>	?	1262*
<i>Helicops hagmanni</i>	168	950*	<i>Bothrops atrox</i>	284	1588
<i>Imantodes cenchoa</i>	492	1227	<i>Lachesis muta</i>	?	2596*

colubríneos atingem comprimentos máximos muito maiores (chegando a mais de 2000 mm) e apresentam distribuição ampla de comprimentos (100-2000 mm). Cadle e Greene (1993) sugerem que estes padrões reflitam diferenças marcantes nos padrões de radiação evolutiva nestas linhagens, sendo independentes de efeitos locais da taxocenose. Segundo estes autores, estes padrões seriam manifestações de processos evolutivos que afetam o comprimento máximo atingido em cada uma das linhagens. Cadle e Greene (1993) concluem que as diferenças de comprimento com bases filogenéticas relacionam-se com os papéis biológicos potenciais destas serpentes em suas respectivas taxocenoses, e que

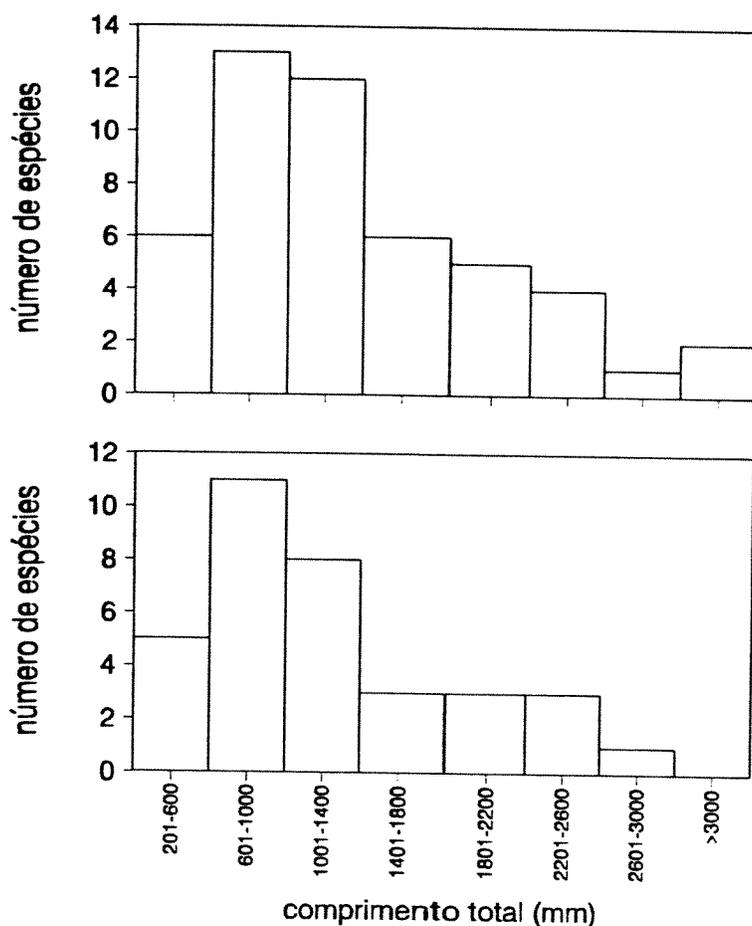


Figura 8 - Distribuições dos comprimentos máximos das serpentes que ocorrem na Reserva Ducke. Acima, todas as famílias; abaixo, somente os colubrídeos. Comprimentos máximos obtidos na região de Manaus e na literatura.

alguns papéis ecológicos não são possíveis para determinadas espécies como consequência de restrições específicas a cada linhagem.

A figura 8 mostra a distribuição de comprimentos máximos para os colubrídeos que compõem a taxocenose da Reserva Ducke. Pode-se notar que cerca de 75% de todas as espécies possui comprimento máximo abaixo de 1400 mm e que uma queda considerável no número de espécies ocorre após este comprimento. Quando analisados em linhagens

filogenéticas separadas, os colubrídeos mostram padrões definidos de comprimento dependendo da origem geográfica (Fig. 9): (1) a grande maioria (91%) dos xenodontíneos sulamericanos encontra-se na faixa entre 600 e 1400 mm de comprimento total máximo e nenhum encontra-se acima desta faixa; (2) a grande maioria (80%) dos xenodontíneos centroamericanos encontra-se na faixa de 200 a 1000 mm de comprimento total, o restante (20%) na faixa de 1000 a 1400 mm; e (3) a grande maioria dos colubríneos (92%) encontra-se na faixa entre 1000 e 2600 mm, nenhum encontra-se abaixo desta faixa e apenas um encontra-se em faixa superior.

Portanto, a distribuição geral de comprimentos máximos para colubrídeos (35 espécies, Tabela 14) na taxocenose estudada parece ser o resultado da história de colonização da região por diferentes linhagens desta família. A grande concentração de espécies (73% do total) abaixo de 1400 mm é claramente devida à preponderância de xenodontíneos na taxocenose. Já a maior dispersão dos comprimentos das espécies que situam-se acima desta faixa deve-se à maior dispersão dos comprimentos dos colubríneos em geral (cf. Cadle e Greene, 1993).

Embora as amostragens de espécies aqui apresentadas sejam muito menores que aquelas utilizadas por Cadle e Greene (1993), os padrões acima concordam plenamente com aqueles encontrados por estes dois autores, indicando que fatores históricos têm papel crucial na distribuição de comprimentos máximos em taxocenoses de serpentes neotropicais. Diversos aspectos da utilização de recursos na taxocenose estudada parecem também estar ligados a fatores históricos.

Relações corpo-cauda

O tamanho da cauda em serpentes parece ser determinado por dois fatores principais, uso do ambiente e defesa (e. g., Guyer e Donnelly, 1990), embora restrições de origem filogenética sejam evidentes. Em relação ao uso do ambiente, entre os colubrídeos, por exemplo, espécies fossórias tendem a possuir cauda curta, arborícolas tendem a possuir cauda relativamente longa e espécies criptozóicas e terrestres tendem a possuir cauda de tamanho intermediário (ver Cadle e Greene, 1993). Entretanto, o comprimento da cauda

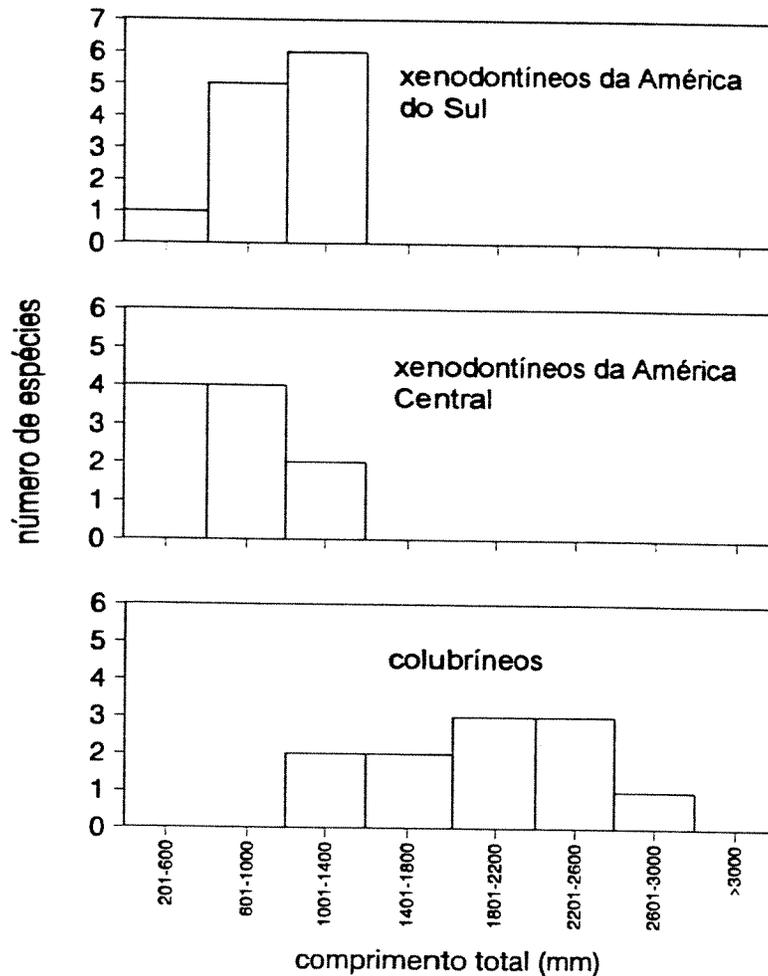


Figura 9 - Distribuição dos comprimentos máximos dos colubrídeos da Reserva Ducke, separados por linhagens filogenéticas.

de uma determinada espécie pode variar, em relação ao padrão esperado, devido ao alongamento da cauda associado à defesa através da quebra da cauda. Este parece ser o caso de *Dendrophidion dendrophis* (espécie com cauda extremamente longa, embora com hábitos terrestres; obs. pess.) e algumas espécies criptozóicas da América Central (Guyer e Donnelly, 1990). Para diminuir a possibilidade de interferência de limitações morfológicas inerentes a cada linhagem filogenética, as análises abaixo foram realizadas separadamente por linhagem.

Entre os boídeos o tamanho da cauda não se mostrou significativamente diferente, através da análise de variância, entre espécies arborícolas e terrestres (os dois únicos hábitos representados nesta linhagem). Entre os xenodontíneos sulamericanos, xenodontíneos centroamericanos e colubríneos foram encontradas diferenças significativas entre o tamanho da cauda das serpentes com diferentes hábitos ($F = 119,08$, $GL = 3, 132$, $p < 0,0001$; $F = 183,52$, $GL = 3, 71$, $p < 0,0001$; $F = 24,67$, $GL = 2, 38$, $p < 0,0001$; respectivamente). O teste Tukey, *a posteriori*, mostrou onde ocorrem as diferenças significativas entre os hábitos. Nas três linhagens de colubrídeos a cauda é maior nas espécies arborícolas (*X. argenteus*, *I. cenchoa*, *C. fuscus*, *L. ahaetulla* e *O. aeneus*) do que nas terrestres (*Pseudoboini*, *Liophis* spp., *D. dichrous*, *M. boddaerti*). Também nestas três linhagens, as espécies que são tanto arborícolas como terrestres (*L. anullata*, *T. compressus*, *C. multiventris*, *C. scurrulus*, *O. fulgidus*, *Pseustes* spp.) não apresentam diferença significativa em tamanho de cauda em relação às terrestres e, ao mesmo tempo, apresentam cauda menor que aquelas das espécies arborícolas. As espécies fossórias, representadas apenas entre os xenodontíneos centroamericanos (gênero *Atractus*), apresentam cauda mais curta que as espécies de todos os outros hábitos que ocorrem nesta linhagem. Em todas as espécies fossórias das demais linhagens representadas na taxocenose estudada (leptotiflopídeos, aniliídeos e elapídeos) a cauda é tipicamente curta (CCA raramente ultrapassando 15% do CT). A única espécie aquática representada nesta análise (*Helicops angulatus*), entre os xenodontíneos sulamericanos, possui a cauda mais longa que aquelas das espécies terrestres. Exceto pelo caso de *D. dendrophis* (excluído das análises por possuir cauda extremamente longa e aparentemente não relacionada à utilização de substrato), estes resultados evidenciam a forte relação entre o uso do ambiente e a morfologia destas espécies.

Relações comprimento-peso

As relações comprimento-peso estão intimamente relacionadas à utilização de recursos em serpentes, especialmente à utilização do ambiente (Cadle e Greene, 1993; Guyer e Donnelly, 1990; Vitt e Vangilder, 1983). Por exemplo, independentemente da linhagem

considerada, serpentes arborícolas tendem a ser relativamente mais esbeltas que serpentes terrestres, que por sua vez tendem a ser relativamente menos encorpadas que serpentes fossórias (Cadle e Greene, 1993; Guyer e Donnelly, 1990; Vitt e Vangilder, 1983). Entretanto, limites impostos pela origem filogenética de uma dada espécie também podem ser importantes. Do mesmo modo realizado para as relações corpo-cauda, as análises abaixo foram realizadas separadamente por linhagem.

A análise de variância indicou diferenças de forma do corpo entre as espécies com diferentes hábitos em xenodontíneos centroamericanos ($F = 8,94$, $GL = 2, 58$, $p < 0,0001$) e em xenodontíneos sulamericanos ($F = 21,63$, $GL = 3, 129$, $p < 0,0001$), indicando influência da utilização do ambiente na forma do corpo nestas linhagens. A ausência de diferença significativa entre os colubríneos indica que a utilização do ambiente pode ter tido pouca influência sobre a forma nesta linhagem (de fato, observa-se pouca variação na forma geral do corpo dentro desta linhagem, como indicado pela análise de variância) entre espécies. Entre os xenodontíneos sulamericanos e centroamericanos, estas análises mostram algumas tendências para a forma do corpo. As espécies arborícolas são significativamente mais leves que as terrestres entre os xenodontíneos sulamericanos e nesta mesma linhagem, as aquáticas são mais pesadas que as terrestres. Entre os xenodontíneos centroamericanos, as espécies que são tanto arborícolas como terrestres são mais leves que aquelas exclusivamente terrestres. Estes resultados indicam que a forma de uma serpente pode ter forte influência dos hábitos relativos à utilização do ambiente, como já indicado por Vitt e Vangilder (1983) e Guyer e Donnelly (1990).

Forma do corpo e utilização do ambiente

Como já referido acima, a morfologia de serpentes está intimamente relacionada à utilização do ambiente (Cadle e Greene, 1993; Guyer e Donnelly, 1990; Vitt, 1987; Vitt e Vangilder, 1983). Vitt (1987) ressaltou a importância de análises morfológicas em taxocenoses de serpentes, sugerindo que abordagens adequadas deveriam se basear em uma série de medidas da cabeça, corpo, cauda e relações comprimento-peso, incluindo CRA, CCA, peso, largura, altura e comprimento da cabeça e altura e largura do corpo.

Num estudo sobre serpentes de caatinga (Vitt e Vangilder, 1983), estas medidas foram analisadas através de componentes principais. Vitt (1987) encarou com restrições os resultados obtidos através desta análise, especialmente por não poder distinguir as espécies terrestres das arborícolas e pela dispersão das espécies ecologicamente semelhantes ao longo dos eixos baseados em morfologia. Embora sugerindo que uma abordagem filogenética também deve ser considerada (Vitt, 1987; Vitt e Vangilder, 1983), Vitt conclui que um maior número de variáveis deveria ser incluído na análise para se obter resultados mais realistas. Entretanto, as análises sobre as relações corpo-cauda e comprimento-peso baseadas nas serpentes da Reserva Ducke, indicam que os resultados de Vitt e Vangilder (1983) não agruparam satisfatoriamente as espécies semelhantes porque a análise incluiu todas as espécies independentemente de suas linhagens filogenéticas. Os resultados aqui apresentados também indicam que é possível separar morfologicamente espécies com hábitos diferentes com base em apenas três medidas (CRA, CCA e peso; ver também Guyer e Donnelly, 1990), desde que as análises sejam realizadas separadamente em cada linhagem filogenética. Seigel e Ford (1988) chamaram a atenção para a importância destas três medidas para diversos outros aspectos da biologia de serpentes.

Guyer e Donnelly (1990) analisaram a morfologia de 29 espécies de serpentes de mata que ocorrem em La Selva, Costa Rica, utilizando CRA, CCA e peso. Embora a análise tenha sido feita sem a separação em linhagens filogenéticas, quatro grupos morfológicos foram caracterizados. Com base na relação comprimento-peso, Guyer e Donnelly (1990) agruparam cinco espécies terrestres pesadas, nove arborícolas leves e 15 espécies com a relação comprimento-peso intermediária entre estes dois extremos. Quando o comprimento relativo da cauda foi associado aos dados sobre comprimento-peso, o grupo de tamanho intermediário foi dividido em dois subgrupos, um formado por espécies de cauda longa (criptozóicas que quebram a cauda como defesa) e outro com cauda de tamanho intermediário.

As análises realizadas com as serpentes da Reserva Ducke, separando-se a taxocenose em grandes linhagens filogenéticas (como sugerido por Cadle e Greene, 1993), parece ser mais adequada para a identificação de tendências morfológicas associadas aos hábitos das

serpentes. As análises em separado atenuam possíveis falsificações dos resultados devidas a limitações inerentes a cada linhagem (Cadle e Greene, 1993). Uma análise geral da morfologia das serpentes da Reserva Ducke permite a separação das espécies em grupos morfológicos relativamente distintos, relacionados à utilização do ambiente (ver, também, Cadle e Greene, 1993). Além das relações comprimento-peso e corpo-cauda, alguns aspectos adicionais da morfologia também são aqui incluídos na caracterização dos grupos morfológicos.

(1) Espécies tipicamente fossórias (*L. diploticius*, *A. scytale*, todas as *Atractus*, todas as *Micrurus*, exceto *M. surinamensis*) são caracterizadas por: largura do pescoço geralmente pouco distinta ou indistinta da largura da cabeça (todas, exceto indivíduos grandes de *M. spixii*), cabeça acuminada (*Atractus*) ou deprimida dorsoventralmente (*Micrurus*), olhos pequenos ou rudimentares (todas) e cauda curta (todas). Em colubrídeos, as espécies fossórias parecem ser levemente mais pesadas que aquelas que utilizam outros substratos (embora elas tenham sido representadas por apenas um gênero nas análises acima). Cadle e Greene (1993) também referem redução em escamas, boca inferior e ossos do corpo reforçados como características de serpentes fossórias. A cabeça estreita, acuminada ou deprimida, e a cauda curta, provavelmente facilitam a locomoção subterrânea e a redução dos olhos pode estar associada à sua pequena utilização neste ambiente.

(2) Espécies tipicamente criptozóicas (*E. brevirostris* e Gên. sp.) são pequenas e possuem morfologia generalizada (forma e comprimento da cauda intermediários). [Embora pertençam a linhagens diferentes de xenodontíneos, as duas espécies tipicamente criptozóicas da Reserva Ducke possuem morfologia externa tão semelhante, que somente a análise dos hemipênis revelou que Gên. sp. não se trata de uma espécie de *Echinanthera* (M. Martins e M. E. Oliveira, dados não publicados). Este fato parece mais uma vez indicar a forte relação entre morfologia e hábitos em serpentes.]

(3) Espécies tipicamente terrestres [*B. constrictor*, *E. cenchria*, *Chironius* spp. (exceto *C. fuscus*), *D. dendrophis*, *Dipsas* sp., *Pseudoboini* (exceto *Tripanurgos*), *D. dichrous*, *E. aesculapii*, *Liophis* spp., *M. boddaerti*, adultos de *B. atrox* e *L. muta*] possuem comprimento moderado a grande e morfologia generalizada (embora

acompanhem as tendências morfológicas de suas linhagens filogenéticas; por exemplo, colubríneos tendem a ser relativamente mais longos e leves que os xenodontíneos).

Dendrophidion dendrophis foge do padrão geral de serpentes terrestres, provavelmente por utilizar quebra da cauda extremamente longa como defesa.

(4) Espécies tipicamente arborícolas (*Corallus* spp., *I. cenchoa*, *L. annulata*, *L. ahaetulla*, *O. aeneus*, *P. viridissimus* e *X. argenteus*) são relativamente mais leves e alongadas, geralmente possuem corpo comprimido lateralmente, cauda longa e olhos grandes. Esta última característica parece estar mais associada à utilização da visão durante a caça que ao macrohabitat utilizado; por exemplo, serpentes terrestres que caçam utilizando principalmente a visão (*Chironius*, *Dendrophidion*, *Liophis*, etc.; obs. pess.) também possuem olhos grandes. Entre as espécies arborícolas da Reserva Ducke, *C. caninus* é a mais discrepante morfológicamente, retendo o corpo pesado característico da maioria dos boídeos, provavelmente uma característica primitiva. Cadle e Greene (1993) também incluem fileira de escamas vertebrais alargadas e deslocamento posterior do centro de gravidade como características de serpentes arborícolas. Todas as características acima estão intimamente relacionadas à utilização da vegetação como substrato (ver Henderson e Binder, 1980; Lillywhite e Henderson, 1993). [A surpreendente convergência em forma entre *O. aeneus* e *X. argenteus*, o primeiro um colubríneo e o segundo um xenodontíneo sulamericano (Alsophiini, ver Machado, 1993), mostram a que ponto podem chegar as pressões seletivas associadas à vida arborícola (ver, também, *Uromacer* em Henderson e Binder, 1980).]

(5) Espécies tipicamente aquáticas (*Helicops* spp. e *M. surinamensis*) apresentam olhos e narinas deslocados dorsal e terminalmente e são relativamente mais pesadas. Parker e Grandison (1977) também listam corpo relativamente pesado como característica de colubrídeos aquáticos e Cadle e Greene (1993) incluem fechamento valvular da cavidade nasal, e não referem corpo relativamente pesado. Na taxocenose aqui analisada, tanto *Helicops* quanto *M. surinamensis* (Schmidt, 1952; obs. pess.) são relativamente mais pesadas que outros membros de suas respectivas linhagens filogenéticas.

A existência de espécies características de dois ou mais grupos morfológicos, na maioria das linhagens filogenéticas que compõem a taxocenose da Reserva Ducke,

evidencia a ação de pressões seletivas características à utilização de cada um dos substratos pelas serpentes. Em outras palavras, independentemente da linhagem à qual pertençam, espécies arborícolas, por exemplo, quase sempre apresentarão a “síndrome de hábitos arborícolas” caracterizada acima. Do mesmo modo, nenhuma espécie arborícola possui a morfologia típica de serpentes fossórias ou vice-versa, embora limitações de origem filogenética sejam evidentes em cada linhagem analisada.

Coloração

As cores e os padrões de coloração em serpentes são freqüentemente associados à defesa (e. g., Bechtel, 1978, Jackson et al., 1976, Norris e Lowe, 1964). Tanto a cor e/ou o padrão em si, como o comportamento da serpente, parecem ter grande importância para a defesa contra animais visualmente orientados. A breve análise a seguir, baseada nas espécies que ocorrem na Reserva Ducke, mostra como as cores e os padrões de coloração estão associados aos hábitos e à defesa em serpentes.

Um resumo dos padrões de coloração das espécies que ocorrem na Reserva Ducke é apresentado na tabela 15. Algumas tendências são evidentes: por exemplo, espécies tipicamente diurnas, terrestres e/ou arborícolas, tendem a possuir dorso de cor uniforme ou com pequenas manchas escuras transversais ou linhas longitudinais (*Chironius* spp., *Dendrophidion dendrophis*, *Drymoluber dichrous*, *E. brevirostris*, *Leptophis ahaetulla*, *Liophis* spp., *M. boddaerti*, *Oxybelis* spp., *Philodryas viridissimus*, *Pseustes* spp., *X. argenteus*, Gen. sp.) Uma exceção a esta tendência é *E. aesculapii*, aparentemente pelo padrão mimético de *Micrurus*. Estes padrões geralmente estão associados a defesa contra predadores diurnos visualmente orientados (Jackson et al., 1976).

Espécies tipicamente noturnas, terrestres e/ou arborícolas, tendem a possuir dorso castanho com manchas mais escuras (*B. constrictor*, *C. enydris*, *Epicrates cenchria*, *Eunectes murinus*, *Dipsas* sp., *Helicops* spp., *I. cenchoa*, *L. annulata*, *B. atrox*, *L. muta*; em alguns casos, como *Dipsas* sp., *H. angulatus*, *I. cenchoa* e *L. annulata*, esses padrões podem ser miméticos de viperídeos; ver Campbell e Lamar, 1989, Pough, 1988, Sazima, 1992). Exceções a esta tendência são *C. caninus*, *D. anomalus*, *Oxyrhopus* spp.,

Tabela 15 - Resumo das cores e dos padrões de coloração das serpentes encontradas na Reserva Ducke.

espécie	coloração do dorso
<i>Leptotyphlops diaplocius</i>	marrom escuro com listras longitudinais amareladas
<i>Anilius scytale</i>	anéis negros e vermelhos
<i>Boa constrictor</i>	marrom claro com manchas marrom escuro grandes
<i>Corallus caninus</i>	verde (adulto) ou vermelho (jovem) com pequenas linhas brancas
<i>Corallus enydris</i>	marrom claro com manchas marrom escuro, muito variável
<i>Epicrates cenchria</i>	avermelhado com manchas grandes bordeadas de negro
<i>Eunectes murinus</i>	cinza esverdeado escuro com manchas enegrecidas
<i>Atractus latifrons</i>	anéis negros, vermelhos e brancos
<i>Atractus major</i>	marrom claro com manchas marrons grandes
<i>Atractus poeppigi</i>	negra (com manchas laranjas ou brancas no ventre)
<i>Atractus schach</i>	avermelhado com manchas marrom escuro
<i>Atractus snethlageae</i>	marrom escuro com linhas transversais creme
<i>Atractus torquatus</i>	diversos tons de marrom, por vezes com pequenas manchas enegrecidas
<i>Chironius fuscus</i>	marrom claro avermelhado com manchas transversais marrom escuro
<i>Chironius multiventris</i>	marrom (jovem) a verde escuro (adulto)
<i>Chironius scurrulus</i>	verde (jovens) a marrom e laranja (adultos grandes)
<i>Dendrophidion dendrophis</i>	marrom com linhas transversais enegrecidas
<i>Dipsas</i> sp.	marrom claro a branco com manchas grandes enegrecidas
<i>Drepanoides anomalus</i>	vermelha com cabeça negra, faixa occipital branca em jovens
<i>Drymoluber dichrous</i>	marrom com linhas transversais creme (jovens) a cinza escuro (adultos)
<i>Echivanthera brevirostris</i>	marrom avermelhado com faixas longitudinais marrom claro
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	anéis negros, vermelhos e claros (branco a creme amarelado)
<i>Helicops angulatus</i>	marrom claro com manchas grandes enegrecidas
<i>Helicops hagmanni</i>	marrom com manchas enegrecidas dispostas em faixas longitudinais
<i>Imantodes cenchoa</i>	marrom claro com manchas marrons grandes
<i>Leptodeira annulata</i>	marrom claro com manchas grandes marrom escuro
<i>Leptophis ahaetulla</i>	verde escuro com faixas longitudinais mais claras, pouco evidentes
<i>Liophis reginae</i>	marrom claro a escuro
<i>Liophis typhlus</i>	verde
<i>Mastigodryas boddaerti</i>	marrom com faixas dorsolaterais marrom claro
<i>Oxybelis aeneus</i>	marrom claro acinzentado
<i>Oxybelis fulgidus</i>	verde
<i>Oxyrhopus formosus</i>	vermelha ou branca com anéis marrom claro a negros
<i>Oxyrhopus melanogenys</i>	negra com anéis amarelos e brancos
<i>Philodryas viridissimus</i>	verde
<i>Pseudoboa newwiedii</i>	vermelha com cabeça negra, faixa occipital branca ou creme em jovens
<i>Pseudoboa</i> sp.	negra com flancos vermelhos
<i>Pseustes poecilonotus</i>	marrom claro, com manchas marrons nos jovens
<i>Pseustes sulphureus</i>	marrom com manchas enegrecidas (jovens) a verde escuro (adultos)
<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>	anéis negros, vermelhos e brancos
<i>Tripanurgos compressus</i>	vermelha com faixas transversais laterais enegrecidas
<i>Xenoxybelis argenteus</i>	creme a marrom claro com faixas longitudinais verdes
Gen. sp.	marrom com faixa médio-dorsal marrom claro
<i>Micrurus averyi</i>	anéis negros, vermelhos e brancos
<i>Micrurus hemprichii</i>	anéis negros, amarelos e brancos
<i>Micrurus lemniscatus</i>	anéis negros, vermelhos e brancos
<i>Micrurus spixii</i>	anéis negros, vermelhos e amarelos
<i>Micrurus surinamensis</i>	anéis negros, vermelhos e claros (branco a amarelo)
<i>Bothrops atrox</i>	marrom acinzentado claro a marrom com manchas enegrecidas grandes
<i>Lachesis muta</i>	marrom claro com manchas enegrecidas grandes

Pseudoboa spp., *R. lentiginosum* e *Tripanurgos compressus*. A coloração predominantemente verde de adultos de *C. caninus* pode ter função de camuflagem durante o repouso diurno em copas de árvores. *D. anomalus* e *P. neuwiedii* possuem cabeça negra (com ou sem anel claro) e corpo vermelho, como os jovens de *Clelia clelia*, espécie simpátrica. Jackson e Pounds (1980) sugeriram que diferenças entre a cor da cabeça e a do corpo, em serpentes, podem ter função defensiva no sentido de truncar visualmente a porção anterior do animal, de modo que um predador visualmente orientado tenha menor possibilidade de atingir a cabeça da presa. *Oxyrhopus formosus*, *R. lentiginosum* e, em menor grau, *T. compressus*, podem ser mímicos abstratos (cf. Pough, 1988) de *Micrurus*, ao passo que *O. melanogenys* seria um mímico evidente de *M. hemprichii* (Campbell e Lamar, 1989).

Entre as espécies primariamente fossórias, os elapídeos possuem coloração em anéis de cores contrastantes (com provável função de advertência ou confusão de direção, quando em deslocamento, Pough, 1988), *Anilius scytale*, *Atractus latifrons* e *A. poeppigi* parecem ser mímicos de *Micrurus* (Savage e Slowinsky, 1992; Martins e Oliveira, 1993) e *L. diaplocius* e as demais *Atractus* possuem padrões que podem ou não ser enquadrados nas categorias descritas acima. A aparente inexistência de tendências evidentes no padrão de coloração de serpentes fossórias (excluindo-se os possíveis mímicos) pode ser devida à provável baixa frequência de encontro destas serpentes com predadores visualmente orientados.

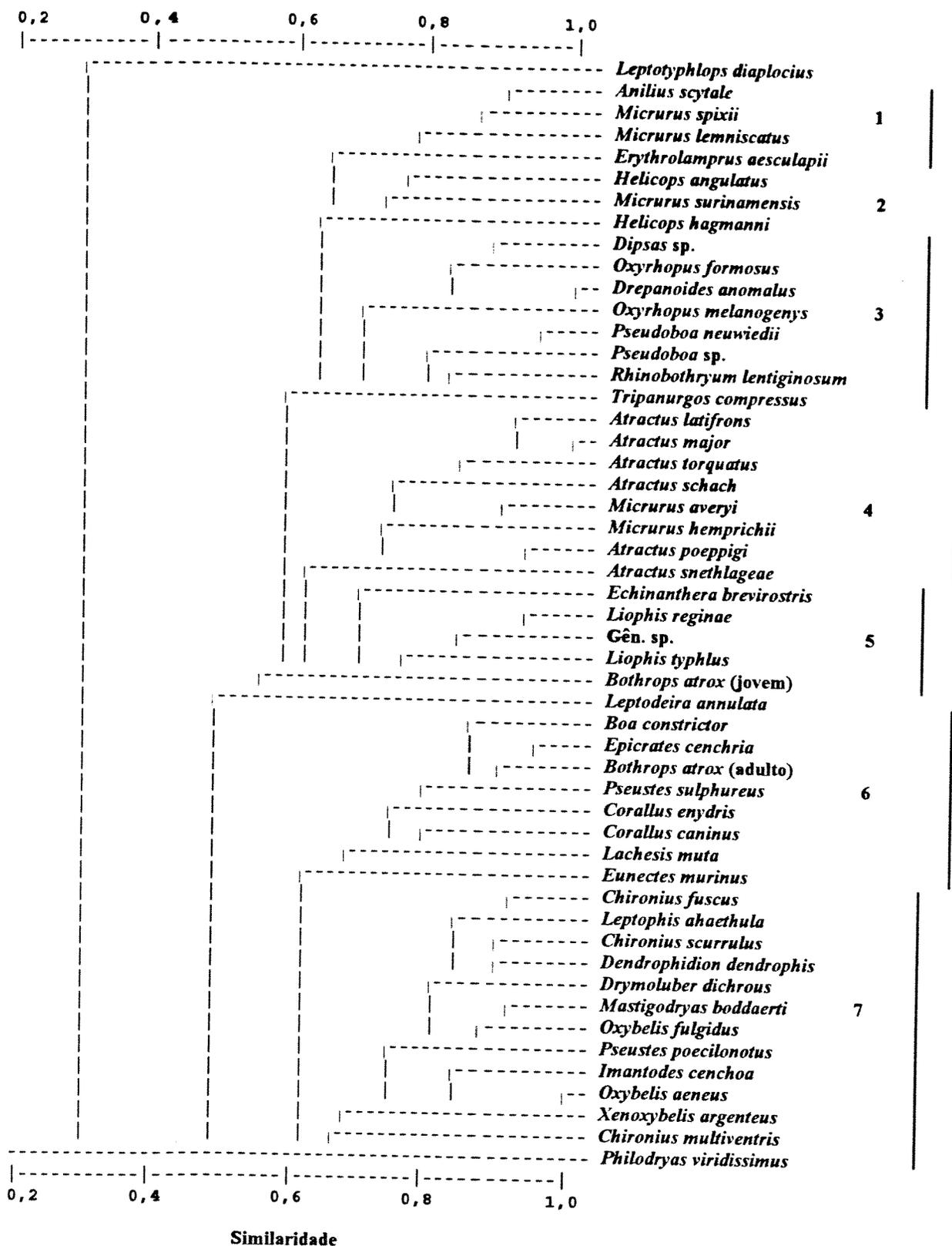
Estruturação da taxocenose

A figura 10 mostra um dendrograma originado por análise de agrupamento a partir dos resultados sobre utilização de recursos (substrato e alimento), horário de atividade e tamanho (comprimento e peso) para as serpentes da Reserva Ducke.

O dendrograma da figura 10 separa, como seria previsível, as diferentes espécies da Reserva Ducke em grupos dentro dos quais a sobreposição em tamanho e na utilização de recursos é grande (guildas, cf. Root, 1967; o termo guilda é aqui utilizado sem a suposição

de interação competitiva inerente à definição original de Root). Inicialmente, nota-se que *L. diaplocius* separa-se de todas as outras espécies, certamente por seu tamanho e alimento. A segunda grande divisão separa as espécies maiores (guildas 6 e 7) das demais. Pode-se dividir a taxocenose em sete guildas (com similaridade acima de 0,6; Fig. 10): (1) quatro serpentes longas, fossórias a terrestres, que se alimentam de vertebrados longos; (2) três serpentes aquáticas de tamanho médio a grande, que se alimentam de peixes e/ou vertebrados longos; (3) oito serpentes terrestres e/ou criptozóicas, de tamanho médio, que se alimentam de lagartos (exceto *Dipsas* sp.); (4) oito serpentes fossórias, criptozóicas e/ou terrestres, de tamanho médio, que se alimentam de minhocas (*Atractus* spp.) ou vertebrados longos (*Micrurus* spp.); (5) cinco serpentes pequenas a médias, criptozóicas e/ou terrestres, que se alimentam de pequenos anuros (quatro) ou lagartos (apenas uma); (6) oito espécies grandes a enormes, terrestres e/ou arborícolas, que se alimentam de vertebrados endotérmicos (embora algumas sejam eurifágicas); (7) 13 espécies longas, arborícolas e/ou terrestres, que se alimentam principalmente de anuros e lagartos. A divisão de uma taxocenose em guildas é quase sempre arbitrária (ver, e. g., Adams, 1985). Alguns dos grupos nos quais dividi a taxocenose da Reserva Ducke, podem ser subdivididos em grupos de espécies extremamente semelhantes (e. g., *M. boddaerti*, *O. fulgidus* e *P. poecilonotus* na guilda de número 7). Através das 27 categorias que utilizei, três pares de espécies mostraram-se idênticos: *D. anomalus* e *O. melanogenys*; *A. major* e *A. torquatus*; e *O. aeneus* e *X. argenteus* (curiosamente, estes dois últimos pertencentes a linhagens diferentes de colubrídeos). Entretanto, no caso do primeiro par, *D. anomalus* parece alimentar-se exclusivamente de ovos de lagartos (incluídos na categoria “lagartos”), o que separaria estas duas espécies, enquanto no terceiro par, *O. aeneus* parece preferir locais mais ensolarados do que *X. argenteus*.

Figura 10 (abaixo) - Dendrograma originado a partir dos dados sobre utilização de recursos, horário de atividade e tamanho (comprimento e peso) para as serpentes da Reserva Ducke (ver texto e “Métodos”). As barras numeradas à esquerda indicam grupos de espécies com grande sobreposição na utilização de recursos (guildas).



A análise de agrupamento apresentada na figura 10 mostra que as espécies filogeneticamente próximas tendem a se agrupar. Quatro exemplos são evidentes: (i) todos os colubríneos (exceto *P. sulphureus*) agrupam-se na guilda 7; (ii) todos os boídeos e viperídeos (exceto jovens de *B. atrox*) encontram-se na guilda 6; (iii) todos os elapídeos e todos os xenodontíneos sulamericanos (exceto *Philodryas* e *Xenoxylbelis*) encontram-se na parte superior do dendrograma (espécies menores); e (iv) todos os Pseudoboíni encontram-se agrupados (guilda 3). Ao contrário, algumas guildas reúnem espécies de linhagens muito distintas (e. g., guildas 1 e 2, em conjunto, e guildas 4 e 5).

A análise de agrupamento mostra o que seria previsível através das análises realizadas acima para cada característica das serpentes da Reserva Ducke: existe grande sobreposição na utilização de recursos, horário de atividade e forma, entre as diferentes espécies. Diversos estudos sugerem que taxocenoses de répteis podem ser divididas em guildas (e. g., Duellman, 1978; Inger e Colwell, 1977; Pianka, 1986), embora os fatores responsáveis por esta estruturação (competição, fatores históricos, etc.) sejam ainda matéria de controvérsia (Vitt, 1987). Os resultados obtidos para a taxocenose da Reserva Ducke indicam que convergências (e. g., de tamanho entre boídeos, colubríneos e viperídeos, e de hábitos entre *Anilius* e elapídeos) e fatores inerentes às diversas linhagens filogenéticas (e. g., atividade diurna e tamanho grande em colubríneos, tamanho pequeno em xenodontíneos, dieta baseada em lagartos em Pseudoboíni) podem explicar a maioria dos agrupamentos (se não todos) em guildas.

Defesa

A maioria das táticas defensivas relatadas em serpentes são supostamente dirigidas a predadores visualmente orientados (especialmente aves e mamíferos), embora esta amostragem deva ser tendenciosa pois este também é o sentido mais utilizado pelo homem em suas análises (Greene, 1988). Considerando-se a variedade de predadores de serpentes orientados quimicamente (especialmente outras serpentes), uma variedade de táticas defensivas provavelmente seja dirigida a estes predadores, embora apenas algumas possam

ser detectadas por humanos (e. g., descargas fétidas de glândulas cloacais). Por exemplo, uma *B. atrox* observada predando um espécime de *A. torquatus*, esfregou insistentemente os lábios no substrato após morder a região da cloaca da presa (M. Martins, M. E. Oliveira e S. Egler, dados não publicados); este fato poderia permitir que a serpente escapasse de seu predador, embora neste caso em particular a presa já estivesse imobilizada pelo veneno do viperídeo.

A escassez de informações sobre táticas defensivas em serpentes neotropicais é surpreendente (ver Greene, 1988, Sazima e Abe, 1991). A grande maioria dos dados referentes a defesa aqui apresentados é inédita. Um resumo das táticas defensivas utilizadas pelas serpentes da Reserva Ducke (baseada nas categorias sugeridas por Greene, 1988) é apresentado na tabela 15. Diversos padrões, vários deles previsíveis, tornam-se evidentes através destes resultados, como por exemplo: (i) quase todas as serpentes com coloração críptica são diurnas; (ii) as serpentes que fogem à aproximação do observador são diurnas ou tanto diurnas como noturnas e/ou terrestres e fossórias; (iii) praticamente todas as espécies utilizam-se da inacessibilidade (anacorese) para evitar predação; (iv) a exibição da cauda é utilizada apenas por elapídeos (todos), bem como por todos seus supostos mímicos; (v) a maioria das espécies se debate quando manuseada; (vi) fugir à aproximação do observador, debater-se sob retenção e morder foram as defesas mais utilizadas (talvez sejam primitivas); (vii) a maioria das defesas são utilizadas por diversas espécies; (viii) triangulação da cabeça ocorre nos supostos mímicos de *Bothrops* (*Dipsas* sp., *H. angulatus* e *L. anullata*), nas espécies verdes (talvez mímicos de *Bothriopsis bilineata*, simpátrica em quase toda a Amazônia, ver Campbell e Lamar, 1989), e curiosamente, em dois supostos mímicos de corais; e (ix) os supostos mímicos de corais apresentam diversos comportamentos defensivos característicos de elapídeos (ver Sazima e Abe, 1991).

Exceto por pequenas diferenças de definição, a grande maioria das categorias observadas nas serpentes da Reserva Ducke havia sido definida e exemplificada por Greene (1988). Entretanto, algumas exceções são surpreendentes. Por exemplo, o comportamento de rodar o corpo (ao redor do eixo axial) ao manuseio foi observado em 15 espécies, embora não se encaixe em qualquer categoria definida por Greene (1988).

Tabela 16 - Resumo das táticas defensivas utilizadas pelas serpentes da Reserva Ducke. Descrições detalhadas encontram-se em Greene (1988) e em “Métodos”. As táticas não observadas e constantes em Greene (1988) são apresentadas com um asterisco. As abreviações das espécies correspondem às primeiras letras do nome genérico e específico, exceto AC = *Atractus schach*, AN = *Atractus snethlageae*, DC = *Drimoluber dichrous*, LH = *Leptophis ahaetulla*, OO = *Oxyrhopus formosus*, MU = *Micrurus surinamensis*.

táticas defensivas	espécies
coloração críptica	CE, CF, DD, DC, EB, LH, LR, LT, MB, OA, OF, PV, PP, PS, XA, GS, BA, LM
coloração aposemática	MA, MH, ML, MS, MU
mimetismo	AS, AL, AP, CS, EA, OO, OM, RL
imobilidade	CF, CM, DS, IC, OA, PS, XA
fuga	LD, AS, AL, AM, AP, AC, AN, AT, CS, DA, EB, LR, MB, OF, OO, OM, PN, PP, PS, GS, MA, MH, ML, MS, MU, BA
inacessibilidade	todas?
bufar	BC, PP*
descargas cloacais	LD, AS*, AT, CM, DD, DS, DA, EB, IC, LA, LR, LT, OA, XA
esfregar cloaca	DS
formar “bola” (1)	CE, EC
esconder a cabeça	AS, EC, AM, AP, AC, AN, AT, DS, DA, LT, MA, MH, ML, MS, MU, OF
exibição frontal	CF, CM, CS, PP, PS
inflar a região gular (2)	AS, AL, AP*, DS, EA, HA, LR, LT, ML, MS, MU
achatamento dorsoventral (3)	DS, HA, LA, LH, OF, PV, PS, RL, TC
triangular a cabeça	AS, EC, AL, AP*, EA, MA, MH, ML, MS, MU,
exibição da cauda	CF, DD, DC, MB, OM, PP*, PS*, RL, TC, BA, LM*
vibração da cauda	LD, EB
pressionar ponta da cauda	CE, CF, CM, CS, DD, DC, HA, HH, IC, MB, OA, OF, PP, PS, TC
rodar o corpo	LD, AL, AM, AP, AC, AN, AT, CF, CM, CS, DA, EC, EA, HA, HH, IC, LH, LR, LT, MB, OA, OF, OO, OM, PV, PN, PP, PS, TC, XA, GS, MA, MH, ML, MS, MU
debater-se	
movimentos súbitos (2)	AL, DS, DA, EA, HA, MA, MH, ML, MS, MU
fazer voltas com o corpo	HA, MH, ML, MS, MU, BA
inflar o corpo	LR, LM, DD
eleva cabeça e pescoço	CC, CE, CM, CS, MB, PP, PS
fazer “S” com o pescoço	BC, CC, CE, EC, CM, CS, LA, LH, MB, OA, OF, PV, PP, PS, TC, BA, LM
dar botes	CM, CS, LH, MB, OA, OF, PV, PP, TC, BA, LM
dar botes falsos	LA, LH, PP
escancarar a boca	HA, LH, OA, PV, PP
morder (4)	BC, CC, CE, EC, EA, HA, LH, LR, MB, OA, OF, PV, PP, MA, MH, ML, BA, LM
constringir	BC, CC, CE, HA, PN
everter hemipênis	EA, IC
quebrar a cauda	DD
enrodilhar-se	BA, LM

1 - Incluindo formar “bola” com apenas uma parte do corpo.

2 - Ver “Métodos”.

3 - Parte do corpo até o corpo todo.

4 - Incluindo picar (mordida breve, apenas com dentes inoculadores, em viperídeos).

Outro caso semelhante é o movimento súbito, exibido pelos elapídeos, pela maioria de seus mímicos e por *D. anomalus*, *Dipsas* sp. e *H. angulatus* (entretanto, ver Sazima e Abe, 1991).

Reprodução

Como na maioria dos estudos sobre taxocenoses de serpentes amazônicas (e. g., Dixon e Soini, 1986; Duellman, 1978), as informações sobre reprodução para a região de Manaus são muito escassas para grande parte das espécies. A tabela 17 mostra a ocorrência de fêmeas reprodutivas e de acasalamentos ao longo do ano, para cada espécie encontrada (dados obtidos na Reserva Ducke e na região de Manaus). Entretanto, para as espécies com mais informações, é possível inferir a época e a duração do recrutamento nas populações amostradas. Algumas espécies parecem se reproduzir apenas durante a estação de chuvas na Reserva Ducke (Tabela 17): *Dipsas* sp., *H. angulatus*, *X. argenteus* e *B. atrox*. Por outro lado, algumas parecem se reproduzir ao longo do ano: *A. latifrons*, *A. torquatus*, *L. reginae*, *L. typhlus* e *P. sulphureus*.

Analisando-se a taxocenose como um todo, através da variação do número de espécies com jovens na população a cada mês (Fig. 11), nota-se que a ocorrência de jovens foi consideravelmente maior durante os cinco meses mais chuvosos (dezembro a abril). Estes números parecem indicar que, na maioria das espécies da Reserva Ducke, o recrutamento ocorre durante a estação de chuvas. O recrutamento na estação de chuvas garantiria aos jovens um suprimento suficiente daquelas presas que mostram variações sazonais evidentes de abundância e/ou disponibilidade.

Na região de Iquitos, Peru, para a qual grandes amostras foram analisadas, poucas espécies, que também ocorrem na Reserva Ducke, parecem reproduzir-se ao longo do ano, como *L. reginae*, *L. annulata*, *L. ahaetulla* e *B. atrox* (Dixon e Soini, 1986; Fitch, 1970; Oliver, 1947). Com base nas serpentes desta região, Fitch (1982) sugeriu que não existe qualquer evidência de que qualquer espécie da região de Iquitos reproduza-se em determinados períodos do ano, ao passo que Duellman (1978) sugeriu que a reprodução

Tabela 17 - Ocorrência de jovens (j), acasalamentos (c) e fêmeas com embriões (e), ovos (o) ou folículos (f) nos diferentes meses do ano, para as espécies de serpentes encontradas na Reserva Ducke, baseada em dados obtidos na região de Manaus, incluindo a Reserva Ducke.

espécie	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	dez
<i>Leptotyphlops diaplocius</i>	-	-	-	j	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anilius scytale</i>	j	j	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Corallus caninus</i>	-	-	j	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Epicrates cenchria</i>	-	-	j	-	-	-	-	-	-	-	-	j
<i>Eunectes murinus</i>	-	-	-	-	-	j	o	-	f	e	-	-
<i>Atractus latifrons</i>	-	-	j	-	-	j	o	-	f	j	-	j
<i>Atractus major</i>	-	-	-	-	-	-	-	j	j	j	j	-
<i>Atractus schach</i>	-	-	-	-	-	j	-	-	-	o	-	-
<i>Atractus snethlageae</i>	-	o	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Atractus torquatus</i>	j	j/o	o	-	-	-	-	j	-	o	j	-
<i>Chironius fuscus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	o
<i>Chironius multiventris</i>	-	-	j	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chironius scurrulus</i>	-	j	j	-	-	-	-	-	-	-	j	-
<i>Dendrophidion dendrophis</i>	o	j	-	-	-	-	-	o	-	-	-	-
<i>Dipsas</i> sp.	j	j	j	-	-	-	-	-	-	-	j	j
<i>Drepanoides anomalus</i>	-	-	o	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Drymoluber dichrous</i>	o	j	o	-	-	-	-	-	-	j	j	-
<i>Echinanthera brevirostris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	j	o	j/o	-
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	j	-
<i>Helicops angulatus</i>	j	o	-	-	-	-	o	-	o	o	o	-
<i>Helicops hagmanni</i>	j	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Imantodes cenchoa</i>	j	j/o	o	-	-	j	-	-	-	-	j	-
<i>Leptodeira annulata</i>	j	j	-	-	j	-	-	-	o	-	-	j
<i>Leptophis ahaetulla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	o	-	-
<i>Liophis reginae</i>	j	o	j	-	o	j	-	-	j	-	j	-
<i>Liophis typhlus</i>	o	-	j	-	-	o	-	j	-	j/o	j	-
<i>Oxybelis aeneus</i>	-	-	j	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxybelis fulgidus</i>	j	-	-	-	-	-	-	-	-	o	-	-
<i>Oxyrhopus formosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	j
<i>Oxyrhopus melanogenys</i>	-	-	j	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pseustes poecilonotus</i>	j	-	-	-	-	-	-	-	-	-	j	j
<i>Pseustes sulphureus</i>	-	-	-	j	-	-	-	j	-	-	j	-
<i>Tripanurgos compressus</i>	-	-	j	j	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Xenoxybelis argenteus</i>	j	j	j	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gen. sp.	-	-	-	-	-	-	j	-	-	-	-	-
<i>Micrurus hemprichii</i>	-	-	-	-	o	-	-	-	-	-	-	-
<i>Micrurus lemniscatus</i>	j	-	j	-	-	-	o	-	-	-	-	-
<i>Micrurus spixii</i>	-	-	-	-	-	c	-	-	-	-	-	-
<i>Micrurus surinamensis</i>	j	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bothrops atrox</i> ¹	j	j	-	-	-	e	e	e	e	e	-	j

1 - As fêmeas com embriões são de outras localidades ao redor de Manaus e não da Reserva Ducke.

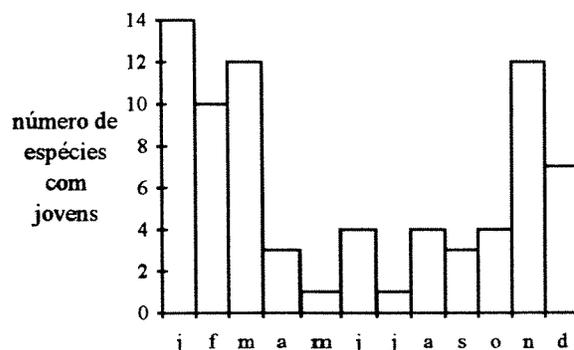


Figura 11 - Quantidades de espécies de serpentes com jovens na população, ao longo do ano, baseadas em dados da Reserva Ducke e de outras localidades ao redor de Manaus.

ao longo do ano deve ser uma tendência geral em serpentes amazônicas, embora suspeitasse da existência de padrões diversos. Contrariando estas sugestões, os dados obtidos na Reserva Ducke, embora escassos, indicam que grande parte (ou a maioria?) das serpentes reproduz-se apenas durante a estação de chuvas. Se esta hipótese for verdadeira, talvez ela pudesse ser explicada pela ocorrência de uma estação seca prolongada na região de Manaus, na qual a disponibilidade de presas seria menor, limitando as possibilidades de recrutamento neste período. De fato, a quantidade anual de chuvas em Iquitos (3050 mm, Dixon e Soini, 1986) é consideravelmente maior do que na região de Manaus (ca. 2100 mm, este estudo). Entretanto, somente o exame de amostragens suficientes poderia evidenciar os padrões que ocorrem na região de Manaus, bem como a existência de variações geográficas nos padrões reprodutivos em serpentes amazônicas. Amostras maiores também permitiriam uma análise dos padrões encontrados em relação à variação na disponibilidade dos diversos tipos de presas utilizadas pelos jovens (por exemplo, considerando-se as presas mais utilizadas pelas serpentes da Reserva Ducke, a disponibilidade de lagartos parece não variar sazonalmente como aquela de anuros; ver “Atividade”).

Possíveis fatores responsáveis pelos padrões observados

As duas hipóteses principais levantadas pelos estudos recentes em taxocenoses de serpentes neotropicais (“história” e “interações competitivas”, ver “Introdução”) poderiam ser consideradas para explicar os padrões encontrados.

Ficou evidente nas análises acima que fatores históricos podem explicar de maneira plausível a maioria dos padrões encontrados em tamanho e forma do corpo, uso de substrato, período de atividade e dieta (ver evidências e argumentos em “Tamanho e forma do corpo”, “Utilização do ambiente e período de atividade”, “Hábitos alimentares e relações tróficas” e “Estruturação da taxocenose”). Portanto, concluo que a organização da taxocenose de serpentes da Reserva Ducke é uma consequência direta de sua composição em diferentes linhagens filogenéticas (e das proporções destas) e das limitações inerentes a cada uma destas linhagens. Como sugerido por Cadle e Greene (1993), a história evolutiva de cada linhagem (incluindo atributos morfológicos intrínsecos e eventos biogeográficos extrínsecos) parece ter exercido uma grande influência na organização desta taxocenose.

Quanto às hipóteses que incluem a competição, inicialmente, deve-se ter em mente que a competição só poderia ser comprovada através de três constatações (Reichenbach e Dalrymple, 1980; ver também Mac Nally, 1983, e Schoener, 1974): (1) sobreposição de nicho (real); (2) limitação de recursos; e (3) alteração do sucesso reprodutivo de uma ou ambas as espécies, como resultado da utilização de um recurso limitado. Portanto, duas interpretações freqüentes na literatura devem ser interpretadas neste contexto: a sobreposição de nicho como um indício de competição e as diferenças na utilização de recursos como uma maneira de evitar competição ou como resultado de competição no passado (ver, e. g., Schoener, 1974, Vitt, 1987). Na ausência das três constatações acima, as discussões sobre o tema tendem a se tornar inócuas. Entretanto, a hipótese de “interações competitivas” em taxocenoses de serpentes amazônicas merece ser discutida.

Inicialmente, detenho-me em uma linha de raciocínio pouco explorada no que se refere a taxocenoses de serpentes. Se interações bióticas locais (principalmente competição) “ajustassem” a organização das taxocenoses em função de seus componentes (interagentes

em potencial), os padrões encontrados nas diversas taxocenoses amazônicas deveriam refletir estes ajustes (ver Cadle e Greene, 1993). Deste modo, em cada taxocenose, seria esperado encontrar, para determinadas espécies (especialmente os componentes de guildas, com ampla sobreposição de nicho), diferenças na utilização de recursos como consequência da co-ocorrência de diferentes interagentes potenciais. As comparações realizadas entre a taxocenose da Reserva Ducke e de Santa Cecilia, com riquezas muito semelhantes (50 e 51 espécies, respectivamente), mas composições consideravelmente diferentes (semelhança biogeográfica de 0,57, ver tabela 2), não demonstraram qualquer diferença marcante na utilização de recursos por parte das espécies em comum (29 ao todo). Ao contrário, as diferenças gerais entre os padrões encontrados nestas duas taxocenoses podem novamente ser melhor explicadas por fatores históricos (ver “Utilização do ambiente e horário de atividade” e “Hábitos alimentares e relações tróficas”).

Alguns autores interpretaram as diferenças observadas na utilização de recursos, em taxocenoses de serpentes amazônicas, como partilha de recursos de forma a evitar competição interespecífica (Henderson et al., 1979). Entretanto, como foi evidenciado acima, grande parte destas diferenças é consequência de características (e limitações) inerentes às linhagens filogenéticas que compõem a taxocenose. Contudo, ainda restam as possíveis “segregações” de espécies congênicas sugeridas por Henderson et al. (1979). Analisemos um exemplo da Reserva Ducke (com equivalente na região de Iquitos) com base nas hipóteses aventadas por estes autores. O gênero *Atractus* possui mais de 70 espécies distribuídas por uma grande extensão da região neotropical (Hoogmoed, 1980; Martins e Oliveira, 1993; Peters e Donoso-Barros, 1970; Savage, 1960). São serpentes fossórias com focinho afilado, cauda curta e olhos pequenos, que se alimentam de minhocas. Devido à grande especiação ocorrida neste gênero, em diversos locais da Amazônia é comum encontrar várias espécies sintópicas de *Atractus*. No caso do presente estudo, seis espécies deste gênero foram encontradas em uma pequena porção da Reserva Ducke. Embora cada uma possua características biológicas específicas (coloração, comportamentos), todas utilizam o mesmo substrato (são fossórias em maior ou menor grau), o mesmo alimento (minhocas) e parecem não ter horário definido de atividade

(geralmente são encontradas tanto durante o dia como à noite). O comprimento das seis espécies varia entre um mínimo de 170 a 230 mm e um máximo de 421 a 754 mm, havendo, portanto, grande sobreposição de tamanhos entre as espécies.

Henderson et al. (1979) sugerem que, na região de Iquitos, quando espécies de *Atractus* são sintópicas, elas são segregadas por tamanho (ver, também, Greene, 1973, para *Micrurus*). Entretanto, o tamanho considerado é o comprimento total máximo, embora exista uma grande sobreposição na amplitude de comprimentos que uma espécie apresenta desde recém-nascidos até adultos grandes. Por exemplo, as seis espécies da Reserva Ducke estão sobrepostas na faixa entre 230 e 420 mm (pelo menos, pois os tamanhos máximos e mínimos devem ser alterados com a análise de mais exemplares). Portanto, não vejo qualquer motivo para concluir que estas espécies estejam sendo “segregadas” em tamanho. A enorme semelhança nas características destas espécies logicamente é consequência de afinidade filogenética. Assim, embora diversas pressões seletivas tenham modificado cada uma destas espécies em uma dada direção, a partir de um ancestral comum, as características básicas relativas ao tamanho (em parte) e à utilização de ambiente e alimento foram mantidas ao longo de toda a história de cada espécie.

No caso das espécies não serem “segregadas” por tamanho, Henderson et al. (1979) apresentam outra explicação: uma é sempre mais abundante que outra. Entretanto, a abundância aparente provavelmente não reflete a abundância real, especialmente em espécies fossórias (ver “Comparações sobre riqueza e abundância”). Por exemplo, uma espécie de *Atractus* que apresenta hábitos terrestres ocasionalmente (e. g., *A. torquatus*), pode parecer muito mais abundante que outra estritamente fossória (e. g., *A. poeppigi*), para quem caminha sobre o solo. Portanto, a hipótese de abundâncias diferenciais somente poderia ser testada se as abundâncias reais fossem conhecidas.

Finalmente, embora raramente referido (e. g., Duellman, 1978), um ponto básico inerente à hipótese de competição é a ocorrência ou não de limitação de recursos (e. g., Reichenbach e Dalrymple, 1980). Vejamos novamente o caso das *Atractus* da Reserva Ducke. Supondo-se que meus dados sejam suficientes e, portanto as semelhanças sejam reais, como seria possível a coexistência de seis espécies tão semelhantes, sem partilha de

recursos? A explicação aparentemente mais plausível, pelo menos a princípio, é que os recursos podem ser abundantes o suficiente para sustentar as populações das seis espécies, sem que haja competição. Substrato (principalmente solo superficial) parece não ser um recurso limitado, já que a quantidade de indivíduos que habitam a área não parece ser tão alta para causar “congestionamentos” subterrâneos (como, por exemplo em abrigos para hibernação em serpentes de regiões temperadas). Minhocas também parecem não ser um recurso limitado, pois a densidade de indícios de atividade destes animais (montículos de terra digerida) é muito alta na área estudada. Idealmente, dever-se-ia monitorar os recursos de forma a determinar sua abundância, embora esta seja uma tarefa praticamente impossível na maioria dos casos. Contudo, análises de disponibilidade de recursos podem ser falsificadas por diversos fatores (ver Vitt, 1987). Entre estes, um mesmo recurso pode ter diferentes “disponibilidades”, dependendo da espécie considerada. Por exemplo, a disponibilidade de pequenos anuros diurnos na serapilheira da Reserva Ducke pode ser bem diferente para as espécies distintas de serpentes que utilizam este recurso.

Xenoxylis argenteus forrageia de espreita sobre a vegetação, ao passo que, pelo menos *L. reginae*, *L. typhlus* e Gên. sp., forrageiam (ou podem forragear) dentro da serapilheira. Se estes pequenos anuros migram para as camadas inferiores da serapilheira durante a estação seca, sua disponibilidade para estas serpentes pode ser completamente diferente. Esta diferença poderia explicar o período de recrutamento de jovens nestas espécies (somente na estação chuvosa em *X. argenteus* e ao longo do ano em *L. reginae* e *L. typhlus*).

Entretanto, Cadle e Greene (1993) não consideram estas duas hipóteses (interações competitivas e história) mutuamente exclusivas (ver “Introdução”). Estes autores não negam a contribuição de interações locais na estruturação das taxocenoses, embora chamem a atenção para o fato de que tal contribuição, embora frequentemente cogitada, é muito pouco compreendida.

Seja qual for o fator mais importante para explicar os padrões encontrados, o fato é que 50 espécies de serpentes (ou mais) cohabitam uma pequena área de floresta tropical ao norte de Manaus. Como é possível explicar esta convivência? A abundância de recursos, associada às (relativamente) baixas abundâncias de serpentes poderia permitir

esta convivência. Mas, além disso, penso que outra questão é fundamental neste caso: o que limitaria o tamanho populacional máximo nestas espécies? Três alternativas principais, não exclusivas, poderiam ser consideradas: competição, predação e fatores abióticos. A hipótese de competição já foi discutida acima.

Fatores abióticos, como quantidade de chuvas (e suas consequências na abundância de presas), parecem ter influência na atividade e nos padrões de recrutamento das serpentes da Reserva Ducke (ver “Atividade” e “Reprodução”); entretanto seu potencial como regulador das populações é ainda desconhecido (estudos de marcação e recaptura a longo prazo com as espécies abundantes, como *X. argenteus*, poderiam esclarecer se as populações destas espécies sofrem variações quantitativas relacionadas a fatores abióticos, especialmente chuvas). Um fato parece indicar que a quantidade de chuvas pode ter efeitos deletérios em algumas populações: ao final de 1991, um ano muito seco em Manaus (obs. pess.), foram encontrados dois indivíduos, um de *X. argenteus* e outro de *O. fulgidus* (na mata da Reserva Ducke e numa estrada, respectivamente), extremamente magros, provavelmente no limite de sobrevivência; estes foram os únicos indivíduos encontrados neste estado entre 1990 e 1994. [Como sempre é útil lembrar, diversos fatores complementares (ou até sinérgicos) podem atuar concomitantemente; por exemplo, estes indivíduos depauperados podem estar mais vulneráveis à predação, doenças e/ou ao ataque de parasitas.].

A predação também pode ser responsável pelo controle das populações, como indica a grande diversidade de predadores de serpentes (efetivos ou potenciais) nas matas da região de Manaus (ver “Predação”). Vitt (1987) sugere a possibilidade das populações de serpentes estarem sempre abaixo da capacidade suporte do ambiente devido à predação, e consequentemente a competição poderia ocorrer apenas esporadicamente nas taxocenoses. Entretanto, mais uma vez, o efeito da predação em populações de serpentes é muito difícil (ou mesmo impossível) de ser estimado.

Em conclusão, penso que a convivência de 50 espécies de serpentes na Reserva Ducke se deve à seguinte combinação de fatores (ver argumentos e especulações em “Análise da taxocenose” e acima). A abundância de recursos e/ou as densidades baixas de serpentes tornaria(m) possível a coexistência de um número relativamente grande de espécies, várias

delas com características de nicho e morfologia muito semelhantes. Deste modo, suas populações seriam reguladas principalmente por predação e/ou por outros fatores (bióticos ou abióticos) a ponto de não ocorrerem densidades tão altas que resultassem em escassez de recursos (e, talvez, competição) (Duellman, 1978, chegou a conclusões semelhantes às acima e Henderson et al., 1979, a conclusões radicalmente diferentes; Vitt, 1987, aborda estes dois extremos). Ao mesmo tempo, os padrões encontrados na taxocenose seriam uma consequência natural da história de colonização da região de Manaus pelas diferentes linhagens filogenéticas de serpentes que compõem esta taxocenose (cf. Cadle e Greene, 1993).

SUMÁRIO

Este estudo descreve uma taxocenose de serpentes de mata tropical úmida na região de Manaus, Amazônia central, com base na utilização de recursos (substrato e alimento), horário de atividade, riqueza, abundância, características morfológicas, comportamento e reprodução. Os dados foram obtidos entre 1991 e 1994 em diversas localidades ao redor de Manaus, principalmente na Reserva Ducke, uma porção de 100 km² de florestas de terra firme, quase totalmente intactas, localizada a 25 km ao norte de Manaus, Estado do Amazonas, Brasil. O clima é caracterizado por 2100 mm de chuvas anuais, com estação seca entre julho e setembro e chuvosa entre novembro e maio, temperaturas entre 18 e 37° C e umidade média em torno de 85%.

O principal método utilizado foi o de procura visual em trilhas na mata. Parte desta procura foi feita regularmente (cerca de 90-100 horas-homem por mês, ao longo de 18 meses) e considerada "procura limitada por tempo"; este método resultou no encontro de 274 serpentes e originou taxas de captura por hora-homem de procura. O restante das serpentes encontradas (N = 234) foi considerada como encontros ocasionais (incluindo encontros por terceiros, N = 98). A maior parte das amostragens foi noturna. Quase todas as serpentes encontradas foram medidas, pesadas e marcadas por remoção de parte de escamas ventrais. Em outras áreas ao redor de Manaus, foram utilizadas procura visual e armadilhas de interceptação e queda, resultando em 177 encontros de serpentes. Poucas serpentes foram coletadas, especialmente na Reserva Ducke.

Um total de 508 encontros de serpentes, de 50 espécies, foi realizado na Reserva Ducke, considerando a procura limitada por tempo e os encontros ocasionais. Durante a procura limitada por tempo (num total de cerca de 1600 horas-homem de procura), a taxa média de encontro foi de 0,064 e 0,217 serpente por hora-homem, durante o dia e à noite, respectivamente. Embora a procura limitada por tempo forneça taxas que permitem comparações entre diferentes áreas, ela resultou no encontro de apenas 31 das 50 espécies encontradas no total; o restante foi encontrado apenas ocasionalmente. As espécies aparentemente mais abundantes na Reserva Ducke, foram: *Xenoxylbelis argenteus*, *Bothrops atrox*, *Imantodes cenchoa* e *Dipsas* sp. As três primeiras espécies também pareciam ser as mais abundantes em outros estudos na Amazônia.

Durante o dia foram encontradas 29 espécies de serpentes e durante a noite, 41. As proporções de espécies encontradas ativas nos diferentes substratos foi semelhante durante o dia e à noite. Uma comparação dos padrões de utilização do ambiente e horário de atividade encontrados na Reserva Ducke e em outras localidades da Amazônia indica que "trocas" (ou aumentos e decréscimos) de espécies que utilizam diferentes substratos, dentro de uma mesma linhagem de colubrídeos, podem explicar grande parte das diferenças encontradas.

A atividade das serpentes da Reserva Ducke parece ter forte influência da quantidade de chuvas na região; nos meses mais secos a atividade diminui e nos mais chuvosos, aumenta. Este fato pode estar relacionado com a abundância de alguns tipos de presas, que deve diminuir durante a estação seca, limitando a atividade das serpentes. Não foi encontrada qualquer relação entre a atividade das serpentes e o luar; praticamente o mesmo número de serpentes ativas foi encontrado em noites com e sem luar.

As presas mais utilizadas pelas serpentes da Reserva Ducke foram lagartos (consumidos freqüente ou ocasionalmente por 60% das espécies com dieta conhecida, N = 48), anuros (42%), mamíferos (23%), aves (23%) e serpentes (19%). Nove espécies alimentam-se de invertebrados (seis delas apenas de minhocas) e apenas uma alimenta-se de artrópodos. Estes resultados refletem em grande parte a história de colonização da região de Manaus por diferentes linhagens de serpentes e, ao mesmo tempo, são contrários à hipótese da abundância diferencial de presas como fator determinante dos padrões observados em taxocenoses de serpentes neotropicais (por exemplo, insetos são extremamente abundantes na Reserva Ducke, embora apenas uma espécie de serpente utilize estes animais como alimento).

As análises morfológicas foram realizadas com apenas três medidas: comprimento rostro-anal, comprimento da cauda e peso. Uma análise da distribuição de comprimentos máximos dentro das grandes linhagens de colubrídeos (colubríneos, xenodontíneos sulamericanos e xenodontíneos centroamericanos), que ocorrem na Reserva Ducke, mostra que fatores ligados a estas linhagens (portanto, históricos) são responsáveis por grande parte da distribuição geral dos comprimentos máximos para colubrídeos e para a taxocenose como um todo. A relação entre o comprimento da cauda e o comprimento rostro-anal para as espécies que ocorrem na Reserva Ducke mostrou que serpentes arborícolas tendem, em geral, a apresentar cauda mais longa que aquelas terrestres que, por sua vez, apresentam cauda mais longa que as fossórias, confirmando a forte influência da utilização do ambiente no comprimento relativo da cauda em serpentes. Finalmente, uma análise da relação entre comprimento rostro-anal e peso mostrou que espécies arborícolas tendem, em geral, a ser mais leves que as terrestres que, por sua vez, parecem ser mais leves que as aquáticas, confirmando a influência da utilização do ambiente na forma das serpentes. Em análises nas quais as grandes linhagens de colubrídeos foram separadas, estas tendências tornaram-se bem mais evidentes. As análises morfológicas permitiram a caracterização de síndromes morfológicas, razoavelmente definidas, relacionadas à utilização do ambiente pelas serpentes da Reserva Ducke. Uma análise adicional sobre a coloração das serpentes da Reserva Ducke confirmou a influência da defesa contra predadores visualmente orientados na coloração de serpentes.

Uma análise de agrupamento baseada nos resultados sobre utilização do ambiente, horário de atividade, dieta e tamanho (comprimento e peso) separa as 50 espécies da Reserva Ducke em guildas nas quais existe grande sobreposição em forma, tamanho e utilização de recursos; em diversos casos, estas guildas reúnem espécies filogeneticamente próximas, indicando a existência de limitações inerentes a cada uma das linhagens amostradas.

Embora os dados sobre reprodução sejam limitados para a maioria das espécies, existem na Reserva Ducke espécies nas quais o recrutamento ocorre apenas durante a estação de chuvas e outras nas quais ocorre durante todo o ano. Uma análise sobre a presença de jovens nas populações das diversas espécies amostradas indica uma forte tendência para a reprodução apenas durante a estação de chuvas na taxocenose estudada, talvez relacionada com a provável escassez de recursos durante a estação seca.

Uma análise geral dos resultados indica que a maioria dos padrões encontrados na taxocenose de serpentes da Reserva Ducke pode ser facilmente explicada por fatores históricos, como já havia sido previsto por J. E. Cadle e H. W. Greene em revisão recente

sobre a influência de fatores históricos na organização de taxocenoses de serpentes neotropicais. Ao mesmo tempo, uma análise crítica dos argumentos em favor da hipótese de influência de interações competitivas nos padrões observados em taxocenoses de serpentes amazônicas indica que estes argumentos tendem a ser inócuos sem a constatação de diversos fatores, especialmente alterações no sucesso reprodutivo das espécies consideradas. Em conclusão, é sugerido que a convivência de 50 espécies de serpentes na Reserva Ducke se deve à combinação dos seguintes fatores: (1) a abundância de recursos e/ou as densidades baixas de serpentes tornaria(m) possível a coexistência de um número relativamente grande de espécies; (2) deste modo, suas populações seriam reguladas principalmente por predação e/ou por outros fatores (bióticos ou abióticos) a ponto de não ocorrerem densidades tão altas que resultassem em escassez de recursos (e, talvez, competição) (alguns estudos sobre taxocenoses de serpentes amazônicas chegaram a conclusões semelhantes e outros a conclusões radicalmente diferentes). Ao mesmo tempo, os padrões encontrados na taxocenose da Reserva Ducke seriam uma consequência natural da história de colonização da região de Manaus pelas diferentes linhagens filogenéticas de serpentes que compõem esta taxocenose.

SUMMARY

This study describes a tropical rainforest snake assemblage in Central Amazonia, based on resource use (microhabitat and food), time of activity, species richness and abundance, morphology, behavior, and reproduction. The data base was obtained between 1991 and 1994 in several localities around Manaus, mostly at Reserva Ducke (RFAD), a 100 km² "terra firme" rainforest tract, 25 km north of Manaus, State of Amazonas, northern Brazil. The climate in this region is characterized by 2100 mm of annual rainfall, with a dry season extending from July to September and a rainy one from November to May, temperature ranged between 18 and 37°C, and mean humidity about 85%.

The main method used was visual search along forest trails. Part of this search was made regularly (about 90-100 man-hours each month, during 18 months) and considered "time constrained search"; this method resulted in 274 snake findings and provided capture rates. The remaining findings (N = 234) were considered occasional and included those by others (N = 98). Most sampling was made at night. Almost all snakes were marked by ventral scale clipping. In some additional areas around Manaus, visual searches and pitfall traps were used, resulting in 177 snake findings. Only a few snakes were collected at Reserva Ducke.

A total of 508 snake findings, of 50 species, were made at Reserva Ducke. During time constrained search (a total of about 1600 man-hours), the rate of snake findings was 0.064 and 0.217 snakes per man-hour, during the day and at night, respectively. Although time constrained search provides comparable rates of snake findings, only 31 out of 50 species were found using this method; the remaining were found occasionally. The apparently most abundant species at Reserva Ducke, were *Xenoxobelis argenteus*, *Bothrops atrox*, *Imantodes cerchoa*, and *Dipsas* sp. The three former species also seemed to be the most abundant in other studies in Amazonia.

Twenty nine species were found by day and 41 at night. The proportions of species found in each microhabitat was similar during the day and at night. A comparison of the patterns of habitat use found at Reserva Ducke and other localities in Amazonia indicated that "exchanges" (or sum and subtractions) of species using different microhabitats, within each major colubrid lineage, may explain most of the differences found among these studies.

Snake activity at Reserva Ducke seemed to be influenced by the amount of rainfall; activity was lower in the dry season and higher during the rainy season, probably as a response to the apparently low availability of certain prey during the dry season. No relationship was found between moonlight and snake activity; the number of active snakes found was similar in dark and clear nights.

The most consumed prey types by the snakes of Reserva Ducke were lizards (eaten frequently or occasionally by 60% of the species with known diet, N = 48), frogs (42%), mammals (23%), birds (23%), and snakes (19%). Nine species feed on invertebrates (six on earthworms) and only one on arthropods. These results reflect, mostly, the history of colonization of the region by different snake lineages, and are also contrary to the hypothesis of differential prey abundance as a major factor determining the patterns observed in neotropical snake assemblages (for instance, insects are very abundant at Reserva Ducke, although consumed by only one snake species).

Morphological analyses were based in three measurements: body length, tail length, and weight. An analysis of maximum length distribution within the major colubrid lineages (colubrines, South American xenodontines, and Central American xenodontines), that occur at RFAD, showed that features related to these lineages (thus, historical) are responsible for most of the general pattern observed for colubrids and for the entire assemblage. The relationship between body and tail length showed that, in general, arboreal species have longer tails than terrestrials, that have longer tails than fossorials, in agreement with the idea that there is a strong effect of habitat use on tail length in snakes. Finally, an analysis of weight-length relationships showed that, in general, arboreals tend to be lighter than terrestrials, that tend to be lighter than aquatics, confirming the effects of habitat use in snake body form. These tendencies became more evident in the analyses where colubrids were separated in major lineages. An additional analysis on color and color patterns confirmed the effect of defence in snake color patterns.

A cluster analysis based on data on habitat use, time of activity, diet, and size (length and weight) split the assemblage into guilds where high overlaps in form and resource use are evident; in several cases these guilds were made of closely related species, indicating the presence of constraints inherent to each lineage sampled.

Although data on reproduction is scarce for most species, there are snakes at Reserva Ducke in which births occur only during the rainy season and in others occur throughout the year. A general analysis of the presence of juveniles in the populations sampled indicated a strong tendency to seasonal breeding by the snakes of Reserva Ducke, contradicting most speculations on the patterns of juvenile recruitment in Amazonian snakes. The seasonality in reproduction, as in activity, may be related to the probably low availability of certain prey types during the dry season.

A general analysis of the results indicate that most patterns found at Reserva Ducke may well be explained by historical factors as previously predicted by J. E. Cadle and H. W. Greene in a review of the role of history on the organization of neotropical snake assemblages. Concomitantly, a critical review of the arguments favoring the hypothesis that consider competition as a major structuring force in amazonian snake assemblages indicate that these arguments tend to be irrelevant before several evidences are found in natural assemblages, especially alterations in the reproductive success in the species thought to be competing. In conclusion, it is suggested, based on a series of arguments, that the co-occurrence of 50 snake species at Reserva Ducke may be due to the combination of the following: (1) resource abundance and/or low snake densities would allow the coexistence of a relatively large number of snake species; (2) thus, the populations would be regulated mainly by predation and/or other biotic and abiotic factors to a level where densities were not high enough to result in resource deployment (and, perhaps, competition) (some studies on Amazonian snake assemblages converged to these speculations while others, to completely conflicting ones). Concomitantly, the patterns found in the assemblage of Reserva Ducke may be a natural result of the history of colonization of the region by the various snake lineages that constitute this assemblage.

Referências Bibliográficas

- ADAMS, J. 1985. The definition and interpretation of guild structure in ecological communities. *J. Anim. Ecol.* 54:43-59.
- AMARAL, A. 1977. *Serpentes do Brasil: Iconografia Colorida*. Ed. Melhoramentos e Ed. Univ. São Paulo, Brasília.
- BECHTEL, H. B. 1978. Color and pattern in snakes (Reptilia, Serpentes). *J. Herpetol.* 12:521-532.
- BEEBE, W. 1946. Field notes on the snakes of Kartabo, British Guiana, and Caripito, Venezuela. *Zoologica* 31:11-52.
- CADLE, J. E. e H. W. GREENE. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. Pp. 281-293 in R. E. Ricklefs e D. Schluter (eds.), *Historical and Geographical Determinants of Community Diversity*. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- CAMPBELL, H. W. e S. P. CHRISTMAN. 1982. Field techniques for herpetofaunal community analysis. Pp. 193-200 in N. J. Scott, Jr. (ed.), *Herpetological Communities: a Symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologist's League*. U.S. Fish Wild. Serv. Wildl. Res. Rep. 13.
- CAMPBELL, J. A. e W. W. LAMAR. 1989. *The Venomous Reptiles of Latin America*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- CHAPMAN, C. A. 1986. *Boa constrictor* predation and a group response in White-faced *Cebus* monkeys. *Biotropica* 18:171-172.
- CHIPPAUX, J. P. 1986. *Les serpents de la Guyane Française*. ORSTOM, Paris.
- CUNHA, O. R. e F. P. NASCIMENTO. 1975. Ofídios da Amazônia VII - As serpentes peçonhentas do gênero *Bothrops* (jararacas) e *Lachesis* (surucucu) da região leste do Pará. (Ophidia, Viperidae). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi* 83:1-42.
- CUNHA, O. R. e F. P. NASCIMENTO. 1978. Ofídios da Amazônia X - As cobras da região leste do Pará. *Publ. Avul. Mus. Par. Emílio Goeldi* 31:1-218.
- CUNHA, O. R. e F. P. NASCIMENTO. 1982a. Ofídios da Amazônia XIV - As espécies de *Micrurus*, *Bothrops*, *Lachesis* e *Crotalus* do sul do Pará e oeste do Maranhão, incluindo áreas de cerrado deste estado. (Ophidia: Elapidae e Viperidae). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi* 112: 1-58.
- CUNHA, O. R. e F. P. NASCIMENTO. 1982b. Ofídios da Amazônia XV - As espécies de *Chironius* da Amazônia oriental (Pará, Amapá e Maranhão). (Ophidia: Colubridae). *Mem. Inst. Butantan* 46:139-172.
- CUNHA, O. R. e F. P. NASCIMENTO. 1983a. Ofídios da Amazônia XIX - As espécies de *Oxyrhopus* Wagler, com uma subespécie nova, e *Pseudoboa* Schneider, na Amazônia oriental e Maranhão. (Ophidia, Colubridae). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi* 122:1-42.
- CUNHA, O. R. e F. P. NASCIMENTO. 1983b. Ofídios da Amazônia XX - As espécies de *Atractus* Wagler, 1828, na Amazônia oriental e Maranhão. (Ophidia, Colubridae). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi* 123:1-38.
- CUNHA, O. R. e F. P. NASCIMENTO. 1993. Ofídios da Amazônia. As cobras da região leste do Pará. *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi sér. Zool.* 9:1-191.
- CUNHA, O. R., F. P. NASCIMENTO e T. C. S. ÁVILA-PIRES. 1985. Os répteis da área de Carajás, Pará, Brasil (Testudines e Squamata). *Publ. Avul. Mus. Par. Emílio Goeldi* 40:10-92.

- DI-BERNARDO, M. 1992. Revalidation of the genus *Echinanthera* Cope, 1894, and its conceptual amplification (Serpentes, Colubridae). *Comun. Mus. Ciênc. PUCRS, série zool.* 5:225-256.
- DIXON, J. R. 1979. Origin and distribution of reptiles in lowland tropical rainforests of South America. Pp. 217-240 in W. E. Duellman (ed.), *The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal*. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monogr. 7.
- DIXON, J. R. 1983. Systematics of *Liophis reginae* and *L. williamsi* (Serpentes, Colubridae), with a description of a new species. *Ann. Carnegie Mus.* 52:113-138.
- DIXON, J. R. e P. SOINI. 1986. *The Reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru*. Milwaukee Public Museum, Milwaukee.
- DNPM. 1978. *Radambrasil, Levantamento de Recursos Naturais*. Vol. 18. Manaus. Folha SA.20. Ministério das Minas e Energia, Rio de Janeiro.
- DUELLMAN, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 65:1-352.
- DUELLMAN, W. E. 1989. Tropical herpetofaunal communities: patterns of community structure in Neotropical rainforests. Pp. 61-88 in M. L. Harmelin-Vivien e F. Bourlière (eds.), *Vertebrates in Complex Tropical Systems*. Springer-Verlag, New York.
- DUELLMAN, W. E. 1990. Herpetofaunas in Neotropical rainforests: comparative composition, history, and resource use. Pp. 455-505 in A. H. Gentry (ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- DUELLMAN, W. E. e A. W. SALAS. 1991. Annotated checklist of the amphibians and reptiles of Cuzco Amazônico, Peru. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 143:1-13.
- FITCH, H. S. 1970. Reproductive cycles of lizards and snakes. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 52:1-247.
- FITCH, H. S. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 96:1-53.
- FITCH, H. S. 1987. Collecting and life-history techniques. Pp. 143-164 in R. A. Seigel, J. T. Collins e S. S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. MacMillan Publishing Company, New York.
- FUGLER, C. M. 1986. La estructura de una comunidad herpetologica en las selvas benianas en la estación de sequia. *Ecología en Bolivia* 9:1-20.
- GASC, J. P. e M. T. RODRIGUES. 1980. Liste preliminaire des serpents de la Guyane Française. *Bull. Mus. nat. Hist. Nat. Paris (A)* 2:559-598.
- 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*. MacMillan Publishing Company, New York.
- GREENE, H. W. 1973. *The food habits and feeding behavior of New World coral snakes*. Univ. Texas, Arlington. Tese não publicada.
- GREENE, H. W. 1980. Evolutionary biology of the dwarf boas (Serpentes: Tropicophiidae). *Yrbk. Amer. Phil. Soc.* 1979:206-207.
- GREENE, H. W. 1983a. Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. *Amer. Zool.* 23:431-441.
- GREENE, H. W. 1983b. *Boa constrictor* (boa, bequer, boa constrictor). Pp. 380-382 in D. H. Janzen (ed.), *Costa Rican Natural History*. Chicago Univ. Press, Chicago.
- GREENE, H. W. 1988. Antipredator mechanisms in reptiles. Pp. 1-152 in C. Gans e R. B. Huey (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 16, Ecology B, Defense and Life History. Alan R. Liss, New York.
- GUILLAUMET, J.-L. 1987. Some structural and floristic aspects of the forest. *Experientia* 43:241-251.

- GUYER, C. e M. A. DONNELLY. 1990. Length-mass relationships among an assemblage of tropical snakes in Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 6:65-76.
- HENDERSON, R. W. 1993. On the diets of some arboreal boids. *Herp. Nat. Hist.* 1:91-96.
- HENDERSON, R. W. e M. H. BINDER. 1980. The ecology and behavior of the vine snakes (*Ahaetulla*, *Oxybelis*, *Thelotornis*, *Uromacer*): a review. *Milwaukee Pub. Mus. Contrib. Biol. Geol.* 37:1-38.
- HENDERSON, R. W., J. R. DIXON e P. SOINI. 1978. On the seasonal incidence of tropical snakes. *Milw. Public Mus. Contr. Biol. Geol.* 17:1-15.
- HENDERSON, R. W., J. R. DIXON e P. SOINI. 1979. Resource partitioning in Amazonian snake communities. *Milw. Public Mus. Contr. Biol. Geol.* 22:1-11.
- HENDERSON, R. W. e M. A. NICKERSON. 1976a. Observations on the feeding behavior and movements of the snakes *Oxybelis aeneus* and *O. fulgidus*. *Brit. J. Herpetol.* 5:663-667.
- HENDERSON, R. W. e M. A. NICKERSON. 1976b. Observations on the behavioral ecology of three species of *Imantodes* (Reptilia, Serpentes, Colubridae). *J. Herpetol.* 10:205-210.
- HENDERSON, R. W., M. A. NICKERSON e L. G. HOEVERS. 1977. Observations and comments on the feeding behavior of *Leptophis* (Reptilia, Serpentes, Colubridae). *J. Herpetol.* 11:231-232.
- HOGUE, A. R. e A. C. M. NINA. 1969. Serpentes coletadas pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. *Mem. Inst. Butantan* 30:71-96.
- HOOGMOED, M. S. 1979. The herpetofauna of the Guianan region. Pp. 241-279 in W. E. Duellman (ed.), *The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal*. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monogr. 7.
- HOOGMOED, M. S. 1980. Revision of the genus *Atractus* in Surinam, with the resurrection of two species (Colubridae, Reptilia). Notes on the herpetofauna of Surinam VII. *Zool. Verhand.* 175:1-47.
- HOOGMOED, M. S. 1982. Snakes of the Guianan region. *Mem. Inst. Butantan* 46:219-254.
- HUEY, R. B. e E. R. PIANKA. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62:991-999.
- INGER, R. F. e R. K. COLWELL. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecol. Monogr.* 47:229-253.
- JACKSON, J. F., W. INGRAM III e H. W. CAMPBELL. 1976. The dorsal pigmentation pattern of snakes as an antipredator strategy: a multivariate approach. *Am. Nat.* 110:1029-1053.
- JACKSON, J. F. e J. A. POUNDS. 1980. Of differential head-body pigmentation in snakes. *J. Herpetol.* 14:307-311.
- JANZEN, D. H. e T. W. SCHOENER. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49:96-110.
- KARR, J. R., S. K. ROBINSON, J. G. BLAKE e R. O. BIERREGAARD. 1990. Birds of four Neotropical forests. Pp. 237-269 in A. H. Gentry (ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- LANCINI, A. R. 1979. *Serpientes de Venezuela*. Ed. Armitano, Caracas.
- LEMKE, T. O. 1978. Predation upon bats by *Epicrates cenchrus cenchrus* in Colombia. *Herp. Rev.* 9:47.
- LEOPOLDO, P. R., W. FRANKEN, E. SALATI e M. N. RIBEIRO. 1987. Towards a water balance in the central Amazonian region. *Experientia* 43:222-233.
- LESCURE, J. e J. P. GASC. 1986. Partage de l'espace forestier par les amphibiens et les reptiles em Amazonie du Nord-Ouest. *Caldasia* 15:707-723.
- LILLYWHITE, H. B. e R. W. HENDERSON. 1993. Behavioral and functional ecology of arboreal snakes. Pp. 1-48 in R. A. Seigel e J. T. Collins (eds.), *Snakes: Ecology and Behavior*. McGraw-Hill, New York.

- LOVEJOY, T. E. e R. O. BIERREGAARD. 1990. Central Amazonian forests and the Minimum Critical Sizes of Ecosystems Project. Pp. 60-71 in A. H. Gentry (ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- LOWE-McCONNELL, R. H. 1975. *Fish Communities in Tropical Freshwaters: Their Distribution, Ecology, and Evolution*. Longman, New York.
- MACARTHUR, R. H. 1969. Species packing and what competition minimizes. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 64:1369-1371.
- MACARTHUR, R. H. 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theor. Pop. Biol.* 1:1-11.
- MACHADO, S. R. 1993. A new genus of Amazonian vine snake (Xenodontinae: Alsophiini). *Acta Biol. Leopoldensia* 15:99-108.
- MAC NALLY, R. 1983. On assessing the significance of interespecific competition to guild structure. *Ecology* 64:1646-1652.
- MADSEN, T. e M. OSTERKAMP. 1982. Notes on the biology of the fish-eating snake *Lycodonomorphus bicolor* in Lake Tanganyika. *J. Herpetol.* 16:185-188.
- MALCOLM, J. R. 1990. Estimation of mammalian densities in continuous forest north of Manaus. Pp. 339-357 in A. H. Gentry (ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- MARTINS, M. 1991. The lizards of Balbina, Central Amazonia, Brazil. *Stud. Neotr. Fauna Environ.* 26:179-190.
- MARTINS, M. 1993. Why do snakes sleep on the vegetation in Central Amazonia? *Herp. Rev.* 24:83-84.
- MARTINS, M. e M. GORDO. 1993. *Bothrops atrox* (Common Lancehead). Diet. *Herp. Rev.* 24:151-152.
- MARTINS, M. e M. E. OLIVEIRA. 1993. The snakes of the genus *Atractus* (Reptilia: Squamata: Colubridae) from the Manaus region, central Amazonia, Brazil. *Zool. Meded.* 67:21-40.
- MARTINS, M., M. E. OLIVEIRA, M. GORDO, H. C. L. LIMA e P. F. BÜHRNHEIM. 1992. Anuros, serpentes, lagartos e anfisbenas da região de Manaus, Amazônia central: uma das herpetofaunas mais ricas do mundo". *Resumos, XII Congresso Latino-Americano de Zoologia e XIX Congresso Brasileiro de Zoologia*, Belém.
- MUSHINSKY, H. R. 1987. Foraging ecology. Pp. 302-334 in R. A. Seigel, J. T. Collins e S. S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. MacMillan Publishing Company, New York.
- NASCIMENTO, F. P., T. C. S. ÁVILA-PIRES e O. R. CUNHA. 1987. Os répteis da área de Carajás, Pará, Brasil (Squamata) II. *Bol. Mus. Par. Emilio Goeldi, Sér. Zool.* 3:33-65.
- NASCIMENTO, F. P., T. C. S. ÁVILA-PIRES e O. R. CUNHA. 1988. Répteis Squamata de Rondônia e Mato Grosso coletados através do Programa Polonoeste. *Bol. Mus. Par. Emilio Goeldi, Sér. Zool.* 4:21-66.
- NASCIMENTO, F. P., T. C. S. ÁVILA-PIRES, I. N. F. F. SANTOS e A. C. M. LIMA. 1991. Répteis de Marajó e Mexiana, Pará, Brasil. I. Revisão bibliográfica e novos registros. *Bol. Mus. Par. Emilio Goeldi, Sér. Zool.* 7:25-41.
- NORRIS, K. S. e C. H. LOWE. 1964. An analysis of background color-matching in amphibians and reptiles. *Ecology* 45:565-580.
- OLIVER, J. A. 1947. The seasonal incidence of snakes. *Am. Mus. Novit.* 1363:1-14.
- PEARSON, D. 1982. Historical factors and bird species richness. Pp. 441-452, in G. T. Prance (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- PETERS, J. A. 1960. The snakes of the subfamily Dipsadinae. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* 114:1-224.

- PETERS, J. A. e R. DONOSO-BARROS. 1970. *Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I. Snakes*. Bull. U.S. Nat. Mus. 297.
- PETERS, R. H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- PIANKA, E. R. 1986. *Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton University Press, Princeton.
- PISANI, G. R. e J. VILLA. 1974. Guia de tecnicas de preservacion de anfibios y reptiles. *Soc. St. Amph. Rept., Circ. Herp.* 2:1-24.
- POPE, C. H. 1961. *The giant snakes*. Alfred A. Knopf, New York.
- POUGH, F. H. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. *Amer. Nat.* 115:92-112.
- POUGH, F. H. 1988. Mimicry and related phenomena. Pp. 153-234 in C. Gans e R. B. Huey (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 16, Ecology B, Defense and Life History. Alan R. Liss, New York.
- PRANCE, G. T. 1990. The floristic composition of the forests of central Amazonian Brazil. Pp. 112-140 in A. H. Gentry (ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- REICHENBACH, N. G. e G. H. DALRIMPLE. 1980. On the criteria and evidence for interespecific competition in snakes. *J. Herpetol.* 14:409-412.
- REYNOLDS, R. P. 1982. Seasonal incidence of snakes in northeastern Chihuahua, Mexico. *Southwest. Nat.* 27:161-166.
- RODRIGUEZ, L. B. e J. E. CADLE. 1990. A preliminary overview of the herpetofauna of Cocha Cashu, Manu National Park, Peru. Pp. 410-425 in A. H. Gentry (ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- ROHLF, F. J. 1992. *NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis system, version 1.70*. Applied Bioestatics, Setauket.
- ROOT, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37:317-350.
- ROZE, J. A. 1966. *La Taxonomia y Zoogeografia de los ofidios de Venezuela*. Caracas.
- ROZE, J. A. 1982. New World coral snakes (Elapidae): a taxonomic and biological summary. *Mem. Inst. Butantan* 46:305-338.
- SAVAGE, J. M. 1960. A revision of the Ecuadorian snakes of the colubrid genus *Atractus*. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* 112:1-86.
- SAVAGE, J. M. e J. B. SLOWINSKY. 1992. The colouration of the venomous coral snakes (family Elapidae) and their mimics (families Aniliidae and Colubridae). *Biol. J. Linn. Soc.* 45:235-254.
- SAZIMA, I. 1988. Um estudo de biologia comportamental da jararaca, *Bothrops jararaca*, com uso de marcas naturais. *Mem. Inst. Butantan* 50:83-89.
- SAZIMA, I. 1989. Comportamento alimentar da jararaca, *Bothrops jararaca*: encontros provocados na natureza. *Cienc. Cult.* 41:500-505.
- 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 (eds.), *Biology of Pitvipers*. Selva, Tyler.
- SAZIMA, I. e A. S. ABE. 1991. Habits of five Brazilian snakes with coral-snake pattern, including a summary of defensive tactics. *Stud. Neotr. Fauna Environ.* 26:159-164.
- SAZIMA, I. e C. F. B. HADDAD. 1992. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história natural. Pp. 212-236 in L. P. C. Morellato (ed.), *História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma área Florestal no Sudeste do Brasil*. Ed. Unicamp/FAPESP, Campinas.
- SAZIMA, I. e C. STRÜSSMANN. 1990. Necrofagia em serpentes brasileiras. Exemplos e previsões. *Rev. Bras. Biol.* 50:463-468.

- SCHMIDT, K. P. 1952. The Surinam coral snake *Micrurus surinamensis*. *Field. Zool.* 34:25-34.
- SCHMIDT, K. P. 1953a. Hemprich's coral snake *Micrurus hemprichi*. *Field. Zool.* 34:165-170.
- SCHMIDT, K. P. 1953b. The Amazonian coral snake *Micrurus spixii*. *Field. Zool.* 34:171-180.
- SCHMIDT, K. P. e R. F. INGER. 1951. Amphibians and reptiles of the Hopkins-Branner expedition to Brazil. *Fieldiana Zool.* 31:439-465.
- SCHWARTZ, A. e R. W. HENDERSON. 1991. *Amphibians and Reptiles of the West Indies: Descriptions, Distributions, and Natural History*. Univ. Florida Press, Gainesville.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- SCOTT, N. J., Jr., T. C. MAXWELL, O. W. THORNTON, Jr., L. A. FITZGERALD E J. W. FLURY. 1989. Distribution, Habitat, and future of Harter's Water Snake, *Nerodia harteri*, in Texas. *J. Herpetol.* 23:373-389.
- SEIGEL, R. A. e N. B. FORD. 1988. A plea for standardization of body size measurements in studies of snake ecology. *Herp. Rev.* 19:9-10.
- SICK, H. 1985. *Ornitologia Brasileira, uma Introdução*. Ed. Univ. de Brasília, Brasília.
- SILVA, N. J., Jr. 1993. The snakes from Samuel hydroelectric power plant and vicinity, Rondônia, Brazil. *Herp. Nat. Hist.* 1:37-86.
- SPELLERBERG, I. F. 1977. Marking live snakes for identification of individuals in population studies. *J. Appl. Ecol.* 14:137-138.
- STRIMPLE, P. D. 1993. Overview of the natural history of the Green Anaconda (*Eunectes murinus*). *Herp. Nat. Hist.* 1:25-35.
- STRÜSSMANN, C. e I. SAZIMA. 1993. The snake assemblage of the Pantanal at Poconé, western Brazil: faunal composition and ecological summary. *Stud. Neotr. Fauna Environ.* 28:157-168.
- TEST, F. H., O. J. SEXTON e H. HEATWOLE. 1966. Reptiles of Rancho Grande and vicinity, Estado Aragua, Venezuela. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* 128:1-63.
- TOFT, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985:1-21.
- VANZOLINI, P. E. 1985. *Micrurus averyi* Schmidt, 1939, in Central Amazonia (Serpentes, Elapidae). *Pap. Avul. Zool.* 36:77-85.
- VANZOLINI, P. E. 1986. *Levantamento herpetológico da área do Estado de Rondônia sob a influência da rodovia BR 364*. Programa Polonoroeste, Subprograma Ecologia Animal, Relatório de Pesquisa nº 1, CNPq, Brasília.
- VANZOLINI, P. E., A. M. M. RAMOS-COSTA e L. J. VITT. 1980. *Répteis das Caatingas*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- VITT, L. J. 1987. Communities. Pp. 335-365 in R. A. Seigel, J. T. Collins e S. S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. MacMillan Publishing Company, New York.
- VITT, L. J. e L. D. VANGILDER. 1983. Ecology of a snake community in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 4:273-296.
- WEHEKIND, L. 1955. Notes on the foods of the Trinidad snakes. *Brit. J. Herpetol.* 2:9-13.
- WINEMILLER, K. O. e E. R. PIANKA. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecol. Monogr.* 60:27-55.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- ZIMMERMANN, B. L. e M. T. RODRIGUES. 1990. Frogs, Snakes, and Lizards of the INPA/WWF reserves near Manaus, Brazil. Pp. 426-454 in A. H. Gentry (ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.