**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**

RENAN SANTANA PACHECO

**EFEITOS DA TEMPERATURA NO COMPORTAMENTO DEFENSIVO DE
Oxyrhopus guibei (SERPENTES, DIPSADIDAE)**

**The effects of temperature on the defensive behavior of the false-coral snake
Oxyrhopus guibei (Serpentes, Dipsadidae)**

São Paulo
2018

RENAN SANTANA PACHECO

EFEITOS DA TEMPERATURA NO COMPORTAMENTO DEFENSIVO DE *Oxyrhopus*
guibei (SERPENTES, DIPSADIDAE)

The effects of temperature on the defensive behavior of the false-coral snake *Oxyrhopus*
guibei (Serpentes, Dipsadidae)

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo,
para a obtenção de Título de Mestre em
Zoologia, na Área de Comportamento
Animal

Orientador: Prof. Dr. Carlos A. Navas
Iannini

São Paulo,
2018

FICHA CATALOGRÁFICA

Ficha catalográfica elaborada pelo Serviço de Biblioteca do Instituto de Biociências da USP,
com os dados fornecidos pelo autor no formulário:
<http://www.ib.usp.br/biblioteca/ficha-catalografica/ficha.php>

Pacheco, Renan
Efeitos da temperatura no comportamento defensivo de
Oxyrhopus guibei (Serpentes, Dipsadidae) / Renan
Pacheco; orientador Carlos Iannini. -- São Paulo, 2018.

87 f. + anexo

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia.

1. *Oxyrhopus guibei*. 2. Comportamento defensivo. 3.
Temperatura. I. Iannini, Carlos, orient. II. Título.

Bibliotecária responsável pela estrutura da catalogação da publicação
Elisabete da Cruz Neves - CRB - 8/6228

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Carlos A. Navas Iannini

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais por terem me apoiado nesses últimos dois anos. À minha namorada Natalia por ter sido minha parceira durante os momentos difíceis do mestrado, sempre ouvindo, me apoiando e me ajudando sempre que podia. Serei eternamente grato pelo seu suporte.

Ao professor Carlos Navas por ter me aceitado prontamente em seu laboratório e por sua orientação. Em um momento onde vi todas as minhas possibilidades de orientação sendo recusadas, você esteve de portas abertas desde o início, sempre disposto a conversar e entender seus orientados de forma muito humana.

Agradeço aos meus colegas de LEFE por terem me acompanhado ao longo desse projeto. Principalmente ao Carlitos por suas aulas e suporte estatístico.

Ao Instituto Butantan e aos funcionários da recepção de animais pelo empréstimo das serpentes.

Por fim, agradeço ao CNPq pela bolsa concedida ao longo dos últimos dois anos (Processo 134150/2016-3) e ao Instituto de Biociências pela oportunidade de realizar esse trabalho.

*“São tantas lutas inglórias
São histórias que a história
Qualquer dia contará
De obscuros personagens
As passagens, as coragens
São sementes espalhadas nesse chão
De Juvenais e de Raimundos
Tantos Júlios de Santana
Uma crença num enorme coração
Dos humilhados e ofendidos
Explorados e oprimidos
Que tentaram encontrar a solução
São cruzes sem nomes, sem corpos, sem datas
Memória de um tempo onde lutar por seu direito
É um defeito que mata”.*

(Luiz Gonzaga do Nascimento Júnior)

RESUMO

Eventos de predação e a habilidade de um animal em evita-los possuem papel crucial no *fitness*, atuando como força seletiva determinante no surgimento de adaptações morfofisiológicas (LIMA; DILL, 1990). Em condições naturais a interação presa-predador é influenciada pelas características extrínsecas e intrínsecas dos indivíduos, como sexo, tamanho corporal e temperatura. Para tetrápodes ectotermos a temperatura talvez represente a variável mais importante, pois de forma geral, eles experienciam variações substanciais em suas temperaturas corporais ao longo de suas atividades diárias ou sazonais, e reações enzimáticas são altamente dependentes de temperatura, assim como processos fisioquímicos, e, portanto, o desempenho do animal como um todo (LILLYWHITE, 1987). A relação entre as possíveis restrições impostas pela temperatura corporal e o comportamento defensivo em serpentes foi investigada em dezenas de trabalhos ao longo das últimas seis décadas, de modo que esses estudos apresentam discrepâncias entre si oriundas diferenças teórico-metodológicas (MORI; BURGHARDT, 2004). Diante desse panorama, o presente trabalho buscará responder a seguinte questão de pesquisa: a variação individual no comportamento defensivo da falsa-coral, *Oxyrhopus guibei* é dependente da temperatura? Para responder essa pergunta o objetivo desse trabalho é testar a hipótese de que em um intervalo termal ótimo, comportamentos defensivos de locomoção serão expressos em maior quantidade por indivíduos da espécie *Oxyrhopus guibei*, enquanto em temperaturas sub-ótimas comportamentos estáticos predominarão. Portanto, foram realizados uma série de experimentos de temperatura preferencial e comportamentais em espécimes da falsa-coral oriundos do estado de São Paulo emprestados pelo Instituto Butantan entre Setembro de 2017 e Março de 2018. Os estudos com objetivo de compreender a preferência termal de *O. guibei* foram realizados em um gradiente termal e no decorrer do estudo observou-se que as serpentes buscavam ativamente por intervalos específicos de temperatura de forma não oportunista. Já os experimentos comportamentais realizados em uma sala climática nas temperaturas de 17,2, 24, 30,8 e 37,6°C indicaram que na presença de um estímulo predatório simulado comportamentos de função aparente de fuga foram expressos em maior quantidade em 24°C. Indivíduos maiores tenderam a

expressar comportamentos “crípticos” em menor quantidade que indivíduos menores. Temperatura, sexo e comprimento (CRC) não produziram efeitos significativos nos outros grupos comportamentais estudados. O dardejar foi influenciado por uma interação complexa de tamanho, sexo e temperatura. O comportamento defensivo nos indivíduos de *Oxyrhopus guibei* é em grande parte determinado por tendências individuais e não somente por restrições impostas pela temperatura.

Palavras-chave: *Oxyrhopus guibei*. Comportamento defensivo. Temperatura. Serpente.

ABSTRACT

Predatory events and the ability of an animal to avoid them play a crucial role in fitness, acting as a selective force on the emergence of morpho-physiological adaptations (LIMA; DILL, 1990). In natural conditions the prey-predator interaction is influenced by the individual's extrinsic and intrinsic characteristics, such as sex, body-size and temperature. For ectotherms tetrapods, temperature probably is the most important variable, because in general terms, they experience substantial variation in their body temperatures through their daily or seasonal activities, and chemical reactions are highly dependant on temperature, as well as physiochemical processes, and therefore, the animal's performance as a whole (LILLYWHITE, 1987). The relation between the possible restrictions imposed by body temperature and the defensive behavior in snakes has been subject to dozens of studies over the last six decades, in a way that those studies show discrepancies between them from theoretical-methodological differences (MORI; BURGHARDT, 2004). In light of this situation, the present study sought to answer the following research question: the individual variation in the defensive behavior of the false-coral snake, *Oxyrhopus guibei* is temperature dependent? To answer this question the main objective of this study is to test the hypothesis that in an optimal thermal range, defensive behaviors of locomotion will be expressed in greater quantity by individuals of the species *Oxyrhopus guibei*, while in sub-optimal temperatures static behaviors will predominate. Therefore, a series of thermal preference and behavioral experiments were carried out on false-coral specimens from the State of São Paulo borrowed from Instituto Butantan between September 2017 and March 2018. The experiments with the objective of understand the thermal preference of *O. guibei* were performed in a thermal gradient and during the study it was observed that the snakes actively searched for specific temperature ranges in a non-opportunistic way. The behavioral experiments performed in a climatic room at temperatures of 17.2, 24, 30.8 and 37.6 ° C indicated that in the presence of a simulated predatory stimulus behaviors of apparent "fleeing" function were expressed in greater quantity by 24°C. Larger individuals tended to express "cryptic" behaviors in lower quantity than smaller individuals. Temperature, sex and length (SVL) did not produce significant effects in the other

behavioral groups studied. The defensive behavior in *Oxyrhopus guibei* individuals is largely determined by individual tendencies and not only by temperature constraints.

Keywords: *Oxyrhopus guibei*. Defensive behavior. Temperature. Snake.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 – Fêmea adulta <i>Oxyrhopus guibei</i>	33
FIGURA 2 – Mapa dos municípios de origem dos animais emprestados pelo Instituto Butantan em São Paulo, SP.....	35
FIGURA 3 – Visão do software de uma serpente posicionada no gradiente termal para o experimento de preferência termal. A extensão do gradiente está dividida em 10 quadrantes, cada um com uma temperatura média. Uma cruz vermelha indica a posição central do corpo do animal, que é a posição interpretada pelo programa. Os dados referentes à posição são atualizados a cada dois segundos e armazenados pelo programa.....	37
FIGURA 4 – Esquema representativo da arena onde os experimentos comportamentais foram realizados.....	42
FIGURA 5 – Proporção do tempo médio de permanência para cada um dos 10 quadrantes do gradiente termal de 8 a 50°C, com seus respectivos desvios padrões.....	46
FIGURA 6 – Proporção do tempo médio de permanência para cada um dos 10 quadrantes do gradiente termal de 25 a 50°C, com seus respectivos desvios padrões.....	46
FIGURA 7 – Proporção do tempo médio de permanência para cada um dos indivíduos em cada um dos 10 quadrantes no gradiente termal de 25 a 50°C.....	47
FIGURA 8 – Média de dardejadas por minuto nas quatro temperaturas testadas. Caixas representam quartis, linha horizontal a mediana, whiskers os limites superiores e inferiores, pontos fora da caixa e dos limites correspondem a outliers, correspondentes a dados acima de 95% da distribuição.....	48
FIGURA 9 – Dardejadas por minuto considerando sexo, temperatura (17,2, 24, 30,8 e 37,6°C) e comprimento (CRC) dos indivíduos que esse comportamento foi observável....	49
FIGURA 10 – Número de vezes que os indivíduos expressaram comportamentos de função aparente críptica conforme o comprimento rostro-cloacal, discriminando-os por sexo. Cada ponto representa um indivíduo que expressou ao menos um comportamento classificado como críptico ao longo dos experimentos comportamentais. Fêmeas estão dispostas mais a direita na distribuição e machos mais a esquerda devido ao dimorfismo sexual, a menor fêmea nesse experimento era maior que o maior macho.....	50

FIGURA 11 – Boxplot do tempo total de expressão dos comportamentos nas quatro temperaturas testadas. Caixas representam quartis, linha horizontal a mediana, whiskers os limites superiores e inferiores, pontos fora da caixa e dos limites representam outliers, correspondentes a dados acima de 95% da distribuição.....	52
FIGURA 12 – (A) Tempo total em segundos que os indivíduos expressaram comportamentos classificados quanto ao distanciamento: afastamento (AF), aproximação (AP) e neutro (N) nas quatro temperaturas testadas. (B) Número de vezes que os expressaram comportamentos classificados quanto ao distanciamento: afastamento (AF), aproximação (AP) e neutro (N) nas quatro temperaturas testadas. Caixas representam quartis, linha horizontal a mediana, whiskers os limites superiores e inferiores, pontos fora da caixa e dos limites representam outliers, correspondentes a dados acima de 95% da distribuição.....	53
FIGURA 13 – (A) Tempo total em segundos que os indivíduos expressaram comportamentos classificados quanto ao distanciamento: ativo no lugar (AT), estático (EST) e locomotor (L) nas quatro temperaturas testadas. (B) Número de vezes que os indivíduos expressaram comportamentos classificados quanto ao distanciamento: ativo no lugar (AT), estático (EST) e locomotor (L) nas quatro temperaturas testadas. Caixas representam quartis, linha horizontal a mediana, whiskers os limites superiores e inferiores, pontos fora da caixa e dos limites representam outlier, correspondentes a dados acima de 95% da distribuição.....	54
FIGURA 14 – (A) Tempo total em segundos que os indivíduos expressaram comportamentos classificados quanto à função aparente: ameaça (AM), críptico (CR) e fuga (F) nas quatro temperaturas testadas. (B) Número de vezes que os indivíduos expressaram comportamentos classificados quanto à função aparente: ameaça (AM), críptico (CR) e fuga (F) nas quatro temperaturas testadas. Caixas representam quartis, linha horizontal a mediana, whiskers os limites superiores e inferiores, pontos fora da caixa e dos limites representam outliers, correspondentes a dados acima de 95% da distribuição.....	55
FIGURA 15 – Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos de distanciamento AF (afastamento) nas quatro temperaturas testadas...	56
FIGURA 16 – Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos de distanciamento N (neutros) nas quatro temperaturas testadas.....	57

FIGURA 17 – Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos classificados conforme a quantidade de movimento como AT (ativo no lugar) nas quatro temperaturas testadas.....	58
FIGURA 18 – Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos classificados conforme a quantidade de movimento como EST (estáticos) nas quatro temperaturas testadas.....	58
FIGURA 19 – Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos classificados conforme a quantidade de movimento como L (locomotor) nas quatro temperaturas testadas.....	59
FIGURA 20 – Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos classificados conforme a função aparente como F (fuga) nas quatro temperaturas testadas.....	60
FIGURA 21 – Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos classificados conforme a função aparente como CR (crípticos) nas quatro temperaturas testadas.....	61
FIGURA 22 – Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos classificados conforme a função aparente como AM (ameaça) nas quatro temperaturas testadas.....	61
FIGURA 23 – Proporção do tempo que o indivíduo i5 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas. Fonte: Autor, 2018.....	62
FIGURA 24 – Proporção do tempo que o indivíduo i6 expressou comportamentos classificados de acordo com mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.....	62
FIGURA 25 – Proporção do tempo que o indivíduo i8 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.....	63
FIGURA 26 – Proporção do tempo que o indivíduo i9 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.....	64

FIGURA 27 – Proporção do tempo que o indivíduo i15 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.....	64
FIGURA 28 – Proporção do tempo que o indivíduo i12 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.....	64
FIGURA 29 – Proporção do tempo que o indivíduo i14 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.....	65
FIGURA 30 – Proporção do tempo que o indivíduo i7 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.....	65
FIGURA 31 – Proporção do tempo que o indivíduo i10 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.....	66
FIGURA 32 – Proporção do tempo que o indivíduo i11 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) na temperatura de 17.2°C.....	66

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 – Comportamentos defensivos de <i>Oxyrhopus guibei</i> classificados quanto a mudança de distância, quantidade de movimento e função aparente.....	41
TABELA 2 – Modelos concorrentes visando explicar a relação entre taxa de dardejar e seus respectivos $\Delta AICc$ e peso do $AICc$. O modelo que sugere interação entre temperatura, sexo e comprimento mostrou-se superior aos demais.....	48
TABELA 3 – Estimativa do efeito visando explicar a relação entre taxa de dardejar e o valor-p das variáveis relacionadas à interação temperatura, sexo.....	49

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

SVL	<i>snout-vent length</i>
CRC	comprimento rostro-cloacal
CM	centímetros
AF	afastamento
AP	aproximação
N	neutro
AT	ativo no lugar
L	locomotor
EST	estático
CR	críptico
AM	ameaça
F	fuga
I	imobilidade
AL	alerta
FD	fugir devagar
ME	movimento errático
EN	enrolar o corpo
EC	esconder cabeça
DC	descarga cloacal
AC	achatamento dorsoventral
IC	inflar o corpo
C	constrição
ES	esquivar
A	afastar o corpo
FE	fugir com a cabeça erguida
MOV	mover em direção ao estímulo
E	eleva cabeça e pescoço
PS	postura sigmoide

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	17
1.1 MECANISMOS DEFENSIVOS	17
1.2 PREDADORES E MECANISMOS DEFENSIVOS EM SERPENTES.....	21
1.3 TEMPERATURA E MORFOLOGIA COM VARIÁVEIS DO COMPORTAMENTO E PERFORMANCE EM TETRÁPODES ECTOTERMOS.....	24
1.4 INFLUÊNCIAS TERMAIS NO COMPORTAMENTO DEFENSIVO DE SERPENTES	27
2 OBJETIVOS	32
3 MATERIAIS E MÉTODOS.....	33
3.1 ESPÉCIE ESTUDADA.....	33
3.2 MANUTENÇÃO DOS ANIMAIS.....	34
3.3 EXPERIMENTOS DE TEMPERATURA PREFERENCIAL.....	36
3.4 EXPERIMENTOS COMPORTAMENTAIS.....	38
3.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	44
4 RESULTADOS.....	45
4.1 PREFERÊNCIA TERMAL.....	45
4.2 EFEITOS DAS VARIÁVEIS NO COMPORTAMENTO DEFENSIVO	47
4.3 VARIAÇÃO INTERINDIVIDUAL NO COMPORTAMENTO DEFENSIVO	55
4.4 VARIAÇÃO INTRAINDIVIDUAL NO COMPORTAMENTO DEFENSIVO.....	62
5 DISCUSSÃO	67
5.1 PREFERÊNCIA TERMAL EM <i>Oxyrhopus guibei</i>	67
5.2 INFLUÊNCIA DAS VARIÁVEIS NA TAXA DE DARDEJAR	68
5.3 COMPORTAMENTOS DEFENSIVOS EM <i>Oxyrhopus guibei</i>	70
5.3.1 Comportamentos Defensivos Listados em <i>Oxyrhopus guibei</i>	70
5.3.2 Dependência Termal de Comportamentos Defensivos	71
5.3.3 Temperatura, Sexo, Comprimento (CRC) e o Comportamento Defensivo.....	71
5.3.4 Variação Inter e Intraindividual no Comportamento Defensivo em <i>Oxyrhopus guibei</i>	74
6 CONCLUSÕES.....	76

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	77
APÊNDICE A – GRADIENTE TERMAL 8-50°C.....	88
APÊNDICE B – GRADIENTE TERMAL 25-50°C	89
APÊNDICE C – REGRESSÃO DE DIRICHLET	90
APÊNDICE D – FICHAS DE CAMPO DOS EXPERIMENTOS COMPORTAMENTAIS.....	91
APÊNDICE E – PROPORÇÃO DE TEMPO DAS CATEGORIAS DE COMPORTAMENTO	97
APÊNDICE F – QUANTIDADE DE COMPORTAMENTO	98
APÊNDICE G – TESTES ESTATÍSTICOS DARDEJAR.....	99
APÊNDICE H – TESTES ESTATÍSTICOS: DISTANCIAMENTO “NEUTRO”	100
APÊNDICE I – TESTES ESTATÍSTICOS: DISTANCIAMENTO “AFASTAMENTO”	101
APÊNDICE J – TESTES ESTATÍSTICOS FUNÇÃO APARENTE: “AMEAÇA” .	102
APÊNDICE K – TESTES ESTATÍSTICOS FUNÇÃO APARENTE: “CRÍPTICO”	103
APÊNDICE L – TESTES ESTATÍSTICOS FUNÇÃO APARENTE: “FUGA”	104
APÊNDICE M – TESTES ESTATÍSTICOS QUANTIDADE DE MOVIMENTO: “ATIVO NO LUGAR”.....	105
APÊNDICE N – TESTES ESTATÍSTICOS QUANTIDADE DE MOVIMENTO: “ESTÁTICO”	106
APÊNDICE O – TESTES ESTATÍSTICOS QUANTIDADE DE MOVIMENTO: “LOCOMOTOR”	107
APÊNDICE P – FICHAS INDIVIDUAIS DOS ANIMAIS ESTUDADOS	108

1 INTRODUÇÃO

1.1 MECANISMOS DEFENSIVOS

Eventos de predação e a habilidade de um animal em evita-los possuem papel crucial no *fitness*, atuando como força seletiva determinante no surgimento de adaptações morfofisiológicas (LIMA; DILL, 1990). Encontros com possíveis predadores também influenciam na pressão de seleção de comportamentos antipredatórios mais eficientes em evitar ou reduzir possíveis efeitos de um ataque. Nesse trabalho, o termo “predação” é utilizado para descrever uma interação na qual um indivíduo de uma espécie mata ou consegue consumir parte significativa da biomassa de outra espécie (ABRAMS; 2000). Se bem sucedida, a interação predador-presa pode ser vista constituindo a seguinte sequência de etapas: procura, encontro, orientação ou rejeição, perseguição, ataque, captura e consumo (HOLLING, 1966; BEAUCHAMP; WAHL; JOHNSON, 2006). Dado que ao longo das etapas da predação a estratégia da presa é interromper essa sequência (ENDLER, 1986), apenas uma proporção das interações predador-presa resultam na morte da presa através de consumo, ou de um ferimento fatal. Em condições naturais essa interação é complexa e é influenciada pelas características extrínsecas e intrínsecas dos indivíduos envolvidos, podendo concluir de diversas formas como: fuga da presa após a detecção, desistência do predador após a captura ou após detecção, fuga da presa após captura, ou morte do predador (LIMA; DILL, 1990).

Adaptações que aumentam as chances de sobrevivência da presa frente a um predador são chamadas de adaptações defensivas ou mecanismos defensivos, já para todo o repertório defensivo pode ser atribuído o nome de sistema defensivo, este capaz de incluir componentes sensoriais relacionados à detecção de predadores, componentes relacionados a alguma forma de comportamento ativo de fuga, ou estruturas de proteção como espinhos ou carapaças (EDMUNDS, 1974). Também é necessário ressaltar que os mecanismos defensivos da presa alternam de passivos para ativos conforme o evento de predação prossegue (ENDLER, 1986), pois durante a fase de procura a presa não possui estímulo imediato para responder ativamente (FUIMAN; MAGURRAN, 1994). Uma das formas

mais efetivas de uma presa evitar a predação é limitar as chances de ser encontrado por um possível predador (FUIMAN; MAGURRAN, 1994). Se uma presa consegue evitar ser detectada, além de reduzir a probabilidade de captura e ser consumida, ela também reduz os custos associados à fuga e luta (MAGURRAN, 2013). É nessa etapa que se tornam importantes os mecanismos de defesa inicial ou primária, estes operam independentemente da presença ou não de um predador, evitando que ele detecte a presa, ou falhe em reconhecer a presa como comestível (EDMUNDS 1974; MAGURRAN, 2013).

Durante o encontro entre um predador e presa os mecanismos de defesa tardia ou secundária são evidenciados. A utilização de tais mecanismos está relacionada com a detecção do predador pela presa, esta podendo ocorrer antes que o inverso, dependendo da sensibilidade do aparelho sensorial dos indivíduos envolvidos (EDMUNDS, 1974). Também é nessa etapa que os comportamentos defensivos em resposta a presença de um potencial predador tornam-se relevantes. São crescentes as evidências que indicam que animais têm a capacidade de avaliar e influenciar comportamentalmente o risco de serem predados (LIMA; DILL, 1990; IBANEZ; LOPEZ; MARTIN, 2014), portanto é razoável supor que exista um componente de escolha dos mecanismos utilizados pelo indivíduo, de modo que fatores como variações individuais nos padrões comportamentais de uma população ou traços de personalidade animal estejam relacionados na forma como um indivíduo responde comportamentalmente a um estímulo (SIH et al., 2004; SIH et al., 2012).

Entre os mecanismos de defesa tardia o distanciamento rápido de um estímulo predatório, através da fuga locomotora é o mais comum, independente do modo de locomoção da espécie (LIMA; DILL, 1990). Contudo a expressão ou não desse comportamento locomotor pode ser afetada por diversos fatores como: a distância de refúgio, o tamanho do grupo, a experiência prévia da presa com predadores, suas defesas morfológicas, o grau de camuflagem com o ambiente, as características do predador e as condições físicas do indivíduo como tamanho, sexo, idade e temperatura corporal (STANKOWICH; BLUMSTEIN, 2005).

Considerando que a fuga pode não ser a melhor opção para sobrevivência dependendo dessas variáveis intrínsecas e extrínsecas, é importante que presas possuam comportamentos variados em seu repertório defensivo que envolvam diferentes níveis de quantidade de movimento e de diferentes funções. Os mecanismos de defesa tardia variam

em sua quantidade de movimento, e podem ser classificados quanto a isso, podendo ser: locomotores, como fuga ou aproximação, onde a distância predador-presa é alterada; estáticos, onde a movimentação do animal é nula ou mínima, muitas vezes esses comportamentos são vistos como “passivos”; ou ativos no lugar, onde o animal expressa alguma atividade em um ponto fixo e não há locomoção em si (MORI; BURGHARDT, 2004). Nem todos os comportamentos defensivos locomotores promovem o distanciamento entre a presa e o predador, algumas espécies apresentam maior tendência em expressar comportamentos locomotores de aproximação nesses eventos. Esse tipo de resposta é presente em diferentes grupos de vertebrados como peixes, aves e mamíferos (DUGATKIN; GODIN, 1992; ALAN; GODIN, 1992). Tais comportamentos potencialmente permitem: que a presa adquira informações importantes e reduza a chance de mortalidade; informar integrantes do grupo da presença do predador; gerar um estímulo de intimidação, coibindo uma possível predação, ou até escalar em uma retaliação por parte da presa (MAGURRAN, 2013; DUGATKIN; GODIN, 1992). Como observado na revisão de Dugatkin e Godin (1992) presas em dupla ou em grupo tendem a se aproximar mais de seus predadores em potencial e geralmente se aproximam mais frequentemente quando estão na presença de predadores pouco perigosos, essa aproximação em muitas espécies é tipicamente caracterizada de uma série de movimentos direcionados ao predador interrompidos por pausas, onde o animal fica parado e às vezes alternando com distanciamentos ao predador.

Comportamentos defensivos de locomoção e aqueles que envolvem altos graus de atividade da presa são claramente mais evidentes, portanto mais facilmente observáveis em vertebrados, no entanto diversas espécies possuem em seu repertório defensivo comportamentos mais “passivos” ou crípticos (DOWDEY; BRODIE, 1989; GOMES; BEVIER; NAVAS, 2002; SCHIEFFELIN; DE QUEIROZ, 1991), que geralmente são estáticos, onde a movimentação envolvida é mínima ou nula e não há a mudança na distância entre os envolvidos em um eventual encontro predador-presa. Comportamentos estáticos também podem aumentar as chances de fuga da presa após sua expressão, um exemplo dramático disso é a tanatose, presente tanto em invertebrados quanto vertebrados, segundo Edmunds (1974), fingir de morto tem a capacidade de permitir que o predador relaxe diante de uma presa possivelmente morta, dessa forma, possibilitando a fuga. É

notável também destacar que vários predadores como gatos, lagartos e louva-a-deus somente atacam para matar quando a presa exhibe movimentação ativa (EDMUNDS, 1974). Entre os comportamentos defensivos crípticos a imobilidade parece ter sua expressão influenciada pelo estímulo recebido, por sua intensidade e as capacidades locomotoras inatas do indivíduo. Isso pôde ser observado na salamandra *Eurycea bilineata*, onde a maioria dos animais permaneceu imóvel quando em contato com a cabeça ou corpo de uma serpente, no entanto quando o estímulo recebido foi a língua do ofídio, a maioria dos animais fugiram e aqueles que permaneceram imóveis eram os que possuíam menos velocidade de corrida (DOWDEY; BRODIE, 1989). Variáveis extrínsecas e intrínsecas também estão relacionadas com a frequência na expressão de comportamentos passivos. Anuros da espécie *Scinax hiemalis* expressam comportamentos mais ativos ao receberem um estímulo predatório em temperaturas mais altas, enquanto em temperaturas menores predominam comportamentos passivos (GOMES; BEVIER; NAVAS, 2002).

Para espécies que possuem capacidade de causar danos consideráveis em respostas ofensivas, através do uso de armamento físico ou químico, a retaliação representa uma opção possivelmente efetiva para interromper um ataque e evitar a morte em um possível evento de predação. Como apontado por Edmunds (1974), frequentemente esses mecanismos utilizados na retaliação são estruturas primariamente utilizadas na captura de alimento como dentes em mamíferos e presas inoculadoras de veneno em serpentes. Outros mecanismos evoluíram primariamente para o uso em situações comportamentais intraespecíficas, mas também podem ser utilizados em situações interespecíficas como os chifres em veados. Alguns mecanismos defensivos aparentemente evoluíram somente com o propósito de defesa intraespecífica como espinhos de ouriços, porcos espinhos, ouriços-do-mar e alguns peixes. No entanto, animais que possuem mecanismos defensivos de retaliação frequentemente evitam tais respostas e acabam optando por fazer uso de outros comportamentos de seu repertório defensivo, visto que esse confronto é energeticamente custoso e o combate com um animal maior pode acarretar em ferimentos ou em morte (GIBBONS; DORCAS, 2002). Desse modo, para compreender melhor a relevância ecológica e evolutiva dos diversos mecanismos defensivos é necessário ter conhecimento sobre as características do predador, a quantidade de predadores potenciais e os possíveis impactos energéticos e reprodutivos de tais interações (GREENE, 1988).

1.2 PREDADORES E MECANISMOS DEFENSIVOS EM SERPENTES

Serpentes possuem uma variedade de predadores (POUGH et al., 2003; MARTINS, 1996; GREENE, 1988), no entanto os répteis, mamíferos e aves são os grupos mais relevantes. Entre os répteis, as serpentes são consumidores frequentes de outros ofídios (GREENE, 2000), seus mecanismos específicos para detecção de presas são pouco comuns em mamíferos e aves, como termorrecepção e quimiorrecepção, desta forma, fica destacada sua importância relativa na evolução de adaptações defensivas em Squamata (MARTINS, 1996; MARTINS, 1994; GREENE, 1988). Talvez os grupos de mamíferos que mais habitualmente predam serpentes sejam os mustelídeos, canídeos e felinos, esses animais tendem a ser noturnos e utilizam do olfato e audição para localizar suas presas (GREENE, 1988; MARTINS, 1996; JAKSIC et al., 1982; JANZEN, 1976). Aves possivelmente são os predadores mais relevantes de Squamata (GREENE, 1988; MARTIN; LOPEZ, 1990; MARTIN; LOPEZ, 1996; JANZEN, 1976), aves de rapina são conhecidas por consumirem uma expressiva variedade de ofídios em suas dietas, até mesmo espécies potencialmente perigosas (GREENE, 2000; POUGH et al., 2003). O falcão-de-acauã *Herpetotheres cachinnans* da América do Sul preda quase que exclusivamente serpentes, inclusive espécies de grande porte e ofídios com padrão coloração coral que são evitados pela maioria dos predadores (DUVAL; GREENE; MANNO, 2006; ROZE, 1996).), Aves e mamíferos são provavelmente os grupos mais importantes para a evolução de mecanismos defensivos em serpentes, de acordo com Greene (1988, 2000), por conta de suas elevadas taxas metabólicas e consequentemente altas taxas de consumo de presas. Suas capacidades visuais, atenção a detalhes, eficiência em manipular e capturar inteligentemente presas possivelmente perigosas os torna efetivos em detectar e, precisamente atacar partes do corpo vulneráveis, mas ao mesmo tempo mais suscetíveis a serem enganados por mecanismos defensivos.

Neste contexto, fica evidente que serpentes estão sujeitas a uma grande variedade de tipos de predadores, de diferentes tamanhos, graus de especialização, formas de captura, taxas metabólicas, táticas para detecção de presas e hábitos de vida. Também fica destacado que nenhuma defesa funciona em todos os casos (GREENE, 2000), portanto, frente aos diferentes estímulos e variações presentes em meio natural, presas que executam respostas

defensivas versáteis e flexíveis, de forma geral, possuem mais chances de sobrevivência (DURSO; MULLIN, 2014). Também é necessário ressaltar que serpentes estão mais sujeitas do que seus predadores endotérmicos a variáveis ambientais como temperatura, por conta desta restrição certos comportamentos como fuga podem ser alternativas limitadas para répteis (GREENE, 1988), principalmente serpentes que, de forma geral, se locomovem mais lentamente que seus predadores.

Entre os diversos mecanismos antipredatórios já descritos em répteis, serpentes possuem os mais elaborados, e a maioria desses mecanismos são supostamente direcionados a animais que se orientam visualmente (GREENE, 1988; 2000). Aves e mamíferos que predam lagartos e serpentes geralmente possuem visão bem desenvolvida, com capacidade de distinguir cores e formas (GREENE, 2000). Dada à provável relevância desses grupos na evolução de mecanismos defensivos de serpentes, tornam-se pertinentes adaptações defensivas de cunho visual que interrompam a sequência de predação em qualquer ponto (EDMUNDS, 1974; MARTINS, 1996). Adaptações morfológicas que dificultam a detecção, ou que desencorajam o ataque são amplamente distribuídas em serpentes, através de padrões de colorações crípticas aposemáticas e, ou miméticas (GREENE, 1988). Animais que se assemelham com parte do ambiente e possuem uma série de mecanismos defensivos que favorecem a não detecção são denominados crípticos e esse fenômeno de forma geral é denominado cripse (EDMUNDS, 1974). A semelhança com o ambiente é geralmente compreendida como o principal método de permanecer em cripse, tal método remete a semelhança do indivíduo com o ambiente e requer que tanto a coloração e o padrão contribuam para a cripse (ISAAC; GREGORY, 2013). No entanto, esse mecanismo não é infalível, visto que diversas aves possuem visão aguçada e podem contornar a cripse (GREENE, 1988). Comportamentos defensivos também podem ser interpretados como crípticos, visto que essas respostas podem reduzir a probabilidade de um predador em potencial reconhecer a serpente como presa (MORI; BURGHARDT, 2004). Imobilidade, tanatose, enrolar o corpo, esconder cabeça e outras partes vulneráveis são exemplos disso.

A expressão de tanatose e imobilidade após estímulos predatórios ou manipulação foi observada em uma variedade de ofídios (GREENE, 1988; GEHLBACH, 1970), com destaque para as espécies de coloração aposemática, estas podem permanecer imóveis,

assim como presas as crípticas, mas também podem expressar algum outro comportamento defensivo que enalteça sua coloração de aviso (GREENE, 1973). Provavelmente o exemplo mais conhecido de coloração aposemática em serpentes seja observado nas serpentes neotropicais de padrão de coloração coral. Esse padrão é compartilhado por serpentes venenosas (Elapidae) e não venenosas (Colubridae e Dipsadidae), de forma que o primeiro grupo aparenta ser um mímico Mulleriano de cobra coral e o segundo grupo um mímico Batesiano (POUGH et al., 2003). É possível que a presença desse mecanismo defensivo evite a predação por algumas espécies, principalmente aves e mamíferos (BRODIE, 1993; BRODIE; JANZEN, 1995; BUASSO; LEYNAUD; CRUZ, 2006), tornando-se vantajoso mesmo em falsas-corais. A hipótese de mimetismo pode ser reforçada por semelhanças no repertório de comportamentos defensivos observados em corais verdadeiras e falsas como observado por Sazima e Abe (1991), nesse trabalho foi sugerido que algumas das semelhanças encontradas nas respostas de serpentes brasileiras com esse padrão provavelmente são reflexos de convergência comportamental, mas outras podem representar afinidades filogenéticas, já que algumas das serpentes estudadas pertenciam ao mesmo género. Entre os comportamentos expressos após um estímulo predatório que aparentam ser amplamente distribuídos em cobras coral estão: exibição de cauda, imobilidade, esconder a cabeça, enrolar o corpo, movimento errático, achatamento dorsoventral e fuga locomotora (SAZIMA; ABE, 1991; ROZE, 1996; GREENE, 1988; MARTINS, 1994). Haja vista esses comportamentos, de forma geral esses ofídios não são agressivos, se não forem perturbados ou ameaçados, eles aparentemente tendem a se defender com outros comportamentos além do bote (ROZE, 1996).

Mecanismos defensivos de ameaça, ou blefe são recursos predominantes no repertório defensivo de serpentes, Greene (1988) enumerou mecanismos defensivos para serpentes, diversos deles com função aparente de ameaça. Comportamentos que envolvem aumento no tamanho aparente através achatamentos dorsoventrais ou laterais e inflar o pescoço parecem estar presentes em diversas linhagens de serpentes. Comportamentos deimáticos de postura defensiva como postura sigmoide foram observados em diversos grupamentos de ofídios, principalmente em Viperídeos, onde essa postura possivelmente precede o bote e é acompanhada de outros sinais como vibrar a cauda e sibilar. Serpentes frequentemente evitam o confronto com seus predadores, mesmo aquelas espécies que

ostentam um aparato defensivo bem desenvolvido através de presas inoculadoras de veneno, como aquelas de dentição proteróglifa e solenóglifa. Isso pôde ser observado no elapídeo australiano *Pseudonaja textilis*, que possui um veneno extremamente potente, mas mostrou-se tolerante a perturbação humana em seu habitat, em muitos casos os indivíduos optando por fugir em vez retaliar (WHITTAKER; ELLIS; SHINE, 2000). Um resultado semelhante foi registrado para o viperídeo *Sistrurus miliaris*, onde os animais parecem relutantes em atacar humanos, dando preferência a outros comportamentos (GLAUDAS; FARRELL; MAY, 2005). Indivíduos da espécie *Agkistrodon piscivorus* pertencente à família Viperidae preferem fazer uso de comportamentos de fuga e ameaça quando perturbados, nesse estudo poucos animais usam de retaliação como resposta, e esse comportamento só foi observado quando segurados, contrariando a fama de agressividade nessa espécie (GIBBONS; DORCAS, 2002). É necessário ressaltar que indivíduos de uma espécie podem ter diferentes tendências comportamentais e que certas generalizações feitas para uma espécie possuem exceções ao observar a variação individual no comportamento defensivo. O fato de uma população possuir variação nos tipos comportamentais, a princípio, possibilita que a espécie tolere diferentes condições ambientais, aumentando seu sucesso a longo prazo, reduzindo a probabilidade de extinção local (SIH et al., 2012), visto que diferenças entre indivíduos da mesma espécie são necessárias para a seleção natural, sem essas diferenças não existiriam variáveis a serem favorecidas.

1.3 TEMPERATURA E MORFOLOGIA COM VARIÁVEIS DO COMPORTAMENTO E PERFORMANCE EM TETRÁPODES ECTOTERMOS

Como mencionado anteriormente, a forma que um animal responde comportamentalmente aos estímulos recebidos ao longo de sua vida é influenciada por uma complexa miríade de fatores externos e internos, muitos atuam concomitantemente e interagem de forma complexa (ENDLER, 1986). Nessa parte do trabalho o sexo, a morfologia e a temperatura são apresentadas como variáveis, que potencialmente influenciam o comportamento defensivo. Diferenças individuais como o tamanho do animal possuem relação com os comportamentos defensivos expressos em algumas

espécies de Squamata. Em lagartos da espécie *Tupinambis merinae*, a agressividade dos indivíduos está positivamente relacionada com o tamanho, independentemente da temperatura (DE BARROS et al., 2010), além disso, existe uma correlação significativa entre tamanho corporal, agressividade e mordida na espécie, já que indivíduos maiores e com mais força na mordida foram mais agressivos, e mostraram menos respostas de fuga ao serem colocados em local não familiar ou restrito (HERREL et al., 2009), ou seja, os indivíduos morfologicamente mais aptos à mordida mostraram preferência por uma resposta de retaliação quando estimulados. O tamanho também pareceu estar correlato com a frequência da expressão de outros comportamentos defensivos em serpentes, principalmente na decisão entre bote e fuga (HECKROTTE, 1967; SHINE et al.; 2002; HAILEY; DAVIES, 1986; WHITAKER; ELLIS; SHINE; 2000). Em colubrídeos da espécie *Storeria dekayi*, espécimes menores permaneceram em tanatose por mais tempo do que serpentes maiores e mais rápidas (GERALD, 2008), evidenciando duas estratégias comportamentais distintas na espécie relacionadas ao tamanho do indivíduo e, consequentemente seu desempenho locomotor.

As relações entre sexo e tamanho são frequentes devido a possíveis dimorfismos sexuais, todavia o sexo por si é um fator relevante a ser considerado ao estudar o comportamento, já que na literatura alguns estudos registraram a influência do sexo no comportamento antipredatório em tartarugas (IBÁÑEZ; LOPEZ; MARTIN, 2014), lagartos (BAUWENS; THOEN, 1981) e serpentes (SHINE et al., 2000) . Especificamente para serpentes, o sexo está relacionado com o tamanho, dado que, de forma geral, fêmeas são maiores que machos (GREENE, 1988) e, como mencionado anteriormente o tamanho está associado com certos aspectos do desempenho de atividades motoras como velocidade de rastejamento (HECKROTTE, 1967; MORI; BURGHARDT 2001; BRODIE; RUSSELL, 1999) e nado (SCRIBNER; WEATHERHEAD, 1995; GERALD, 2008; FINKLER; CLAUSEN, 1999).

Talvez a variável mais importante para tetrápodes ectotermos seja a temperatura, de acordo com Lillywhite (1987), pois de forma geral, eles experienciam variações substanciais em suas temperaturas corporais ao longo de suas atividades diárias ou sazonais. Reações enzimáticas são altamente dependentes de temperatura, assim como processos fisiológicos, portanto as funções corporais e o desempenho de um animal como

um todo dependem da manutenção de uma temperatura corporal apropriada (LILLYWHITE, 1987). Aspectos fisiológicos possuem intervalos de temperatura onde suas performances são “otimizadas”, em contrapartida, em certas faixas termais “sub-ótimas” o desempenho de diversas funções torna-se limitado como; taxa de captura de presas (GREENWALD; 1974); percepção de possíveis predadores (GREENWALD, 1974; CAMPBELL, 1969); taxa metabólica e batimentos cardíacos (DMI’EL; BORUT; 1972); consumo de oxigênio (DMI’EL; BORUT; 1972; STEVENSON; PETERSON; TSUJI, 1985); taxa de dardejar (STEVENSON; PETERSON; TSUJI, 1985; COOPER; VITT, 1986); digestão (STEVENSON; PETERSON; TSUJI, 1985); locomoção (MAUTZ; DANIELS; BENNETT, 1992; HECROTTE, 1967). Uma das mais pervasivas e importantes restrições impostas pela temperatura ocorre nas funções motoras, visto que ela restringe as capacidades comportamentais do indivíduo (LILLYWHITE, 1987). As taxas de contração e potência muscular podem ser significativamente afetadas, de modo que temperaturas corporais baixas limitam a performance, enquanto temperaturas corporais altas permitem rápidas taxas de contração muscular (ARNOLD; BENNETT 1984), por isso, em temperaturas sub-ótimas ocorre a redução na velocidade máxima de corrida (HERTZ; HUEY; NEVO, 1983) e a performance locomotora no geral é prejudicada (MAUTZ; DANIELS; BENNETT, 1992).

Nessas circunstâncias, são reduzidas as chances de tetrápodes ectotermos despistarem um possível predador endotérmico ao expressar o comportamento defensivo de fuga. Indivíduos que utilizariam a fuga como mecanismo de defesa tardia em condições termais favoráveis para a locomoção acabam recorrendo a outros tipos de comportamentos em seu repertório defensivo como tanatose (MUTOH, 1983), agressividade (CROWLEY; PIETRUSZKA, 1983) e passividade (GOMES; BEVIER; NAVAS, 2002). Alterações nos padrões antipredatórios dependentes da temperatura corporal foram observadas em diversos grupos de tetrápodes ectotermos como anuros (GOMES; BEVIER; NAVAS, 2002), salamandras (BRODIE JR; DUCEY; LEMOS-ESPINAL, 1991) lagartos (HERTZ; HUEY; NEVO, 1983; CROWLEY; PIETRUSZKA, 1983; MAUTZ; DANIELS; BENNETT, 1992) e serpentes (MORI; BURGHARDT 2004). Em lagartos, é comum a mudança no padrão comportamental de fuga em temperaturas altas para comportamentos de retaliação, ou mais agressivos em temperaturas baixas (HERTZ; HUEY; NEVO, 1983; CROWLEY;

PIETRUSZKA, 1983; MAUTZ; DANIELS; BENNETT, 1992). O aumento da agressividade com a redução da temperatura corpórea parece ter relação com o fato de que a força da mordida é uma característica pouco afetada pela temperatura em lagartos (HERREL; JAMES; VAN DAMME, 2007), fazendo com que essa seja uma alternativa defensiva possivelmente mais efetiva em temperaturas sub-ótimas para as espécies que possuem grande capacidade na mordida (HERTZ; HUEY; NEVO, 1983), o aumento na intensidade e na frequência de comportamentos retaliatórios ou agressivos em temperaturas sub-ótimas foi registrado em algumas espécies de lagartos (MAUTZ; DANIELS; BENNETT, 1992; HERTZ; HUEY; NEVO, 1982; CROWLEY; PIETRUSZKA, 1983) e serpentes (HECKROTTE, 1967; GOODE; DUVALL, 1989). Todavia, a tendência de serpentes expressarem respostas retaliatórias em baixas temperaturas é discutível e será abordada mais profundamente na próxima parte o trabalho.

1.4 INFLUÊNCIAS TERMAIS NO COMPORTAMENTO DEFENSIVO DE SERPENTES

Serpentes oferecem oportunidades únicas para investigar questões fisiológicas e ambientais, principalmente por conta de seus corpos alongados, variação no tamanho corporal, diversidade taxonômica e variações na adaptação ecológica (LILLYWHITE, 1987). A relação entre as possíveis restrições impostas pela temperatura corporal e o comportamento defensivo em serpentes foi investigada em dezenas de trabalhos ao longo das últimas seis décadas (MORI; BURGHARDT, 2004). Entre os estudos nesse campo, aqueles com colubrídeos norte-americanos são os mais abundantes (MORI; BURGHARDT, 2004), e os modelos mais comuns de estudo são serpentes do gênero *Thamnophis* (PASSEK; GILLINGHAM, 1997; ARNOLD; BENNETT, 1984; SHINE et al., 2000; HECKROTTE, 1967; SCHIEFFELIN; DE QUEIROZ, 1991; SCRIBNER; WEATHERHEAD, 1995; LANGKILDE; SHINE; MASON, 2004; BRODIE; RUSSELL, 1999). Para ofídios sul-americanos, os estudos são escassos, onde a única espécie estudada sob esse prisma foi o dipsadideo *Tomodon dorsatus* (CITADINI; NAVAS, 2013). Também são poucos os trabalhos que utilizaram como modelo espécies com maior

capacidade de inoculação de veneno como Viperidae (SHINE et al., 2002; PRIOR: WEATHERHEAD, 1994; GLAUDAS; FARRELL; MAY, 2005; GIBBONS; DORCAS, 2002; GOODE; DUVALL, 1989) e Elapidae (WHITAKER; ELLIS; SHINE, 2000) Tendo em vista a diversidade de espécies em Serpentes, apenas uma pequena parcela teve seus comportamentos defensivos observados diante da crucial variável que é a temperatura corporal, com foco até o presente momento no gênero *Thamnophis* ou outros colubrídeos norte-americanos. Generalizações acerca desse tema para serpentes são difíceis de serem feitas, pois está evidente que ainda há uma lacuna quanto à diversidade geográfica das espécies estudadas até o momento, consequentemente em seus possíveis predadores, suas tolerâncias termais, tipos de dentição, venenos, hábitos, tamanhos e, possivelmente filogenética. Portanto, tornam-se necessários mais estudos com diferentes grupos de serpentes, de diferentes locais para compreender quais generalizações no comportamento defensivo são válidas.

Provavelmente, a discrepância mais evidente entre os estudos da área seja a inclinação para bote e, ou morder (MORI; BURGHARDT, 2004). Em algumas espécies de serpentes não é estabelecida a relação entre temperaturas sub-ótimas e aumento significativo na agressividade dos indivíduos (CITADINI; NAVAS, 2013; BRODIE, RUSSEL, 1999; GIBBONS, DORCAS, 2002), enquanto outros estudos indicaram aumento de respostas retaliatórias em baixas temperaturas (HECKROTTE, 1967; ARNOLD, BENNETT; 1984; GOODE; DUVALL, 1989; SHINE et al., 2000) e temperaturas altas (KEOGH; DESERTO, 1994; SCHIEFFELIN; DE QUEIROZ, 1991). No entanto, ao observar diversos estudos em conjunto, é possível notar certos padrões comportamentais diante das restrições fisiológicas impostas pela temperatura.

O aumento na frequência de comportamentos de bote em temperaturas sub-ótimas foi observado em algumas espécies de serpentes, todavia, como já elucidado por Mori e Burghardt (2004), é possível que a metodologia utilizada nesses estudos tenha favorecido a prevalência desse tipo de comportamento sobre outros. No trabalho de Arnold e Bennett (1984) com o colubrídeo *Thamnophis radix* observou-se uma aparente influência de baixas temperaturas no aumento de comportamentos agressivos. Todavia, os animais foram estimulados a se locomoverem até a exaustão e aqueles que expressaram comportamentos defensivos durante os testes locomotores haviam alcançado o máximo de suas habilidades

locomotoras, baseado em níveis de ácido láctico. Este pode ser um fator que restringe a expressão de outros mecanismos defensivos mais custosos energeticamente, além disso, o comportamento de fuga não incluído como componente do repertório da espécie (MORI; BUGHARDT, 2004). O trabalho de Heckrotte (1967) com *Thamnophis sirtalis* investigou a relação entre velocidade de deslocamento com tamanho corporal, peso e temperatura. O aumento na frequência de bote em temperaturas menores foi uma observação do autor e análises mais profundas acerca da variação comportamental nas diferentes temperaturas testadas não foram realizadas, visto que esse não era o objetivo do trabalho. Já no estudo de Goode e Duvall (1989) realizado em campo com o viperídeo *Crotalus viridis viridis* apenas foi observada uma tendência de bote em temperaturas baixas por fêmeas grávidas, outras fêmeas e machos não apresentaram alteração na expressão de comportamentos nas diferentes temperaturas corporais que foram encontrados.

Um padrão inverso também foi observado em alguns trabalhos, onde indivíduos tiveram um aumento na frequência de bote em temperaturas mais altas. Keogh e DeSerto (1994) observaram em laboratório na temperatura de 10°C um aumento na frequência de comportamentos defensivos de ordem estática e de função aparente críptica como enrolar o corpo, enquanto nas temperaturas de 20 e 30°C houve um aumento na frequência de bote nas três espécies de colubrídeos estudadas *Pituophis melanoleucus affinnis*, *Coluber constrictor foxii* e *Lampropeltis calligaster calligaster*. A expressão de bote em temperaturas mais altas talvez seja reflexo de diferenças comportamentais específicas, e pelo fato de que a velocidade, precisão e a distância do bote são reduzidas em temperaturas sub-ótimas (GREENWALD, 1974; CITADINI, NAVAS, 2013), dessa forma, são maiores as chances que esse tipo de comportamento defensivo tenha êxito em impedir a predação quando o animal se encontra próximo da faixa de temperatura ótima para percepção e movimentação rápida. No estudo em laboratório realizado com *Thamnophis sirtalis* realizado por Schieffelin e De Queiroz (1991) foi observado um aumento na frequência de comportamentos agressivos como bote nas temperaturas de 20 e 30°C, enquanto em 10°C tentativas de morder foram raras, prevalecendo comportamentos defensivos estáticos. É importante ressaltar que esse estudo não considerou fuga como um comportamento defensivo para espécie e os animais foram testados em uma caixa de madeira, o que restringia a possibilidade de comportamentos locomotores.

Mesmo tendo em vista possíveis diferenças interespecíficas no comportamento defensivo e na tolerância termal, ficam evidentes certas tendências comportamentais frente às restrições fisiológicas que a temperatura impõe em serpentes. Por exemplo, comportamentos que talvez sejam mais custosos energeticamente para o indivíduo como os de ordem locomotora parecem ser mais frequentes em temperaturas altas, tanto em animais de vida livre ou em laboratório (PASSEK; GILLINGHAM, 1997; SHINE et al., 2000; MORI; BURGHARDT, 2001; SCRIBNER; WEATHERHEAD, 1995; GOODE; DUVALL, 1989; LANGKILDE; SHINE; MASON, 2004; SHINE et al., 2002; WHITAKER; ELLIS; SHINE, 2000; BAUDER et al., 2015). Já a redução na velocidade e a performance locomotora geral em temperaturas sub-ótimas foi observada em diversas espécies de serpentes (BRODIE. RUSSELL, 1999; CITADINI; NAVAS, 2013; GERALD, 2008; MORI, BURGHARDT, 2011; SCRIBNER, WEATHERHEAD, 1995; SHINE, 2002; BRODIE; RUSSEL, 1999). Desta forma, quando a locomoção representa um comportamento defensivo pouco efetivo, a redução na atividade locomotora para uma defesa mais estática pode ser uma mudança adaptativa potencialmente favorável ao indivíduo diante de um possível predador endotérmico (SCHIEFELLIN; DE QUEIROZ, 1991).

O aumento na expressão de alguns comportamentos estáticos de função aparente de ameaça ou intimidação em temperaturas sub-ótimas é recorrente em serpentes. Em *Thamnophis sirtalis* indivíduos que expressaram comportamentos de achatamento de corpo e achatamento de corpo acompanhado de abertura de boca possuíam temperatura corporal menor que aqueles que expressaram a resposta de bote ou escancarar a boca (PASSEK; GILLINGHAM, 1997). O colubrídeo asiático *Rabdophis tigrinus* mostrou maior tendência em expressar comportamentos de função aparente de ameaça como arqueamento de pescoço, achatamento de pescoço e achatamento dorso-ventral nas temperaturas de 14 e 22°C, e os comportamentos de fuga foram mais frequentes em 30°C (MORI, BURGHARDT, 2001). A frequência de respostas crípticas também aumentou em baixas temperaturas, viperídeos de vida livre da espécie *Sistrurus c. catenatus* com temperatura corporal reduzida apresentaram maior frequência nos comportamentos de imobilidade, enquanto comportamentos de fuga foram mais observados em animais de temperatura corporal alta (PRIOR; WEATERHEAD, 1994). Como citado anteriormente, os espécimes

de *Thamnophis sirtalis* testados por Schieffelin e De Queiroz (1991) expressaram comportamento de bote mais frequentemente nas temperaturas de 30 e 20°C, no entanto a expressão de enrolar o corpo e esconder a cabeça foi maior na temperatura de 10°C. Nas três espécies de colubrídeos testadas por Keough e De Serto (1994) previamente citadas, comportamentos crípticos como esconder a cabeça e enrolar o corpo prevaleceram na temperatura de 10°C.

As possíveis discrepâncias observadas nos resultados de um estudo para outro, até para o mesmo gênero como é o caso de *Thamnophis*, podem ser oriundas de diferenças biológicas, conceituais e metodológicas. Na última grande revisão feita por Mori e Burghardt (2004), foram levantados quatro pontos aos quais os trabalhos da área precisam levar em conta para evitar discrepâncias nos resultados descritos. O primeiro foi a inconsistência nos termos utilizados para descrever os comportamentos defensivos de serpentes, onde alguns trabalhos utilizaram diversos adjetivos para descrever e classificá-los como: “ofensivo”, “agressivo”, “defensivo”, “estático”, “passivo”, “ameaçador”, “ativo” e “retaliatório”. O segundo foi a utilização de citações errôneas ou equivocadas, onde determinados estudos citaram trabalhos anteriores como referências para algo inconsistente com os resultados obtidos. O terceiro ponto mencionado foram diferenças interespecíficas nas respostas à temperatura, visto que a ausência de efeitos da temperatura no comportamento defensivo pode ser reflexo da baixa tendência da espécie em executar o comportamento que o trabalho focou, além do fato de que em alguns estudos não foi considerado que diferentes espécies possuem diferentes temperaturas preferenciais, portanto “baixa temperatura” para uma não quer dizer o mesmo para outra. O quarto e último ponto levantado pelos autores foram as possíveis diferenças no desenho experimental, onde por diferenças no protocolo do estudo não foi possível observar certos comportamentos.

Diante das fragilidades teórico-metodológicas encontradas na literatura até o momento e na lacuna existente para estudos com espécies de serpentes neotropicais nesse campo, o presente trabalho buscará responder a seguinte questão de pesquisa: a variação individual no comportamento defensivo da falsa-coral, *Oxyrhopus guibei* é dependente da temperatura?

2 OBJETIVOS

Dado que as funções fisiológicas e o desempenho locomotor em tetrápodes ectotermos possuem um intervalo de temperatura ótimo e, que o declínio dessas funções pode restringir a expressão de certos comportamentos defensivos em um possível evento de predação, o objetivo principal desse estudo é testar a hipótese de que em um intervalo termal ótimo, comportamentos defensivos de locomoção serão expressos em maior quantidade por indivíduos da espécie *Oxyrhopus guibei*, enquanto em temperaturas sub-ótimas comportamentos estáticos predominarão. De forma que comportamentos classificados como fuga, locomotores e de afastamento serão mais frequentes e com maior duração em temperaturas maiores, enquanto em temperaturas menores comportamentos de classificados como neutros, estáticos, crípticos ou de ameaça serão mais frequentes e com maior duração.

Para realizá-lo, os objetivos específicos foram:

- Investigar interações entre tamanho (comprimento rostro-cloacal), sexo e temperatura no comportamento defensivo.
- Observar se as variações individuais no comportamento defensivo são influenciadas pela temperatura.
- Elaborar um etograma dos comportamentos defensivos da espécie.
- Testar a hipótese de que temperaturas menores reduzem a taxa de dardejar.
- Investigar se a espécie possui uma temperatura preferencial em um gradiente termal.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 ESPÉCIE ESTUDADA

A espécie *Oxyrhopus guibei* (HOGE; ROMANO, 1978) é popularmente conhecida como “falsa-coral”, por compartilhar o padrão de coloração coral (Figura 1) das serpentes corais verdadeiras em um mimetismo aposemático. As serpentes corais verdadeiras são da família Elapidae, estas por sua vez, são proteróglifas, portanto possuem maior capacidade de inoculação de veneno do que a *O. guibei* que pertence à família Dipsadidae (anteriormente Colubridae) e possuem dentição opistóglifa.

Figura 1 – Fêmea adulta *Oxyrhopus guibei*. Fonte: Dylan Padilla.

Essas “falsas-corais” são serpentes de tamanho médio, terrícolas e de hábitos crepusculares e noturnos (SAZIMA; ABE, 1991). Seu bioma natural é o Cerrado e são abundantes em bordas de florestas e em áreas abertas no Sudeste do Brasil (ANDRADE; SILVANO, 1996; SAWAYA; MARQUES; MARTINS, 2008; FRANÇA et al., 2008). Alimentam-se de roedores e lagartos (SAZIMA; ABE, 1991; SAZIMA; HADDAD, 1992),

subjugando as presas por um comportamento de constrição muito bem desenvolvido (ANDRADE; SILVANO, 1996). O ciclo reprodutivo tanto em machos ou fêmeas é contínuo, com vitelogênese e espermatogênese ocorrendo durante o ano todo e fêmeas tendem a ser muito maiores que machos (PIZZATTO; MARQUES, 2002). Seus predadores conhecidos são a “falsa-coral” (*Erythrolamprus aesculapii*), o falcão acauã (*Herpetotheres cachinnans*) e o lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*) (SAZIMA; ABE, 1991; TOZZETI et al., 2004). É uma espécie possivelmente bem adaptada a áreas antropicamente perturbadas (ANDRADE; SILVANO, 1996), sendo frequentemente encontradas em áreas urbanas (MARQUES et al., 2009; SÃO PEDRO; PIRES, 2009). De forma que, entre os anos de 2003 e 2006 foi espécie mais recebida pelo Instituto Butantan, representando 25% do total de serpentes recebidas (MARQUES et al., 2009).

A escolha de *Oxyrhopus guibei* para esse estudo deu-se por seu repertório defensivo complexo (SAZIMA; ABE, 1991) que inclui comportamentos de função aparente de fuga, crípticos e de ameaça como: achatamento dorsoventral, fuga locomotora, imobilidade, enrolamento do corpo, descarga cloacal e constrição. Apesar dessa variedade de comportamentos já descritos para a espécie, não há registros de comportamentos de retaliação como bote ou mordida, popularmente essa falsa-coral é conhecida por ser dócil.

3.2 MANUTENÇÃO DOS ANIMAIS

Os experimentos foram realizados em indivíduos adultos de ambos os sexos de *Oxyrhopus guibei*. Os animais vieram provenientes de empréstimo ao Instituto Butantan na cidade de São Paulo. Todos os animais utilizados nesse experimento foram coletados no estado de São Paulo sendo Embu das Artes e São Paulo os municípios com mais animais (Figura 2).

A sede dos trabalhos foi o Departamento de Fisiologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. As serpentes foram mantidas no biotério do Laboratório de Ecofisiologia e Fisiologia Evolutiva, pertencente ao Departamento de Fisiologia do Instituto de Biociências, da Universidade de São Paulo entre Agosto de 2017 e Março de

2018. Elas foram mantidas individualmente em caixas plásticas de 45 x 35 x 20 cm, forradas por jornal em um ambiente de luminosidade controlada com fotoperíodo 14:10 (escuro:claro), temperatura ambiente, além de água disponível em todos os momentos. Tendo em vista o que para alimentar os animais em cativeiro seria necessário realizar alimentação forçada e que esse estresse resultante da alimentação forçada e o processo digestivo em si poderiam influenciar nos experimentos os animais foram mantidos em jejum durante todo o período de manutenção no biotério. Ressalto que Serpentes possuem hábitos de alimentação intermitente (LILLYWHITE, 2014) e apenas indivíduos em boa condição foram testados.

Figura 1 - Mapa dos municípios de origem dos animais emprestados pelo Instituto Butantan em São Paulo, SP. Fonte: ESRI, 2018.

Os animais recebidos do Instituto Butantan recém-chegados ao biotério vieram previamente sexados por funcionários de lá. No biotério tiveram o comprimento total e peso registrados a fim de investigar uma possível relação entre morfologia e comportamento, em seguida eram colocados na caixa plástica onde permaneceriam por no mínimo cinco dias antes de iniciar qualquer experimento. As serpentes permaneceram por

no máximo 28 dias no biotério durante o período dos experimentos. Após a realização dos experimentos os animais foram devolvidos ao Instituto Butantan.

3.3 EXPERIMENTOS DE TEMPERATURA PREFERENCIAL

A fim de investigar se indivíduos de *O. guibei* possuem uma preferência termal foram realizados experimentos de preferência termal em um gradiente termal feito de alumínio (133x17x20 cm) fabricado pela empresa Bioseb. O sistema termal do equipamento era composto por um compressor e um termistor localizados nos extremos, que eram responsáveis pela linearidade de temperaturas ao longo do gradiente, a estrutura também possuía uma tampa de acrílico perfurada para permitir a ventilação, observação das serpentes e impedir fugas. O sistema do equipamento atuou em conjunto com uma câmera conectada a um computador (Figura 3). Os dados de localização do animal ao longo do gradiente durante o período de experimento foram registrados e salvos através do *software* “*Operator Independant Thermal Gradient Test v. 1.5*” da empresa Bioseb, com o auxílio do programa o equipamento foi dividido em 10 quadrantes, cada um com uma temperatura média, mensurada no ponto central do mesmo. Tendo em vista que os primeiros minutos de permanência no gradiente podem fornecer dados sobre exploração e busca inicial por um local ou temperatura preferencial, não houve descarte dos minutos iniciais em nenhum dos experimentos que utilizaram o gradiente, todos os dados a partir do início do experimento no *software* foram considerados para análise posterior. Antes do início de cada experimento o equipamento era higienizado com álcool 70%, assim como o gancho herpetológico utilizado para retirar os animais das caixas e posicionar gentilmente equipamento. Os experimentos ocorreram em uma sala climatizada no Departamento Fisiologia da Universidade de São Paulo na temperatura de 25°C, os animais que participaram desses experimentos foram transportados do biotério em suas caixas plásticas para a sala climatizada somente no momento do experimento e permaneciam nessa sala somente durante o período do experimento, depois disso eram levados de volta ao biotério. Todos os

experimentos desse trabalho tiveram início após as 17 horas, respeitando o horário de maior atividade dessa espécie (TORELLO-VIEIRA, 2014).

Inicialmente foi utilizado um grupo preliminar entre Agosto e Outubro de 2017 com quatro espécimes de *O. guibei*, composto por três fêmeas e um macho. Nesse experimento objetivou-se obter um intervalo de temperatura preferencial preliminar baseado nos animais testados. Foi tomada como base essa temperatura preferencial preliminar para escolher as quatro temperaturas para os experimentos comportamentais. A temperatura utilizada no extremo frio do gradiente foi 8°C, enquanto no extremo quente foi 50°C. Os animais do grupo de experimentos preliminares foram colocados no centro do gradiente com o auxílio de um gancho herpetológico e os testes tiveram duração total de 4 horas. A partir dos dados das temperaturas preferenciais de cada um dos quatro animais, buscou-se estabelecer uma temperatura preferencial média para a espécie. As quatro temperaturas utilizadas nos testes comportamentais foram baseadas na temperatura média em que os animais do grupo preliminar permaneceram 50% ou mais do período de experimento, a temperatura obtida foi de 27,4°C com um desvio padrão de $\pm 3,4$. A partir dessa temperatura preferencial média e o desvio padrão foram selecionadas as quatro temperaturas para os experimentos comportamentais: 17,2°C, 24°C, 30,8°C e 37,6°C.

Figura 3 - Visão do *software* de uma serpente posicionada no gradiente termal para o experimento de preferência termal. A extensão do gradiente está dividida em 10 quadrantes, cada um com uma temperatura média. Uma cruz vermelha indica a posição central do corpo do animal, que é a posição interpretada pelo programa. Os dados referentes à posição são atualizados a cada dois segundos e armazenados pelo programa.

Além do experimento com o grupo preliminar de *O. guibei* utilizando o gradiente termal, também foi realizado um experimento desenhado para avaliar a temperatura preferencial com oito animais entre Novembro de 2017 e Fevereiro de 2018, utilizando o mesmo equipamento, repetindo as temperaturas nos extremos do gradiente de 8°C e 50°C e utilizando o meio do gradiente como ponto inicial para os animais. Os experimentos tiveram duração de 3 horas cada e foram realizados a partir das 18 horas.

A fim de investigar uma possível influência do local de soltura no gradiente no tempo de permanência em determinados quadrantes do equipamento e, portanto certas faixas de temperatura, outro experimento no gradiente termal foi realizado entre Novembro de 2017 e Fevereiro de 2018, com os mesmos oito animais do experimento previamente mencionado. A temperatura utilizada no extremo frio foi de 25°C e no extremo quente 50°C. Os animais foram colocados aleatoriamente em um dos três pontos iniciais: extremo quente, centro do gradiente ou extremo frio. A duração desse teste foi de 3 horas e todos os experimentos foram realizados a partir das 18 horas.

3.4 EXPERIMENTOS COMPORTAMENTAIS

O grupo preliminar composto de quatro indivíduos de *O. guibei* passou por experimentos preliminares de comportamento defensivo, adicionando aos comportamentos já descritos para a espécie (SAZIMA; ABE, 1991), além de determinar qual seria o objeto estímulo a ser utilizado nos experimentos comportamentais.

Os experimentos preliminares para a obtenção de dados comportamentais em *O. guibei* foram realizados em uma pista oval de uma sala climatizada no Departamento de Fisiologia do Instituto de Biociências em Agosto de 2017, na temperatura de 27°C, os experimentos ocorreram entre as 16 horas e 30 minutos e as 19 horas. Os animais foram expostos a diferentes estímulos como: a mão do pesquisador em diferentes partes do corpo, com diferentes graus de intensidade; além de grampo de madeira na cauda e estímulos com gancho herpetológico. Os experimentos foram filmados com o auxílio de uma câmera para a análise posterior dos comportamentos. Observou-se que os animais apresentaram uma

resposta mais complexa quando o estímulo era direcionado à cabeça, alguns voltaram a cabeça para o estímulo, mantendo contato visual e em certos casos esquivaram do estímulo. Portanto, a cabeça foi escolhida como região do corpo onde seria direcionado o estímulo tátil e visual. Através dos experimentos comportamentais preliminares foi visto que ao utilizar os dedos como forma de estímulo era difícil replicar a intensidade todas às vezes, portanto esse estímulo foi rejeitado.

O uso de um objeto mais longo como um gancho herpetológico pareceu adequado, pois permitiria maior distância entre animal e o pesquisador, possibilitando que o objeto-estímulo alcançasse o animal, em qualquer ponto da área de experimento. Desta forma, baseado nos experimentos preliminares foi confeccionado o objeto-estímulo para os experimentos comportamentais. Este foi montado a partir de um cano de PVC de 1 metro de comprimento com uma garrafa plástica presa na ponta do cano. A garrafa na ponta do cano foi escolhida como a parte que teria contato com a cabeça dos animais e seria o estímulo visual para direcionar comportamentos mais agressivos como bote, ou possivelmente, a constrição que é o único comportamento de função aparente retaliatória registrado até o momento para a espécie (SAZIMA; ABE, 1991). Os comportamentos defensivos registrados nos experimentos comportamentais preliminares foram utilizados para listar o comportamento defensivo de cada espécie. Para a elaboração do etograma tive como base os comportamentos defensivos observados por Sazima e Abe (1991), juntamente com a nomenclatura e descrição de comportamentos defensivos para répteis de Greene (1988). Os seguintes comportamentos foram registrados em *Oxyrhopus guibei* em resposta a um estímulo predatório nos experimentos comportamentais preliminares:

- **Imobilidade (Passividade) (I):** o animal permanece imóvel após o estímulo.
- **Alerta (AL):** o animal interrompe o comportamento anterior permanecendo parado e mantém contato visual com objeto-estímulo.
- **Fugir devagar (FD):** após o estímulo, o animal se distancia vagarosamente do objeto-estímulo através de uma série de movimentos ondulatórios suaves alternados.
- **Fugir rapidamente (FR):** após o estímulo, o animal se distancia rapidamente do objeto-estímulo através de uma série de movimentos ondulatórios bruscos alternados.
- **Movimento errático (ME):** o animal faz um ou mais movimentos bruscos com o corpo.
- **Enrolar o corpo (EN):** o animal se enrola protegendo a cabeça com o corpo em uma forma circular.

- **Esconder cabeça (EC):** o animal esconde a cabeça sob uma ou mais partes do corpo.
- **Descarga cloacal (DC):** o animal descarrega no substrato seu conteúdo cloacal incluindo fezes, ácido úrico, urina e produtos glandulares.
- **Achatamento dorsoventral (AC):** o corpo é comprimido dorsoventralmente.
- **Inflar o corpo (IC):** o animal infla o corpo para intimidar possíveis predadores.
- **Constricção (C):** o animal imobiliza o alvo o envolvendo com seu corpo.
- **Esquivar (ES):** ao perceber o objeto-estímulo indo a sua direção, o animal se esquia de ser tocado.
- **Afastar o corpo (A):** imediatamente após o objeto-estímulo encostar-se ao animal, ele afasta a parte do corpo que recebeu o estímulo em um movimento brusco.
- **Fugir com a cabeça erguida (FE):** o animal se distancia do estímulo com a cabeça erguida do substrato.
- **Mover em direção ao estímulo (MOV):** o animal se desloca na direção que foi realizado o estímulo.
- **Elevar cabeça e pescoço (E):** o animal ergue a cabeça e o pescoço do substrato em resposta ao estímulo.
- **Postura sigmoide (PS):** o animal toma uma postura defensiva onde a parte anterior do corpo fica no formato de um “S”, geralmente com a cabeça e pescoço retraídos.
- **Não visível (NV):** o animal não está visível para observar comportamento.
- **Outros (OUT):** outros comportamentos não observados durante a elaboração do etograma.

De acordo com a proposta de organização e padronização na classificação de comportamentos defensivos em serpentes sugerida por Mori & Burghardt (2004), todos os comportamentos de *O. guibei* presentes no etograma foram classificados quantos aos seguintes padrões comportamentais: mudança de distância (afastamento, neutro e aproximação) quantidade de movimento (estático, ativo no lugar e locomotor) e função aparente (fuga, críptico e ameaça) (Tabela 1).

Os experimentos comportamentais com *O. guibei* foram realizados em 10 indivíduos (5 machos e 5 fêmeas) em uma sala climatizada entre Dezembro de 2017 e Março de 2018 nas temperaturas de 17,2°C, 24°C, 30,8°C e 37,6°C. A ordem das temperaturas dos experimentos foi aleatória e cada animal foi testado uma única vez por dia, após o experimento o animal retornou ao biotério onde permaneceu por pelo menos um dia até que um novo experimento em outra temperatura fosse realizado com ele. Ao fim dos

experimentos todos os animais foram expostos às quatro temperaturas mencionadas anteriormente.

Cada serpente ao ser testada passou previamente por um tratamento pré-experimental a uma das quatro temperaturas dentro da sala climatizada por pelo menos duas horas, onde permaneceu em sua caixa plástica. Após esse período, a temperatura corporal do animal era verificada através de uma pistola térmica da superfície, se a temperatura da pele do animal não fosse compatível com a temperatura do experimento o animal era mantido na sala até atingir a temperatura desejada nas medições seguintes. Ao fim dessa etapa, o animal era colocado no centro de uma arena de madeira onde foram realizados os experimentos de estímulos predatórios. A arena de experimentos possuía dimensões de 170x60x60 cm, com marcações dispostas horizontalmente a cada cinco centímetros (Figura 4).

Comportamento	Mudança de distância:	Quantidade de movimento:	Função aparente:
	Afastamento (AF) Neutro (N) Aproximação (AP)	Estático (EST) Ativo no lugar (AT) Locomotor (L)	Fuga (F) Críptico (CR) Ameaça (AM)
Imobilidade (I)	N	EST	CR
Alerta (AL)	N	EST	AM
Fugir devagar (FD)	AF	L	F
Fugir rapidamente (FR)	AF	L	F
Movimento errático (ME)	AF	AT	F
Enrolar o corpo (EN)	N	EST	CR
Esconder cabeça (EC)	N	EST	CR
Descarga cloacal (DC)	N	EST	AM
Achatamento dorsoventral (AC)	N	EST	AM
Inflar o corpo (IC)	N	EST	AM
Construção (C)	AP	AT	AM
Esquivar (ES)	AF	AT	F
Afastar o corpo (A)	AF	AT	F
Fugir com a cabeça erguida (FE)	AF	EST	F
Mover em direção ao estímulo (MOV)	AP	L	AM
Elevar cabeça e pescoço (E)	N	EST	AM
Postura sigmoide (PS)	N	EST	AM

Tabela 1 - Comportamentos defensivos de *Oxyrhopus guibei* classificados quanto a mudança de distância, quantidade de movimento e função aparente. Adaptado de Mori e Burghardt (2004).

Foi dado o período de cinco minutos para o animal se familiarizar com o local e parar de exibir comportamentos exploratórios. Caso necessário ele era reposicionado no centro da arena com o auxílio de um gancho herpetológico, para então, começar os estímulos predatórios utilizando o objeto-estímulo. O estímulo predatório escolhido nesse experimento foi o contato da ponta do objeto-estímulo com a cabeça do animal, esse contato era repetido cinco vezes com um intervalo de dois segundos entre os estímulos, tentando sempre manter o objeto-estímulo no campo de visão do animal. Os comportamentos foram gravados a partir do primeiro estímulo até um minuto após o quinto e último estímulo. Ao fim de cada experimento, a arena e o objeto-estímulo eram higienizados com álcool 70%.

Figura 4 - Esquema representativo da arena onde os experimentos comportamentais foram realizados. Fonte: Natalia Cordeiro, 2018.

Para o registro em vídeo desse experimento foi utilizada uma câmera digital “Sony Cyber-Shot DSC-W180” de 10.1 *megapixels* com velocidade de vídeo de 30 quadros por segundo, manuseada pelo pesquisador. Os vídeos registrados pela câmera foram armazenados no cartão de memória da mesma (resolução original 320 x 240) e revistos

posteriormente no monitor de um computador durante o processo de interpretação dos dados. As respostas comportamentais de cada teste foram analisadas separadamente em vídeo utilizando o tipo focal¹ de amostragem em um registro contínuo², na velocidade de reprodução de vídeo de 1x. Caso necessário, a velocidade de reprodução do vídeo era alterada para 0.5x em uma revisão, a fim de observar mais detalhadamente os comportamentos e o segundo exato de transição entre eles. A duração e a ordem dos comportamentos defensivos expressos foram registrados e armazenados em uma “ficha de campo” individual para cada teste, utilizando o *software* “Microsoft Excel 2010”, de modo que:

- 1) Todos os comportamentos foram considerados exclusivos, portanto o animal só pôde expressar um comportamento por segundo do teste.
- 2) Os comportamentos foram descritos de forma exaustiva, de modo que o animal sempre estava expressando algum comportamento do segundo inicial ao segundo final do período amostral.
- 3) Todos os comportamentos registrados foram classificados nas três categorias quanto à: quantidade de movimento, distanciamento e função aparente (como segue na Tabela 1).
- 4) Foi registrado o segundo exato de início de um dado comportamento e após isso o segundo de início de expressão do comportamento seguinte, até o fim do período amostral. A partir desse registro estimou-se a duração de cada comportamento e qual foi a proporção de tempo total que o animal passou executando-o.
- 5) Apenas foram considerados comportamentos expressos dentro período amostral de um minuto após o último estímulo.
- 6) Para a taxa de dardejar foi contabilizada a frequência desse comportamento durante os 60 segundos iniciais de vídeo, caso a posição do animal permitisse a visualização da frequência desse comportamento. Caso contrário a frequência desse comportamento era registrada como não visível para aquele teste em específico.

---

¹ O tipo de amostragem focal é utilizado para observar um indivíduo ou um pequeno grupo de animais por dado período amostral e são registrados todos os comportamentos expressos dentro desse período.

² O tipo de registro contínuo é utilizado para registrar todos os eventos que ocorrem durante o período amostral, de modo que seja possível ter conhecimento de todos os comportamentos visíveis e a ordem de ocorrência.

3.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

A fim de testar o possível efeito do local de soltura (extremo quente, meio e extremo frio) na preferência térmica dos animais foi realizado o teste de regressão multinominal de Dirichlet³ com os dados de permanência dos indivíduos em cada quadrante através do software “R” 3.4. Foi considerado o valor de p (valor-p $\leq 0,05$) para avaliar a significância ou não do local de soltura no tempo de permanência em cada um dos dez quadrantes.

Para investigar e quantificar os possíveis efeitos de sexo, comprimento (rostro-cloacal), temperatura e suas interações com a quantidade de comportamentos expressos pelos indivíduos foi utilizado o método GLMM⁴, em combinação com o AICc⁵ e métricas associadas no *software* “R Project 3.4” para a seleção de modelos estatísticos plausíveis frente aos dados. Nesse método as quatro temperaturas testadas foram tratadas como categorias (17,2 24, 30,8 e 37,6°C). Uma vez selecionados os modelos mais plausíveis, de acordo com o valor do $\Delta AICc$ ($\Delta AICc \leq 3$) e do peso do AICc, e observou-se o valor estimado do efeito e o valor-p a fim de interpretar a magnitude do efeito dessas variáveis e quais possuíam significância estatística.

---

³ O teste de regressão multinominal de Dirichlet pode ser utilizado para dados onde há múltiplas variáveis “Y” dependentes e uma variável “X” preditora, cuja soma é distribuída ao longo dos “Ys” (MAIER, 2014; HIJAZI; JERNIGAN, 2007), como no caso desse estudo onde foi observado o efeito dos locais de soltura no tempo de permanência em cada um dos dez quadrantes do gradiente termal.

⁴ Foi utilizado o modelo generalizado linear misto (GLMM), pois este além de ser capaz de modelar a dependência entre as possíveis variáveis, também permite incluir efeitos aleatórios aos experimentos que podem estar relacionados entre si (BRESLOW; CLAYTON, 1993; DINGESMANSE; DOCHTERMANN, 2013), como no caso deste estudo onde foram realizados até quatro experimentos comportamentais com o mesmo indivíduo.

⁵ A opção por usar o Critério de Seleção de Akaike (AICc) ao AIC comum deu-se pela baixa quantidade de indivíduos em relação a quantidade de variáveis analisadas, neste caso o AICc é mais indicado (BURNHAM; ANDERSON, 2012).

4 RESULTADOS

4.1 PREFERÊNCIA TERMAL

A distribuição dos animais no sistema do gradiente termal não foi aleatória em ambos os experimentos realizados, de modo que as serpentes demonstraram preferência a intervalos de temperatura específicos. No experimento utilizando o gradiente termal de 8°C a 50°C todos os animais restringiram o seu tempo de permanência aos quadrantes de 2, 3, 4, 5, 6 e 7 (correspondentes às temperaturas de 17,9, 18,7 20,7, 22,5, 24,8 e 28,3 respectivamente), de forma que não foi observada grande variação individual na preferência termal. Nenhum animal permaneceu nos quadrantes 8, 9 e 10 mais próximos ao extremo quente (Figura 5). Os quadrantes correspondentes às temperaturas de 18,7, 20,7 e 22,5°C foram aqueles que os animais permaneceram mais tempo. Já no experimento o com o gradiente termal de 25°C a 50°C (Figura 6) os animais restringiram sua permanência aos quadrantes 2, 3, 4, 5 e 6 (correspondendo respectivamente às temperaturas de 26,7, 27,3, 28,1, 29,1 e 31°C). Sendo os quadrantes de 26,7, 27,3, 28,1 e 29,1°C os mais representativos e aqueles que as serpentes permaneceram em média a maior parte do tempo total dos experimentos nos quadrantes evitando temperaturas superiores, inclusive os espécimes que tiveram o extremo mais quente como local de soltura (Figura 7). A preferência termal dos indivíduos mostrou-se independente do local de soltura no equipamento. Serpentes soltas no centro do gradiente demonstraram maior tendência, porém marginal em permanecer no quadrante correspondente a 28,1°C (estimativa = 1,29; erro padrão = 0,78; $p = 0,09$).

Figura 5 - Proporção do tempo médio de permanência para cada um dos 10 quadrantes do gradiente termal de 8 a 50°C, com seus respectivos desvios padrões.

Figura 6 - Proporção do tempo médio de permanência para cada um dos 10 quadrantes do gradiente termal de 25 a 50°C, com seus respectivos desvios padrões.

Figura 7 - Proporção do tempo médio de permanência para cada um dos indivíduos em cada um dos 10 quadrantes no gradiente termal de 25 a 50°C.

4.2 EFEITOS DAS VARIÁVEIS NO COMPORTAMENTO DEFENSIVO

A taxa de dardejar por minuto dos animais pareceu ser afetada pela temperatura corpórea. De forma geral, as serpentes dardejaram menos na temperatura de 17,2°C em comparação com as demais (Figura 8). Em 24°C a frequência desse comportamento foi maior e apresentou menos variação entre os indivíduos. Em 17,2 e 24°C a variação desse comportamento foi menor, em comparação com as duas temperaturas mais altas.

Também foram observados os efeitos de sexo, comprimento, temperatura e suas interações com a quantidade de comportamentos das categorias AF, N, EST, L, AT, F, CR, AM, além de taxa de dardejar por minuto. Não foi possível convergir o GLMM para o grupo de comportamentos AP devido às poucas observações do mesmo ao longo dos experimentos. Para a taxa de dardejar por minuto foi observado que há interações significativas entre temperatura, sexo e comprimento na quantidade de expressão desse

comportamento, de acordo com os modelos mais prováveis (Tabelas 2 e 3). Devido às poucas observações de dardejar por machos na temperatura de 37,6°C (n=2), a variável que sugere a interação entre sexo e temperatura de 37,6°C não deve ser considerada (Figura 9).

Figura 8 - Média de dardejadas por minuto nas quatro temperaturas testadas. Caixas representam quartis, linha horizontal a mediana, *whiskers* os limites superiores e inferiores, pontos fora da caixa e dos limites correspondem a *outliers*, correspondentes a dados acima de 95% da distribuição.

Modelos	$\Delta AICc$	Peso do AICc
Temperatura, sexo e comprimento interação	0	1
Temperatura	56,87	$4,49 \times 10^{-13}$
Temperatura e Sexo Interação	57,36	$3,51 \times 10^{-13}$
Temperatura + Sexo	58,67	$1,82 \times 10^{-13}$
Temperatura + Sexo + Comprimento	58,72	$1,77 \times 10^{-13}$
Temperatura + Comprimento	59,74	$1,06 \times 10^{-13}$
Interação Temperatura e Comprimento	68,10	$1,62 \times 10^{-15}$
Nulo	197,02	$1,65 \times 10^{-43}$
Sexo	199,30	$5,28 \times 10^{-44}$
Comprimento	199,32	$5,22 \times 10^{-44}$
Sexo + Comprimento	200,45	$2,97 \times 10^{-44}$
Sexo e Comprimento interação	201,69	$1,59 \times 10^{-44}$

Tabela 2 - Modelos concorrentes visando explicar a relação entre taxa de dardejar e seus respectivos $\Delta AICc$ e peso do AICc. O modelo que sugere interação entre temperatura, sexo e comprimento mostrou-se superior aos demais.

Variável	Estimativa	Valor-P
Temperatura 24°C	2,13	$1,23 \times 10^{-11}$
Sexo M	2,02	$2,64 \times 10^{-6}$
Temperatura 37,6°C	1,33	$2,79 \times 10^{-6}$
Temperatura 30,8°C	1,2	$6,24 \times 10^{-4}$
Sexo M e Comprimento	0,58	$1,31 \times 10^{-1}$
Comprimento	0,54	$1,06 \times 10^{-2}$
Sexo M, Temperatura 24°C e Comprimento	0,34	$4,69 \times 10^{-1}$
Temperatura 30,8°C e Comprimento	0,16	$6,49 \times 10^{-1}$
Temperatura 37,6°C e Comprimento	-0,39	$1,42 \times 10^{-1}$
Temperatura 24°C e Comprimento	-0,87	$5,07 \times 10^{-3}$
Sexo M, Temperatura 30,8°C e Comprimento	-1,12	$1,67 \times 10^{-2}$
Sexo M e Temperatura 30,8°C	-1,3	$3,28 \times 10^{-3}$
Sexo M e Temperatura 24°C	-1,73	$1,41 \times 10^{-5}$
Sexo M, Temperatura 37,6°C e Comprimento	-16,92	$3,54 \times 10^{-8}$
Sexo M e Temperatura 37,6°C	-21,49	$1,02 \times 10^{-8}$

Tabela 3 - Estimativa do efeito visando explicar a relação entre taxa de dardejar e o valor-p das variáveis relacionadas à interação temperatura, sexo.

Figura 9 - Dardejadas por minuto considerando sexo, temperatura (17,2, 24, 30,8 e 37,6°C) e comprimento (CRC) dos indivíduos que esse comportamento foi observável.

Para os comportamentos defensivos classificados como afastamento (AF), neutro (N), locomotor (L), estático (EST) e ativo no lugar (AT) o modelo nulo mostrou-se tão plausível ou mais que todas as variáveis ($\Delta AICc \leq 3$), portanto favorece-se H_0 . Em comportamentos de função aparente críptica (CR), observou-se que o sexo ($\Delta AICc = 2,96$; peso do AICc = 0,11), comprimento ($\Delta AICc = 0$; peso do AICc = 0,50) e o sexo em adição ao comprimento ($\Delta AICc = 2,28$; peso do AICc = 0,16) poderiam influenciar em algum grau a expressão desse comportamento (Figura 10). Todavia, o efeito de sexo em adição ao comprimento mostrou-se tão plausível quanto o efeito dessas variáveis individualmente, de modo que o efeito de sexo foi mínimo e não significativo (estimativa = 0,1; valor-p = 0,46). O comprimento, por sua vez, afetou negativamente a expressão desse comportamento e de forma significativa (estimativa = -0,28; valor-p = 0,02), mas a estimativa desse efeito também foi pouca em comparação com o efeito estimado de variáveis na taxa de dardejar.

Figura 10 - Número de vezes que os indivíduos expressaram comportamentos de função aparente críptica conforme o comprimento rostro-cloacal, discriminando-os por sexo. Cada ponto representa um indivíduo que expressou ao menos um comportamento classificado como críptico ao longo dos experimentos comportamentais. Fêmeas estão dispostas mais a direita na distribuição e machos mais a esquerda devido ao dimorfismo sexual, a menor fêmea nesse experimento era maior que o maior macho.

Comportamentos como movimento errático (ME), fugir com cabeça erguida (FE), achatamento dorsoventral (AC) e enrolar o corpo (EN) foram expressos em pouca quantidade e pouca duração ao longo dos experimentos (Figura 11). Já comportamentos de imobilidade (I), afastamento (A) e fuga devagar (FD) foram frequentes e presentes em todas as temperaturas testadas. Comportamentos de imobilidade foram mais diversos e tiveram maior duração entre os indivíduos na temperatura de 17,2°C do que em 24°C, onde os indivíduos, de modo geral, passaram menos tempo imóveis, a duração desse comportamento também mostrou maior variação na temperatura de 37,6°C em comparação com 24 e 30,8°C. Em contraste a isso, fugir devagar teve duração semelhante nas quatro temperaturas testadas, ao observar a mediana, mas com maior variação entre os indivíduos na temperatura de 37,6°C. Já a duração da resposta de fugir rapidamente (FR) não foi expressa por indivíduos em temperaturas de 17,2°C, apenas superiores, com um aumento expressivo na duração e variação na temperatura de 30,8°C.

Figura 11 - *Boxplot* do tempo total de expressão dos comportamentos nas quatro temperaturas testadas. Caixas representam quartis, linha horizontal a mediana, *whiskers* os limites superiores e inferiores, pontos fora da caixa e dos limites representam *outliers*, correspondentes a dados acima de 95% da distribuição.

O número de vezes que os animais expressaram comportamentos defensivos foi semelhante nas quatro temperaturas (Figuras 12B, 13B e 14B) apenas para os grupos N, L e F foi registrada uma diferença significativa, de modo que as serpentes fugiram em maior frequência na temperatura de 24°C do que nas outras. Observou-se uma maior variação no tempo total que os animais passaram expressando comportamentos classificados como afastamento (AF) e neutros (N) nas temperaturas mais extremas (Figura 12A). Na temperatura de 24°C os animais passaram menos tempo em respostas de distanciamento neutro e mais tempo realizando comportamentos de afastamento. Como mencionado anteriormente, os comportamentos de aproximação foram raros ao longo dos experimentos.

De acordo com a classificação de quantidade de movimento, os comportamentos ativos no lugar (AT) foram frequentes, já que a resposta mais comum ao objeto-estímulo era afastar o corpo, todavia esse comportamento é de duração instantânea e não possível observar variação na duração (Figura 13A). Já comportamentos estáticos (EST) apresentaram maior variação nas temperaturas extremas, na temperatura de 24°C a duração desse tipo de resposta foi expressivamente reduzida, com pouca variação entre os indivíduos. Em média, os comportamentos locomotores (L) tiveram duração semelhante nas quatro temperaturas, com um leve aumento na média na temperatura de 24°C.

Figura 12 - (A) Tempo total em segundos que os indivíduos expressaram comportamentos classificados quanto ao distanciamento: afastamento (AF), aproximação (AP) e neutro (N) nas quatro temperaturas testadas. **(B)** Número de vezes que os expressaram comportamentos classificados quanto ao distanciamento: afastamento (AF), aproximação (AP) e neutro (N) nas quatro temperaturas testadas. Caixas representam quartis, linha horizontal a mediana, *whiskers* os limites superiores e inferiores, pontos fora da caixa e dos limites representam *outliers*, correspondentes a dados acima de 95% da distribuição.

Figura 13 - (A) Tempo total em segundos que os indivíduos expressaram comportamentos classificados quanto ao distanciamento: ativo no lugar (AT), estático (EST) e locomotor (L) nas quatro temperaturas testadas. **(B)** Número de vezes que os indivíduos expressaram comportamentos classificados quanto ao distanciamento: ativo no lugar (AT), estático (EST) e locomotor (L) nas quatro temperaturas testadas. Caixas representam quartis, linha horizontal a mediana, *whiskers* os limites superiores e inferiores, pontos fora da caixa e dos limites representam *outlier*, correspondentes a dados acima de 95% da distribuição.

Quanto aos comportamentos classificados pela função aparente, respostas de ameaça (AM) ocorreram em todas as temperaturas, mas devido ao caráter geralmente instantâneo desses comportamentos não foi possível observar diferenças substanciais na sua duração entre as quatro temperaturas testadas (Figura 14A). Comportamentos de função aparente críptica (CR) e fuga (F) tiveram maior variação no tempo total de suas expressões nas temperaturas extremas, enquanto em 24°C observou-se que os animais passaram mais tempo expressando comportamentos de fuga e menos tempo em cripse, ao comparar com a duração dessas respostas em 17,2°C.

Figura 14 - (A) Tempo total em segundos que os indivíduos expressaram comportamentos classificados quanto à função aparente: ameaça (AM), críptico (CR) e fuga (F) nas quatro temperaturas testadas. **(B)** Número de vezes que os indivíduos expressaram comportamentos classificados quanto à função aparente: ameaça (AM), críptico (CR) e fuga (F) nas quatro temperaturas testadas. Caixas representam quartis, linha horizontal a mediana, *whiskers* os limites superiores e inferiores, pontos fora da caixa e dos limites representam *outliers*, correspondentes a dados acima de 95% da distribuição.

4.3 VARIAÇÃO INTERINDIVIDUAL NO COMPORTAMENTO DEFENSIVO

Foi possível observar diferentes padrões comportamentais nos indivíduos ao longo dos experimentos comportamentais, de acordo com a proporção do tempo em que passaram realizando cada grupo comportamental. Como o indivíduo i11 apenas foi testado na temperatura de 17,2°C ele não foi considerado para variação interindividual. Comportamentos de aproximação foram pouco frequentes ao longo dos experimentos, sendo registrado apenas 5 vezes em 3 indivíduos diferentes, portanto não foi possível realizar uma análise mais aprofundada para variação interindividual.

Para comportamentos de “afastamento” observou-se que, ao longo dos experimentos comportamentais alguns animais exibiram tendências similares na proporção do tempo que passaram realizando comportamentos desse tipo (Figura 15). Enquanto outros exibiram grande variação nos quatro experimentos como. Para certos indivíduos o aumento da temperatura resultou em mais tempo realizando comportamentos defensivos de afastamento.

Figura 15 - Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos de distanciamento AF (afastamento) nas quatro temperaturas testadas.

Em comportamentos de distanciamento “Neutro”, a temperatura a qual os indivíduos mais expressaram esse tipo de resposta foi a de 17,2°C e em 24°C a tendência foi inversa (Figura 16). Dois indivíduos demonstraram baixa tendência a esse tipo de comportamento em qualquer uma das temperaturas. Um deles também apresentou baixa tendência a expressar esse comportamento, todavia a duração desse comportamento aumentou conforme a temperatura. Dois indivíduos passaram mais tempo em comportamentos neutros nas temperaturas extremas, enquanto outros passaram mais tempo nesse tipo de resposta em temperaturas intermediária.

Figura 16 - Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos de distanciamento N (neutros) nas quatro temperaturas testadas.

Comportamentos classificados conforme a quantidade de movimento como “Ativo no Lugar” tiveram baixa duração para todos os indivíduos nas quatro temperaturas (Figura 17). Portanto as diferenças interindividuais foram pouco observáveis nas quatro temperaturas testadas.

Para comportamentos classificados conforme a quantidade de movimento como “Estáticos”, a temperatura a qual os animais passaram mais tempo realizando esse tipo de resposta foi a de 17,2°C, onde três indivíduos permaneceram mais de 90% do tempo estáticos e outros quatro passaram mais de 40% do tempo total (Figura 18). Alguns animais passaram poucos segundos dos experimentos nesse tipo de resposta, independentemente da temperatura. Uma serpente tendeu a passar a maior parte do tempo dos experimentos em comportamentos estáticos, todavia na temperatura de 24°C houve um grande decréscimo na duração desse tipo de comportamento, para esse indivíduo e a maioria dos demais.

Figura 17 - Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos classificados conforme a quantidade de movimento como AT (ativo no lugar) nas quatro temperaturas testadas.

Figura 18 - Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos classificados conforme a quantidade de movimento como EST (estáticos) nas quatro temperaturas testadas.

Comportamentos de ordem locomotora foram frequentes em todas as temperaturas, mas na temperatura de 17,2°C três indivíduos não expressaram esse tipo de resposta e, em comparação com as outras temperaturas os indivíduos passaram menos tempo se locomovendo em 17,2°C (Figura 19). Alguns indivíduos como apresentaram baixa tendência em expressar comportamentos locomotores, todavia em 24°C o tempo que esse indivíduo e a maioria dos demais passaram se locomovendo foi maior que nas outras temperaturas. Três serpentes mostraram predileção por esse tipo de comportamento em todas as temperaturas e apresentaram menos variação na proporção do tempo que passaram se locomovendo que os demais.

Figura 19 - Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos classificados conforme a quantidade de movimento como L (locomotor) nas quatro temperaturas testadas.

Em 17,2°C e 24°C foi registrado que a duração de comportamentos de “Fuga” foi ampliada para quase todos os indivíduos. Dois deles exibiram predileção por esse tipo de comportamento em todas as temperaturas (Figura 20). Apenas um pareceu ter uma menor tendência em permanecer em fuga, menos na temperatura de 24°C, onde a maioria dos indivíduos teve um acréscimo no tempo de fuga.

Figura 20 - Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos classificados conforme a função aparente como F (fuga) nas quatro temperaturas testadas.

Comportamentos “Crípticos” apresentaram grande diferença interindividual. De forma geral, a maioria dos animais passou mais tempo em comportamentos crípticos na temperatura de 17,2°C do que em 24°C (Figura 21). Dois indivíduos mostraram uma tendência por comportamentos desse em 3 das 4 temperaturas testadas. Para alguns ficou visível que possuem pouca predileção por esse tipo de comportamento.

Quanto aos comportamentos de função aparente de ameaça (Figura 22), a temperatura de 17,2°C pareceu ter influência positiva na duração desse tipo de resposta para i5, i6, i8 e i12. Indivíduos como i7 e i15 apresentaram baixa tendência em expressar esse tipo de comportamento em qualquer uma das temperaturas. I9 apresentou valores muito semelhantes na maioria dos testes.

Figura 21 - Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos classificados conforme a função aparente como CR (crípticos) nas quatro temperaturas testadas.

Figura 22 - Proporção do tempo que os indivíduos passaram expressando comportamentos classificados conforme a função aparente como AM (ameaça) nas quatro temperaturas testadas.

4.4 VARIAÇÃO INTRAINDIVIDUAL NO COMPORTAMENTO DEFENSIVO

Para alguns indivíduos foi possível observar mudanças na duração de certos comportamentos defensivos ao longo dos experimentos. Por exemplo, i5 nas temperaturas de 17,2°C e 30,8°C passou a maior parte do tempo em comportamentos de afastamento e de fuga, enquanto na temperatura de 24°C o animal passou a maior parte do tempo em respostas neutras, estáticas e crípticas (Figura 23). I6 e i8 tiveram como tendência o aumento na duração de comportamentos neutros, estáticos e crípticos ao longo dos testes, conforme o aumento da temperatura, de modo que comportamentos de afastamento, locomotores e de função aparente de fuga prevaleceram nas temperaturas menores (Figuras 24 e 25).

Figura 23 - Proporção do tempo que o indivíduo i5 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas. Fonte: Autor, 2018.

Figura 24 - Proporção do tempo que o indivíduo i6 expressou comportamentos classificados de acordo com mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.

Figura 25 - Proporção do tempo que o indivíduo i8 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.

O comportamento de aproximação foi pouco observável ao longo de todos os experimentos comportamentais, no entanto, para o indivíduo i9 o aumento da temperatura pareceu influenciar positivamente na duração desse tipo de comportamento. Comportamentos de função aparente de fuga foram inexistentes na temperatura mais alta, enquanto na mais baixa esse tipo de comportamento prevaleceu sobre os de ameaça e/ou crípticos.

Assim como i9, os indivíduos i15 e i12 (Figuras 27 e 28) apresentaram comportamentos de aproximação em mais de uma temperatura ao longo dos testes, contudo comportamentos desse tipo não tiveram maior duração nos experimentos de maior temperatura. De modo geral, a duração dos comportamentos de i15 foi similar nos diferentes testes, com um leve aumento em comportamentos de afastamento, locomotores e função aparente de fuga nas temperaturas de 24°C e 30,8°C. Os comportamentos expressos pelo indivíduo i12 nas temperaturas de 17,2°, 24 e 37,6°C foram semelhantes, no entanto na temperatura de 30,8°C o animal passou a maior parte do tempo em comportamentos neutros.

Figura 26 - Proporção do tempo que o indivíduo i9 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.

Figura 27 - Proporção do tempo que o indivíduo i15 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.

Figura 28 - Proporção do tempo que o indivíduo i12 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.

O espécime i14 (Figura 29) apresentou padrão comportamental semelhante em todas as temperaturas, com inclinação para comportamentos de afastamento, locomotores e de fuga. Na temperatura de 37,6°C foi registrado um aumento nesse padrão de

comportamento, onde o animal expressou esses tipos de comportamento ao longo de quase todo o experimento.

Alguns indivíduos como i7 e i10 (Figuras 30 e 31) passaram mais tempo em fuga na temperatura de 24°C em comparação com as demais. I10 apresentou predileção por comportamentos neutros, estáticos e crípticos na temperatura de 30,8°C. O indivíduo i11 foi testado apenas na temperatura de 17,2°C, portanto não foi possível visualizar a variação comportamental dele (Figura 32).

Figura 29 - Proporção do tempo que o indivíduo i14 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.

Figura 30 - Proporção do tempo que o indivíduo i7 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.

Figura 31. Proporção do tempo que o indivíduo i10 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) nas diferentes temperaturas.

Figura 32. Proporção do tempo que o indivíduo i11 expressou comportamentos classificados de acordo com: mudança de distância (A), quantidade de movimento (B) e função aparente (C) na temperatura de 17,2°C.

5 DISCUSSÃO

5.1 PREFERÊNCIA TERMAL EM *Oxyrhopus guibei*

Falsas-corais buscaram ativamente um intervalo de temperatura, evitando permanecer em quadrantes com temperaturas superiores a 30°C e inferiores a 15°C.. Na revisão de Lillywhite (1987) foram sumarizados os dados referentes à preferência termal de 55 espécies de 5 famílias de serpentes, a maioria das espécies tiveram suas preferências termais médias entre 28 e 34°C, nesse contexto os indivíduos de *O. guibei* aqui testados possuem média de temperatura preferencial abaixo desse intervalo. Os resultados do local de soltura no equipamento também corroboram com a hipótese que esses animais buscam ativamente por determinadas temperaturas no gradiente termal, e quando expostos a um ambiente livre de custos ecológicos na escolha (HUEY; SLATKIN, 1976; HUEY, 1980) e restrições, como nesse estudo, não agem de modo oportunista ou termoconformista e o local e/ou temperatura inicial não influenciam na preferência termal.

Os indivíduos apresentaram comportamentos semelhantes nos experimentos: se locomoveram pouco pelo equipamento; mostraram predileção à primeira metade do gradiente, rejeitando zonas próximas ao extremo mais quente, mesmo aqueles indivíduos que lá foram soltos; a escolha do quadrante de permanência mostrou-se independente do local de soltura; os indivíduos soltos próximo ao extremo quente exibiram respostas vigorosas de fuga daquela região para o centro do gradiente imediatamente após a soltura; aqueles soltos no centro ou no extremo frio não rejeitaram o ponto de soltura de forma tão ativa. Deste modo, os indivíduos de *Oxyrhopus guibei* aqui testados não exibiram grande variação individual em suas preferências termais, mesmo ao considerar que vieram de populações do estado de São Paulo, todavia, pouco se sabe sobre a ecologia termal desses animais em regiões de Cerrado, Mata Atlântica ou áreas urbanas (MARQUES et al., 2009; SÃO PEDRO; PIRES, 2009) que geralmente habitam. É possível que com um maior número amostral as diferenças interindividuais na preferência termal fiquem mais evidentes. De acordo com Shine e Madsen (1996), termoconformidade é amplamente

distribuída em espécies tropicais, onde temperatura ambiental próxima da temperatura preferencial é disponível a baixos custos termorregulatórios. Por enquanto sabe-se apenas que esses animais apesar de serem noturnos já foram vistos aparentemente aquecendo-se ao sol (SAZIMA; ABE, 1991). Estudos *in situ* monitorando a espécie por um período prolongado seriam necessários a fim de investigar mais profundamente a ecologia termal desses animais.

Uma hipótese alternativa para os resultados obtidos nos dois experimentos terem sido semelhantes seria uma possível preferência dos animais à primeira metade do gradiente, independentemente da temperatura, já que em ambos os experimentos os animais passaram a maior parte do tempo nos quadrantes 3,4 e 5. Para testar essa hipótese seria necessário o uso de um gradiente termal que possibilitasse a mudança de temperatura em seus quadrantes durante o experimento.

5.2 INFLUÊNCIA DAS VARIÁVEIS NA TAXA DE DARDEJAR

O dardejar em Squamata possui uma função central na quimiorrecepção de presas, predadores e do ambiente (PETERSON; GIBSON; DORCAS, 1993). A observação da taxa de dardejar dos animais permite ter um indicativo da investigação quimiosensorial do animal a uma fonte de estímulo, e em combinação com outros comportamentos são utilizados como índices de intensidade de interesse ou motivação diante de um estímulo (COOPER; VITT, 1986). Apesar da maioria dos estudos que abordam o dardejar utilizarem um estímulo quimiosensorial próximo ao animal, este trabalho fez uso de um estímulo predatório simulado de ordem tátil-visual simulando um contexto defensivo (GOVE; BURGHARDT, 1983) e não um contexto de exploração, alimentação ou intraespecífico onde esse tipo de estudo geralmente é realizado. A observação desse comportamento no contexto defensivo em diferentes temperaturas é informativa quanto à percepção dos arredores de uma serpente pode ser restringida pela temperatura corporal e ambiente. O dardejar das serpentes estudadas nesse trabalho foi reduzido em baixa temperatura corporal e aumentado no intervalo entre 24°C e 30,8°C seguido de uma redução em 37,6°C.

Esses resultados corroboram com a hipótese inicial de que temperaturas sub-ótimas reduzem a presença desse comportamento e com a previsão que a taxa de dardejar dessas serpentes está sujeita a influência termal, assim como outros aspectos fisiológicos. O dardejar em qualquer temperatura é muito mais variável que a maioria dos processos metabólicos e fisiológicos (COOPER; VITT, 1986). No entanto, assim como esses outros processos fisiológicos o dardejar apresenta uma curva de desempenho que aumenta até um intervalo ótimo e reduz além desse intervalo até alcançar uma temperatura crítica máxima. No presente estudo 17,2°C representaria um intervalo sub-ótimo e 24°C um intervalo ótimo, já em 30,8°C a média é levemente reduzida, o que poderia ser um indicador de que essa faixa de temperatura estaria próxima do fim do intervalo ótimo para esse comportamento, já 37,6°C representaria um ponto onde forças contrárias relacionadas ao estresse termal estariam atuando em reduzir o dardejar. Para afirmar com precisão essa curva de desempenho para a taxa de dardejar em *O. guibei* seria necessário um número amostral maior e mais temperaturas a serem testadas, inclusive temperaturas de pontos críticos máximos e mínimos.

Os resultados desse estudo se assemelham com resultados obtidos em outros trabalhos com lagartos (COOPER; VITT, 1986) onde foi observado um aumento progressivo do dardejar na faixa de 20°C e a partir de 30°C houve um declínio rápido da função na espécie *Eumeces luticeps*. Já em serpentes da espécie *Thamnophis elegans* (STEVENSON; PETERSON; TSUJI, 1986), *Elaphe obsoleta* e *Nerodia sipedon* (BLOUIN-DEMERS; WEATHERHEAD; MCCRACKEN, 2003) o dardejar e outras funções neuromusculares tiveram aumento de desempenho seguido de um brusco declínio assim que a temperatura corporal atingiu 35°C, dessa forma é possível notar que a curva de desempenho para essas espécies é um pouco diferente da registrada nesse estudo, já que temperaturas acima de 30°C representaram um ponto de declínio para *Oxyrhopus guibei*.

O dardejar em *O. guibei* é influenciado por sexo, comprimento e temperatura em uma complexa interação, onde as variáveis em combinação influem em diferentes graus no comportamento. Poucos estudos abordaram essas variáveis em conjunto. Na literatura há registros de diferenças interindividuais no dardejar oriundas de tamanho corporal em lagartos (ARAGÓN; LOPEZ; MARTIN, 2001), onde machos maiores de *Lacerta monticola* dardejaram mais na presença de material fecal do que machos categorizados

como pequenos. Já no estudo de Ayers e Shine (1997) com o boídeo *Morelia spilota* não foi encontrada influência do tamanho corporal, ou idade no dardejar, nem interações entre tamanho corporal em conjunto de temperatura no dardejar, apenas a influência positiva da temperatura independentemente. Deste modo, mais trabalhos com serpentes e lagartos relacionando variáveis intrínsecas e extrínsecas ao indivíduo com o dardejar precisam ser realizados para o melhor entendimento dos resultados obtidos neste trabalho.

5.3 COMPORTAMENTOS DEFENSIVOS EM *Oxyrhopus guibei*

5.3.1 Comportamentos Defensivos Listados em *Oxyrhopus guibei*

A maioria dos comportamentos previamente registrados por Sazima e Abe (1991) em serpentes de vida livre também foram vistos nos animais testados nesse estudo. Apenas o comportamento de constrição que é a forma como a espécie subjuga suas presas (ANDRADE; SILVANO 1996) não ocorreu em nenhuma ocasião, muito provavelmente pela origem do estímulo que era rápido em direção à cabeça e não permitia esse tipo de resposta pela serpente. Elevar a cabeça do substrato foi um comportamento listado por Sazima e Abe (1991) para outras serpentes de coloração coral, mas não para *O. guibei*, mas nesse estudo ele foi expresso diversas vezes. Também houve um registro em vídeo de exibição, ou expansão do pescoço por uma fêmea após os testes comportamentais.

Grande parte dos comportamentos de *O. guibei* são direcionados a possíveis predadores que se orientam visualmente, já que no etograma elaborado predominaram comportamentos de função aparente de “Ameaça”. Mas apesar de serem mais variados no etograma foram pouco utilizados nos testes comportamentais. Comportamentos de função aparente de “Fuga” que foram menos variados no etograma foram comuns em todas as temperaturas pela maior parte dos indivíduos. Pelos experimentos aqui realizados a espécie pareceu ser tolerante a perturbação e nada agressiva, de forma que não expressou

comportamentos de retaliação neste estudo, seguindo tendências já apontadas por Sazima e Abe (1991).

5.3.2 Dependência Termal de Comportamentos Defensivos

Apesar de que a maior parte dos comportamentos em *O. guibei* terem sido expressos em quantidades semelhante nas diferentes temperaturas, certos comportamentos defensivos somente foram observados em determinados intervalos. Elevar a cabeça teve apenas dois registros em 17,2°C, o que sugere que baixas temperaturas restringem esse tipo de resposta. Esconder a cabeça teve apenas um registro em 37,6°C, o que indica uma maior preferência por esse tipo de comportamento em baixas temperaturas. O comportamento de esquiva, por exemplo, não foi registrado em 17,2°C e fuga rápida também mostrou tendência semelhante. Esse resultado corrobora com a indicação de que essas temperaturas abrangem um intervalo ótimo para a locomoção e que quando as condições permitem melhor uso de comportamentos de ação rápida e intensa como fuga rápida e esquiva, os animais tendem a utilizá-los mais vezes.

5.3.3 Temperatura, Sexo, Comprimento (CRC) e o Comportamento Defensivo

Os testes estatísticos relacionando as variáveis com a quantidade de comportamento indicam que elas não possuem efeito estatisticamente significativo sobre sua expressão, ao contrário da previsão inicial. De fato a expressão dos diferentes tipos de comportamento foi semelhante nas quatro temperaturas testadas. Resultados similares quanto à ausência de efeito estatisticamente significativo de temperatura, sexo e tamanho corporal no comportamento defensivo já foram registrados para o dipsadídeo *Tomodon dorsatus* (CITADINI; NAVAS, 2013), o viperídeo *Agkistrodon piscivorus* (GIBBONS; DORCAS, 2002) e o colubrídeo *Natrix natrix* (GREGORY; ISAAC; GRIFFITHS, 2007).

Em *O. guibei* observou-se que indivíduos de maior comprimento (CRC) tiveram menor expressão de comportamentos crípticos. Diferenças comportamentais oriundas de tamanho corporal já foram registradas em outras espécies de serpente. Em neonatos de *Storeia dekayi* indivíduos maiores e mais rápidos permaneceram menos tempo em tanatose do que indivíduos menores e mais lentos, os resultados obtidos em *Storeia dekayi* corroboram com a hipótese de que serpentes maiores são mais velozes (HAILEY; DAVIES, 1986; HECROTTE, 1967), portanto serpentes menores passariam mais tempo em respostas crípticas, já que é menos provável que consigam fugir de um predador potencial com sucesso. Como não há informações sobre a influência do tamanho corporal na velocidade de deslocamento em *O. guibei* ainda não é possível estabelecer essa inferência. No estudo com o colubrídeo *Natrix maura* (HAILEY; DAVIES, 1986) serpentes menores expressaram comportamentos estáticos em maior quantidade, segundo os autores uma possível explicação para isso seria o fato de que indivíduos menores estão sujeitos às tentativas de predação ocasionais por animais que se alimentam de anelídeos e comportamentos estáticos (e crípticos) como enrolar o corpo seriam suficientes para evitar predação, já serpentes maiores possuem predadores que se alimentam de outros vertebrados e podem reconhecê-las como alimento de qualquer modo, portanto a fuga seria uma opção mais adequada para a sobrevivência. Em *Oxyrhopus guibei* até o momento, só há registro de predação pela “falsa-coral” *Erythrolamprus aesculapii*, o acauã *Herpetotheres cachinnans* e o lobo-guará *Chrysocyon brachyurus* (SAZIMA; ABE, 1991; TOZZETI et al., 2004), todos se alimentam de outros vertebrados.

A razão entre as disparidades da previsão e dos resultados obtidos nesse estudo não claras. Talvez isso seja um indicativo de que a tendência geral das serpentes testadas em expressar certos comportamentos se mantém independentemente da temperatura corporal. Além do que foi analisado neste trabalho, pouco se sabe sobre a ecologia termal da espécie como a temperatura preferencial em campo, temperatura de atividade, temperaturas limites máximas e mínimas. Com informações mais precisas sobre a ecologia termal da espécie seria possível delimitar mais cuidadosamente temperaturas ecologicamente relevantes e testá-las em condições laboratoriais controladas, como atualmente é realizado com espécies do gênero *Thamnophis* amplamente estudado nos

Estados Unidos (SCHIEFFELIN; DE QUEIROZ, 1991; SCRIBNER; WEATHERHEAD, 1995).

É válido mencionar que para os testes estatísticos realizados no presente trabalho levou-se em conta apenas a quantidade da expressão de comportamento e não a duração de cada comportamento, que foi considerada para a análise de diferenças individuais. Optou-se pela quantidade de comportamento, por ser o aspecto comportamental mais abordado na literatura, mas talvez se a análise fosse baseada na duração dos comportamentos os resultados obtidos teriam sido diferentes. Tendo em vista a heterogeneidade obtida nas diferentes temperaturas e nos diferentes indivíduos, enquanto a quantidade de comportamentos mostrou-se bastante homogênea entre temperaturas e indivíduos. Algumas diferenças comportamentais nas quatro temperaturas ficaram evidentes ao observar a duração: para alguns desses grupos comportamentais as temperaturas limites favoreceram maior variação entre os indivíduos que as temperaturas intermediárias; as temperaturas intermediárias para esses grupos comportamentais representaram um intervalo onde a variabilidade é reduzida; temperaturas intermediárias representaram um intervalo de aumento na duração de comportamentos de locomoção e fuga. Podendo ser indicativo de que: A) Em 24°C e 30,8°C os animais tem seu desempenho locomotor otimizado e, por conta disso, optam por passar mais tempo nesse tipo de resposta. B) Temperaturas fora de um intervalo ótimo favorecem maior variabilidade na duração dos comportamentos defensivos expressos, onde prevalecem tendências individuais. Para testar essas hipóteses, novamente, seria necessária uma melhor compreensão da ecologia termal de *O. guibei* e observar se o intervalo de 20 aos 30°C realmente representa uma faixa ótima para a locomoção da espécie, ainda que os experimentos de temperatura preferencial no gradiente termal já tenham indicado que esse é um intervalo que as serpentes tendem a permanecer e a expressão de comportamentos de fuga rápida com maior duração a partir de 24°C ser outro possível indicativo importante.

Tendo em vista essa heterogeneidade mais explícita nos dados referentes à duração comportamental, alguns questionamentos surgem quanto aos estudos na área de ecofisiologia termal de serpentes. A duração que um indivíduo expressa determinado comportamento é menos relevante do que quantas vezes ele repete o comportamento em

um dado tempo? Porque as análises estatísticas são realizadas somente em cima de dados de quantidade de comportamento e não são considerados dados de duração das respostas?

5.3.4 Variação Inter e Intraindividual no Comportamento Defensivo em *Oxyrhopus guibei*

Na menor temperatura testada os indivíduos se locomoveram mais lentamente e nas temperaturas maiores os indivíduos se deslocaram mais rapidamente pela arena. No entanto, ao longo dos experimentos nas diferentes temperaturas, alguns indivíduos apresentaram grande variação na duração dos comportamentos expressos, outros exibiram certa constância, para alguns a variação comportamental pode ser explicada pela previsão inicial, mas para outros essa variação não é coerente o que foi registrado na literatura. Desta forma é possível afirmar apenas que a diferença interindividual existe nos indivíduos de *O. guibei*. De modo que, além das restrições impostas pela temperatura na fisiologia dos animais, preferencias comportamentais intrínsecas ao indivíduo também são relevantes na forma como ele responde comportamentalmente a um dado estímulo. O que dificulta o cenário de previsão de como um espécime irá comportar frente à dada variável. Esses resultados de variação individual se assemelham aos obtidos por Citadini e Navas (2013), onde os autores afirmaram que para *Tomodon dorsatus* o comportamento defensivo é determinado por tendências individuais.

Respostas de aproximação foram raras, no entanto os indivíduos que expressaram esse tipo de comportamento em um teste também o repetiram em pelo menos outro teste. Essa repetição de um comportamento pouco frequente frente a um estímulo predatório em ambiente não familiar sugere diferenças nas personalidades dos indivíduos aqui testados. Em um *continuum* onde existem indivíduos “tímidos” e indivíduos “ousados” em *Oxyrhopus guibei*, esses indivíduos que possuem preferência a se aproximar seriam os mais ousados. Esse *continuum* é comum em populações naturais e amplamente distribuído taxonomicamente (WILSON et al., 1994; WILSON et al., 1993). Estudos mais recentes têm classificado esse tipo de comportamento estereotipado como síndrome comportamental (SIH et al., 2004). Síndromes comportamentais de ousadia já foram observadas em peixes (WILSON et al., 1993; FRASER et al., 2001), aves (VERBEEK et al., 1999) e mamíferos

(RÉALE et al., 2000). Em serpentes há um indicativo de síndrome comportamental de agressividade em indivíduos de *Tomodon dorsatus* (CITADINI; NAVAS, 2013). Para investigar devidamente essa hipótese de síndrome comportamental nas falsas-corais seria necessário testar repetidamente indivíduos com tendência a se aproximar no contexto defensivo e em outros contextos, já que para “entender o que indivíduos fazem em um dado contexto requer um entendimento de seus comportamentos correlatos em outros contextos” (SIH et al., 2004).

6 CONCLUSÕES

- Comportamentos de função aparente de fuga foram expressos em maior quantidade em 24°C. Para os demais tipos comportamentais a quantidade expressa foi semelhante em todas as temperaturas.
- Indivíduos de maior comprimento (CRC) de *Oxyrhopus guibei* tenderam a expressar comportamentos crípticos em menor quantidade que indivíduos menores.
- Temperatura, sexo e comprimento (CRC) não produziram efeitos significativos nos outros grupos comportamentais estudados.
- Comportamentos de afastamento, locomotores e de fuga tiveram maior duração em temperaturas intermediárias, quanto comportamentos neutros, estáticos e crípticos tiveram duração reduzida. Temperaturas extremas favoreceram maior variação entre os indivíduos.
- Em um gradiente termal espécimes de *Oxyrhopus guibei* mostraram preferência por intervalos específicos de temperatura. 18,7 - 22,5°C em um experimento e 26,7 - 29,1°C em outro.
- A temperatura ou o local de soltura no gradiente termal não influenciam na preferência termal das serpentes.
- A taxa de dardejar em *Oxyrhopus guibei* é afetada por uma interação complexa de comprimento (CRC), sexo e temperatura.
- O comportamento defensivo em *O. guibei* é em grande parte determinado por tendências individuais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAMS, P. A. The Evolution of Predator-Prey Interactions: Theory and Evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 31, n. 1, p. 79–105, 2000.

ALAN, L.; GODIN, J. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board Prey approaching predators : a cost-benefit perspective Prey approaching predators : a cost-benefit perspective. v. 29, n. 4, 2016.

ANDRADE, R. O.; SILVANO, R. A. M. Comportamento alimentar e dieta da “falsa-coral” *Oxyrhopus guibei* (Serpentes, Colubridae). *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 13, n. 1, p. 143–150, 1996.

ARAGÓN, P.; LÓPEZ, P.; MARTÍN, J. Size-dependent chemosensory responses to familiar and unfamiliar conspecific faecal pellets by the iberian rock-lizard, *Lacerta monticola*. *Ethology*, v. 106, n. 12, p. 1115–1128, 2000.

ARNOLD, S. J.; BENNETT, A. F. Behavioural Variation in Natural Populations. III: Antipredator Displays in the Garter Snake *Thamnophis radix*. *Animal Behaviour*, v. 32, p. 1108–1118, 1984.

AYERS, D. Y.; SHINE, R. Thermal influences on foraging ability: Body size, posture and cooling rate of an ambush predator, the python *Morelia spilota*. *Functional Ecology*, v. 11, n. 3, p. 342–347, 1997.

BAUDER, J. M.; MACEY, J. N.; STOHLGREN, K. M. DAY, A. SNOW, F. SAFER, A. REDMOND, R. WATERS, J. M.; WALLACE, M. S.; STEVENSON, D. Factors influencing the display of multiple defensive behaviors in Eastern Indigo Snakes (*Drymarchon Couperi*). *Herpetological Conservation and Biology*, v. 10, n. 2, p. 559–571, 2015

BAUWENS, D.; THOEN, C. Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology*, v. 50, n. 3, p. 733–743, 1981.

BEAUCHAMP, D. A.; WAHL, D. H.; JOHNSON, B. M. Predator-Prey Interactions 16
Predator – Prey Interactions. Analysis and interpretation of inland fisheries data, n. 1, p.
765–842, 2006.

BLOUIN-DEMERS, G.; WEATHERHEAD, P. J.; MCCracken, H. A. A test of the
thermal coadaptation hypothesis with black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) and northern water
snakes (*Nerodia sipedon*). *Journal of Thermal Biology*, v. 28, n. 4, p. 331–340, 2003.

BRESLOW, N.; CLAYTON, D. Approximate inference in generalized linear mixed
models. *Journal of the American Statistical*, v. 88, n. 421, p. 9–25, 1993.

BRODIE III, E. D.; DUCEY, P. K.; LEMOS-ESPINAL, J. Society for the Study of
Amphibians and Reptiles Antipredator Behavior of the Salamander *Bolitoglossa rufescens*:
Effects of Temperature and Location of Stimulus. *Source Journal of Herpetology*, v. 25, n.
1, p. 99–101, 1991.

BRODIE, E.D. III.; RUSSELL, N.H. The consistency of individual differences in
behaviour: temperature effects on antipredator behavior in garter snakes, *Animal
Behaviour*, v.57, p. 445-451, 1999.

BRODIE III, E. D.; JANZEN, F. J. Experimental Studies of Coral Snake Mimicry:
Generalized Avoidance of Ringed Snake Patterns by Free-Ranging Avian Predators.
Functional Ecology, v. 9, n. 2, p. 186, 1995.

BRODIE III, E. D. Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging
avian predators in Costa Rica. *Evolution*, v. 47, n. 1, p. 227-235, 1993.

BUASSO, C. M.; LEYNAUD, G. C.; CRUZ, F. B. Predation on snakes of Argentina:
Effects of coloration and ring pattern on coral and false coral snakes. *Studies on
Neotropical Fauna and Environment*, v. 41, n. 3, p. 183–188, 2006.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. Model selection and multimodel inference: a
practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media, 2002.

CAMPBELL, H. W. The Effects of Temperature on the Auditory Sensitivity of Lizards,
Physiological Zoology, v.42, n.2, pp. 183-210, 1969.

CITADINI, J. M.; NAVAS, C. A. Inter-individual variation and temperature-dependent antipredator behavior in the snake *Tomodon dorsatus* (Dipsadidae). *Behavioural Processes*, v. 97, p. 11–17, 2013.

COOPER, W. E.; VITT, L. J. Thermal Dependence of Tongue-flicking and Comments on Use of Tongue-flicking as an Index of Squamate Behavior. *Ethology*, v. 71, n. 3, p. 177–186, 1986.

CROWLEY, S. R.; PIETRUSZKA, R. D. Aggressiveness and vocalization in the Leopard Lizard (*Gambelia wislizenii*): the influence of temperature. *Animal Behaviour*, v. 31, p. 55–1060, 1983.

DE BARROS, F. C.; DE CARVALHO, J. E.; ABE, A. S.; KOHLSDORF, T. Fight versus flight: the interaction of temperature and body size determines antipredator behaviour in tegu lizards, *Animal Behaviour*, v. 79, n. 1, p. 83-88, 2010.

DINGEMANSE, N. J.; DOCHTERMANN, N. A. Quantifying individual variation in behaviour: Mixed-effect modelling approaches. *Journal of Animal Ecology*, v. 82, n. 1, p. 39–54, 2013.

DMI'EL, R.; BORUT, A. Thermal Behavior, Heat Exchange, and Metabolism in the Desert Snake *Spalerosophis cliffordi*, *Physiological Zoology*, v.45, n. 1, p. 78-94, 1972.

DOWDEY, T. G.; BRODIE, E. D. Antipredator strategies of salamanders: individual and geographical variation in responses of *Eurycea bislineata* to snakes. *Animal Behaviour*, v. 38, n. 4, p. 707–711, 1989.

DUGATKIN, L. A.; GODIN, J.G. J. Prey approaching predators: a cost-benefit perspective. *Annales Zoologici Fennici*, v. 29, n. 4, p. 233–252, 1992.

DURSO, A. M.; MULLIN, S. J. Intrinsic and Extrinsic Factors Influence Expression of Defensive Behavior in Plains Hog-Nosed Snakes (*Heterodon nasicus*). *Ethology*, v. 120, n. 2, p. 140–148, 2014.

DUVAL, E. H.; GREENE, H. W.; MANNO, K. L. Laughing falcon (*Herpetotheres cachinnans*) predation on coral snakes (*Micrurus nigrocinctus*). *Biotropica*, v. 38, n. 4, p. 566–568, 2006.

EDMUNDS, M. Defence in Animals. New York: Longman Group, 1974.

ENDLER, J. A. Natural Selection in the Wild. 1. ed. Princeton University Press, 1986.

FINKLER, M. S.; CLAUSSEN, D. L. Influence of Temperature, Body Size, and Inter-Individual Variation on Forced and Voluntary Swimming and Crawling Speeds in *Nerodia sipedon* and *Regina septemvittata*. *Journal of Herpetology*, v. 33, n. 1, p. 62–71, 1999.

FRANÇA, F. G. R. MESQUITA, D. O.; NOGUEIRA, C. C.; ARAÚJO, A. F. B. Phylogeny and Ecology Determine Morphological Structure in a Snake Assemblage in the Central Brazilian Cerrado. *Copeia*, v. 2008, n. 1, p. 23–38, 2008.

FRASER, D.; GILLIAM, J.; DALEY, M.; LE, A.; SKALSKI, G. Explaining Leptokurtic Movement Distributions: Intrapopulation Variation in Boldness and Exploration. *The American Naturalist*, v. 158, n. 2, p. 124–135, 2001.

FUIMAN, L. A.; MAGURRAN, A. E. Development of predator defences in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, v. 4, n. 2, p. 145–183, 1994.

GEHLBACH, F. R. Death-Feigning and Erratic Behavior in Leptotylopid, Colubrid and Elapid snakes. *Herpetologica*, v. 26, p. 24–34, 1970.

GERALD, G. W. Feign versus flight: influences of temperature, body size and locomotor abilities on death feigning in neonate snakes. *Animal Behaviour*, v. 75, n. 2, p. 647–654, 2008.

GIBBONS, J. W.; DORCAS, M. E. Defensive Behavior of Cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*) toward Humans. *Copeia*, v. 2002, n. 1, p. 195–198, 2002.

GLAUDAS, X.; FARRELL, T. M.; MAY, P. G. Defensive Behavior of Free-Ranging Pygmy Rattlesnakes (*Sistrurus miliarius*). *Copeia*, v. 2005, n. 1, p. 196–200, 2005.

GOMES, F. R.; BEVIER, C. R.; NAVAS, C. A. Environmental and Physiological Factors Influence Antipredator Behavior in *Scinax hiemalis* (Anura : Hylidae). *Copeia*, v.14, n. 4, p. 994–1005, 2002.

GOODE, M. J.; DUVALL, D. Body temperature and defensive behaviour of freeranging prairie rattlesnakes, *Crotalus viridis viridis*, *Animal Behaviour*, v.38, p. 360-362, 1989.

GOVE, D.; BURGHARDT, G. M. Context-correlated parameters of snake and lizard tongue-flicking. *Animal Behaviour*, v. 31, n. 3, p. 718–723, 1983.

GREENE, H.W. Antipredator mechanisms in reptiles. In: *Biology of the reptilia*, vol16 (Gans C, Huey R.B., eds). New York: Alan R.Liss, 1-152, 1988.

GREENE, H. W. *Snakes: the evolution of mystery in nature*. 1. ed. University of California Press, 2000.

GREENE, H. W. Society for the Study of Amphibians and Reptiles Defensive Tail Display by Snakes and Amphisbaenians. Source: *Journal of Herpetology* *Journal of Herpetology*, v. 714360, n. 147, p. 143–161, 1973.

GREENWALD, O. E. Thermal Dependence of Striking and Prey Capture by Gopher Snakes. *Copeia*, v.1974 n. 1, p. 141-148, 1974.

GREGORY, P. T.; ISAAC, L. A.; GRIFFITHS, R. A. Death feigning by grass snakes (*Natrix natrix*) in response to handling by human "predators. *Journal of Comparative Psychology*, v. 121, n. 2, p. 123–129, 2007.

HAILEY, A.; DAVIES, P.M.C. Effects of size, temperature and condition on activity metabolism and defence behaviour of the viperine snake, *Natrix maura*. — *J. Zool., Lond.* 208: 541-558, 1986.

HECKROTTE, C. Relations of body temperature, size, and crawling speed of the common garter snake, *Thamnophis s. sirtalis*, *Copeia*, p. 759-763, 1967.

HERREL, A.; DENIS, V. A.; DE CARVALHO, J. S.; BRITO, A.; ABE, A.; NAVAS C, A. Aggressive Behavior and Performance in the Tegu Lizard *Tupinambis merianae*, *Physiological and Biochemical Zoology*, v. 82, n. 6, p. 680-685, 2009.

HERREL, A.; JAMES, R. S.; VAN DAMME, R. Fight versus flight: physiological basis for temperature-dependent behavioral shifts in lizards. *Journal of Experimental Biology*, v. 210, n. 10, p. 1762–1767, 2007.

HERTZ, P.E.; HUEY, R. B.; NEVO, E. Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards. *Animal Behaviour*, v. 30, p. 676- 679, 1982.

HERTZ, P. E.; HUEY, R. B.; NEVO, E. Homage to Santa Anita: thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. *Evolution*, v. 37, n. 5, p. 1075–1084, 1983.

HIJAZI, R. H.; JERNIGAN, R. W. Modelling compositional data using Dirichlet regression models. *Journal of Applied Probability & Statistics*, v. 4, n. January, p. 77–91, 2009.

HOLLING, C. S. The Functional Response of Invertebrate Predators to Prey Density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, v. 98, n. S48, p. 5–86, 1966.

HUEY, R.B.; KINGSOLVER, J.G. Evolution of resistance to high temperature in ectotherms. *Am. Naturalist* v. 142, p. 21–46, 1993.

HUEY, R. B.; SLATKIN, M. Cost and Benefits of Lizard Thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, v. 51, n. 3, p. 363–384, 1976.

IBÁÑEZ, A.; LÓPEZ, P.; MARTÍN, J. Inter-individual variation in antipredator hiding behavior of Spanish terrapins depends on sex, size, and coloration. *Ethology*, v. 120, n. 8, p. 742–752, 2014.

ISAAC, L. A.; GREGORY, P. T. Can snakes hide in plain view? Chromatic and achromatic crypsis of two colour forms of the Western Terrestrial Garter Snake (*Thamnophis elegans*). *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 108, n. 4, p. 756–772, 2013.

JAKSIĆ, F. M.; GREENE, H. W.; SCHWENK, K; SEIB, R. L. Predation upon reptiles in Mediterranean habitats of Chile, Spain and California: A comparative analysis. *Oecologia*, v. 53, n. 2, p. 152–159, jan. 1982.

JANZEN, D. H. The Depression of Reptile Biomass by Large Herbivores. *The American Naturalist*, v. 110, n. 973, p. 371, 1976.

- KEOGH, J. S.; DESERTO, F. P. Temperature dependent defensive behavior in three species of North American colubrid snakes. *Journal of Herpetology*, v. 28, p. 258-261, 1994.
- LANGKILDE, T.; SHINE, R.; MASON, R. T. Predatory attacks to the head vs. body modify behavioral responses of garter snakes. *Ethology*, v. 110, n. 12, p. 937–947, 2004.
- LILLYWHITE, H.B. Temperature, energetics, and physiological ecology. In: *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, (Seigel, R.A., Collins, J.T., Novak, S., Eds). New York, MacMillan Publ Comp, 422-477, 1987.
- LILLYWHITE, H. B. *How snakes work: structure, function and behavior of the world's snakes*. Oxford University Press, 2014.
- LIMA, S. L.; DILL, L. M. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, v. 68, n. 4, p. 619–640, 1990.
- MAGURRAN, A. E. Antipredator Behavior Principles. In: DUGATKIN, L. A (Org). *Principles of Animal Behavior* (Third Edition). W. W. Norton & Company, 2013, p 382-415.
- MAIER, M. J. DirichletReg : Dirichlet Regression for Compositional Data in R. n. 125, p. 26, 2014.
- MARQUES, O. A. V. et al. Os répteis do município de São Paulo: diversidade e ecologia da fauna pretérita e atual. *Biota Neotropica*, v. 9, n. 2, p. 139–150, 2009.
- MARTIN, J.; LOPEZ, P. Avian predation on a large lizard (*Lacerta lepida*) found at low population densities in Mediterranean habitats: An analysis of bird diets. *Copeia*, v. 1996, n. 3, p. 722–726, 1996.
- MARTIN, J; LOPEZ, P. Amphibians and reptiles as prey of birds in southwestern Europe. *Smithsonian Herpetological Information Service* n. 82, p. 1-43, 1990.
- MARTINS, M. Deimatic Behavior in *Pleurodema brachyops*. *Journal of Herpetology*, v. 23, n. 3, p. 305–307, 1989.

MARTINS, M. Defensive tactics in lizards and snakes: the potential contribution of the neotropical fauna. *Anais do XIV Encontro Anual de Etologia*, v. 14, p. 185–199, 1996.

MARTINS, M. História Natural e Ecologia de uma Taxocenose de Serpentes de Mata Primária na Região de Manaus, Amazônia Central, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1994.

MAUTZ, W.J.; DANIELS, C.B.; BENNETT, A.F. Thermal dependence of locomotion and aggression in xantusiid lizard, *Herpetologica*, v. 48, p. 271-279, 1992.

MORI, A.; BURGHARDT, G. M. Temperature effects on anti-predator behaviour in *Rhabdophis tigrinus*, a snake with toxic nuchal glands. *Ethology*, v. 107, n. 9, p. 795–811, 2001.

MORI, A. M.; BURGHARDT, G. M.. Thermal Effects On The Antipredator Behaviour Of Snakes : A Review And Proposed Terminology Various factors influence the antipredator responses that animals use when confronted with a predator . At - of the individual animal are important , much as the p. v. 1, p. 79–87, 2004.

MORI, A; BURGHARDT, G, M. Morphology of the nucho-dorsal glands and related defensive displays in three species of Asian natricine snakes. *Journal of Zoology*, v. 300, n. 1, p. 18–26, 2016.

MUTOH, A. Death-Feigning Behavior of the Japanese Colubrid Snake *Rhabdophis tigrinus*, *Herpetologica*, v.39, n. 1, p. 78-80, 1983.

PASSEK, K. M.; GILLINGHAM, J. C. Thermal influence on defensive behaviours of the Eastern garter snake, *Thamnophis sirtalis*. *Animal behaviour*, v. 54, p. 629–633, 1997.

PIZZATTO, L.; MARQUES, O. Reproductive biology of the false coral snake *Oxyrhopus guibei* (Colubridae) from southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, v. 23, n. 4, p. 495–504, 2002.

POUGH, F. H. et al. *Herpetology*. 3. ed. Benjamin Cummings, 2003.

ROZE, J. A. Coral Snakes of the Americas: Biology, Identification, and Venoms. 1. Ed. Krieger Pub Co., 1996.

SAWAYA, R. J.; MARQUES, O. A. V.; MARTINS, M. Composition and natural history of a Cerrado snake assemblage at Itirapina, São Paulo state, southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, v. 8, n. 2, p. 0–0, 2008.

SAZIMA, I.; ABE, A. S. Habits of five Brazilian snakes with coral-snake pattern, including a summary of defensive tactics. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, v. 26, n. 3, p. 159–164, 15 jan. 1991.

SAZIMA, I.; HADDAD, C. F. B. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história natural. História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil, p. 28-49, 1992.

SCHIEFFELIN, C. D.; DE QUEIROZ, A. Temperature and defense in the common garter snake: warm snakes are more aggressive than cold snakes. *Herpetologica*, v. 47, n. 2, p. 230–237, 1991.

SCRIBNER, S.J.; WEATHERHEAD, P. J. Locomotion and antipredator behavior in three species of semi-aquatic snakes, *Can J Zool*, v. 73, p. 321–329, 1995.

SHINE, R.; MADSEN, T. Is thermoregulation unimportant for most reptiles? An example using water pythons (*Liasis fuscus*) in tropical Australia. *Physiological Zoology*, v. 69, n. 2, p. 252–269, 1996.

SHINE, R.; OLSSON, M. M.; LEMASTER, M. P.; MOORE, I. T.; MASON, R. T. Effects of sex, body size, temperature, and location on the antipredator tactics of free-ranging gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*, Colubridae), *Behavioral Ecology*, v 11, n 3, p. 239–245, 2000.

SHINE, R.; SUN, L. X.; KEARNEY, M.; FITZGERALD M. Thermal correlates of foraging-site selection by Chinese pit-vipers (*Gloydus shedaoensis*, Viperidae). *Journal of thermal Biology*, v. 27, n. 5, p. 405-412, 2002.

SIH, A.; BELL, A. M.; JOHNSON, J. C.; ZIEMBA R. E.; Behavioral Syndromes: An Integrative Overview, *The Quarterly Review of Biology*, v. 79, n. 3, p. 241-277, 2004.

SIH, A.; COTE, J.; EVANS, M.; FOGARTY, S.; PRUITT, J. Ecological implications of behavioural syndromes, *Ecology Letters*, v. 15, p. 278–289, 2012.

STANKOWICH, T.; BLUMSTEIN, D. T. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 272, n. 1581, p. 2627–2634, 2005.

STEVENSON, R. D.; PETERSON, C. R.; TSUJI, J. S. The Thermal Dependence of Locomotion, Tongue Flicking, Digestion, and Oxygen Consumption in the Wandering Garter Snake. *Physiological Zoology*, v. 58, n. 1, p. 46–57, 1985.

STEVENSON, R. D.; PETERSON, C. R.; TSUJI, J. S. The Thermal Dependence of Locomotion, Tongue Flicking, Digestion, and Oxygen Consumption in the Wandering Garter Snake. *Physiological Zoology*, v. 58, n. 1, p. 46–57, 1985.

SÃO PEDRO, V. de A.; PIRES, M. R. S. As serpentes da região de Ouro Branco, extremo sul da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais. *Revista Ceres*, v. 56, p. 166-171, 2009. Disponível em: <<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=305226730009>>.

TORRELLA-VIERA, N. F. Atividade diária de dipsadídeos neotropicais. 2014. 58 f. Dissertação de Mestrado - Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, 2014. Disponível em: <<http://hdl.handle.net/11449/110982>>.

TOZETTI, A. M.; MARTINS, M.; MOTTA-JUNIOR, J. C. *Oxyrhopus guibei* Predation. *Herpetological Review*, v. 35, n. 2, p. 2004.

VERBEEK, M. E. M.; GOEDE, P. D.; DRENT P. J; WIEPKEMA. P.R. Individual Behavioural Characteristics and Dominance in Avian Groups of Great Tits. *Behaviour*, v. 136, n. 1, p. 23–48, 1999.

WHITAKER, P. B.; ELLIS, K.; SHINE, R. The defensive strike of the Eastern Brownsnake, *Pseudonaja textilis* (Elapidae). *Functional Ecology*, v. 14, n. 1, p. 25–31, 2000.

WILSON, D. S.; COLEMAN, K.; CLARK, A. B.; BIEDERMAN, L. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology*, v. 107, n. 3, p. 250–260, 1993.

WILSON, D S.; CLARK, A. B.; COLEMAN, K.; DEARSTINE, T. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 9, n. 11, p. 442–446, 1994.

APÊNDICE A – GRADIENTE TERMAL 8-50°C

DATA	INDIVÍDUO	QUADRANTE	TEMPERATURA (C°)	TEMPO PERMANENCIA (s)	PROPORÇÃO	TEMPO TOTAL (s)	SEXO
16/11/2017	i6	1	12,4	0	0,00	11809	F
16/11/2017	i6	2	17,9	0	0,00	11809	F
16/11/2017	i6	3	18,7	11687	0,99	11809	F
16/11/2017	i6	4	20,7	114	0,01	11809	F
16/11/2017	i6	5	22,5	8	0,00	11809	F
16/11/2017	i6	6	24,8	0	0,00	11809	F
16/11/2017	i6	7	28,3	0	0,00	11809	F
16/11/2017	i6	8	33,5	0	0,00	11809	F
16/11/2017	i6	9	40,4	0	0,00	11809	F
16/11/2017	i6	10	48,9	0	0,00	11809	F
16/11/2017	i5	1	12,4	0	0,00	11807	M
16/11/2017	i5	2	17,9	0	0,00	11807	M
16/11/2017	i5	3	18,7	181	0,02	11807	M
16/11/2017	i5	4	20,7	11619	0,98	11807	M
16/11/2017	i5	5	22,5	8	0,00	11807	M
16/11/2017	i5	6	24,8	0	0,00	11807	M
16/11/2017	i5	7	28,3	0	0,00	11807	M
16/11/2017	i5	8	33,5	0	0,00	11807	M
16/11/2017	i5	9	40,4	0	0,00	11807	M
16/11/2017	i5	10	48,9	0	0,00	11807	M
18/11/2017	i7	1	12,4	0	0,00	10728	M
18/11/2017	i7	2	17,9	0	0,00	10728	M
18/11/2017	i7	3	18,7	0	0,00	10728	M
18/11/2017	i7	4	20,7	362	0,03	10728	M
18/11/2017	i7	5	22,5	10366	0,97	10728	M
18/11/2017	i7	6	24,8	0	0,00	10728	M
18/11/2017	i7	7	28,3	0	0,00	10728	M
18/11/2017	i7	8	33,5	0	0,00	10728	M
18/11/2017	i7	9	40,4	0	0,00	10728	M
18/11/2017	i7	10	48,9	0	0,00	10728	M
19/12/2017	i10	1	12,4	0	0,00	10783	M
19/12/2017	i10	2	17,9	0	0,00	10783	M
19/12/2017	i10	3	18,7	1117	0,10	10783	M
19/12/2017	i10	4	20,7	9666	0,90	10783	M
19/12/2017	i10	5	22,5	0	0,00	10783	M
19/12/2017	i10	6	24,8	0	0,00	10783	M
19/12/2017	i10	7	28,3	0	0,00	10783	M
19/12/2017	i10	8	33,5	0	0,00	10783	M
19/12/2017	i10	9	40,4	0	0,00	10783	M
19/12/2017	i10	10	48,9	0	0,00	10783	M
19/12/2017	i8	1	12,4	0	0,00	10795	M
19/12/2017	i8	2	17,9	0	0,00	10795	M
19/12/2017	i8	3	18,7	10691	0,99	10795	M
19/12/2017	i8	4	20,7	104	0,01	10795	M
19/12/2017	i8	5	22,5	0	0,00	10795	M
19/12/2017	i8	6	24,8	0	0,00	10795	M
19/12/2017	i8	7	28,3	0	0,00	10795	M
19/12/2017	i8	8	33,5	0	0,00	10795	M
19/12/2017	i8	9	40,4	0	0,00	10795	M
19/12/2017	i8	10	48,9	0	0,00	10795	M
13/02/2018	i12	1	12,4	0	0,00	10766	F
13/02/2018	i12	2	17,9	0	0,00	10766	F
13/02/2018	i12	3	18,7	0	0,00	10766	F
13/02/2018	i12	4	20,7	0	0,00	10766	F
13/02/2018	i12	5	22,5	9734	0,90	10766	F
13/02/2018	i12	6	24,8	852	0,08	10766	F
13/02/2018	i12	7	28,3	180	0,02	10766	F
13/02/2018	i12	8	33,5	0	0,00	10766	F
13/02/2018	i12	9	40,4	0	0,00	10766	F
13/02/2018	i12	10	48,9	0	0,00	10766	F
09/02/2018	i13	1	12,4	0	0,00	10782	F
09/02/2018	i13	2	17,9	0	0,00	10782	F
09/02/2018	i13	3	18,7	0	0,00	10782	F
09/02/2018	i13	4	20,7	10782	1,00	10782	F
09/02/2018	i13	5	22,5	0	0,00	10782	F
09/02/2018	i13	6	24,8	0	0,00	10782	F
09/02/2018	i13	7	28,3	0	0,00	10782	F
09/02/2018	i13	8	33,5	0	0,00	10782	F
09/02/2018	i13	9	40,4	0	0,00	10782	F
09/02/2018	i13	10	48,9	0	0,00	10782	F
20/02/2018	i14	1	12,4	0	0,00	10766	F
20/02/2018	i14	2	17,9	176	0,02	10766	F
20/02/2018	i14	3	18,7	1879	0,17	10766	F
20/02/2018	i14	4	20,7	8711	0,81	10766	F
20/02/2018	i14	5	22,5	0	0,00	10766	F
20/02/2018	i14	6	24,8	0	0,00	10766	F
20/02/2018	i14	7	28,3	0	0,00	10766	F
20/02/2018	i14	8	33,5	0	0,00	10766	F
20/02/2018	i14	9	40,4	0	0,00	10766	F
20/02/2018	i14	10	48,9	0	0	10766	F

APÊNDICE B – GRADIENTE TERMAL 25-50°C

DATA	INDIVÍDUO	QUADRANTE	TEMPERATURA (C°)	TEMPO PERMANENCIA (s)	PROPORÇÃO	TEMPO TOTAL (s)	SEXO	PONTO INICIAL
25/11/2017	i6	1	25,8	0	0,00	10770	F	MEIO
25/11/2017	i6	2	26,7	312	0,03	10770	F	MEIO
25/11/2017	i6	3	27,3	10087	0,94	10770	F	MEIO
25/11/2017	i6	4	28,1	372	0,03	10770	F	MEIO
25/11/2017	i6	5	29,1	0	0,00	10770	F	MEIO
25/11/2017	i6	6	31	0	0,00	10770	F	MEIO
25/11/2017	i6	7	33,3	0	0,00	10770	F	MEIO
25/11/2017	i6	8	37,1	0	0,00	10770	F	MEIO
25/11/2017	i6	9	43,1	0	0,00	10770	F	MEIO
25/11/2017	i6	10	49,1	0	0,00	10770	F	MEIO
23/11/2017	i5	1	25,8	0	0,00	10678	M	MEIO
23/11/2017	i5	2	26,7	0	0,00	10678	M	MEIO
23/11/2017	i5	3	27,3	591	0,06	10678	M	MEIO
23/11/2017	i5	4	28,1	10087	0,94	10678	M	MEIO
23/11/2017	i5	5	29,1	0	0,00	10678	M	MEIO
23/11/2017	i5	6	31	0	0,00	10678	M	MEIO
23/11/2017	i5	7	33,3	0	0,00	10678	M	MEIO
23/11/2017	i5	8	37,1	0	0,00	10678	M	MEIO
23/11/2017	i5	9	43,1	0	0,00	10678	M	MEIO
23/11/2017	i5	10	49,1	0	0,00	10678	M	MEIO
21/11/2017	i7	1	25,8	0	0,00	10799	M	FRIO
21/11/2017	i7	2	26,7	8583	0,79	10799	M	FRIO
21/11/2017	i7	3	27,3	88	0,01	10799	M	FRIO
21/11/2017	i7	4	28,1	2128	0,20	10799	M	FRIO
21/11/2017	i7	5	29,1	0	0,00	10799	M	FRIO
21/11/2017	i7	6	31	0	0,00	10799	M	FRIO
21/11/2017	i7	7	33,3	0	0,00	10799	M	FRIO
21/11/2017	i7	8	37,1	0	0,00	10799	M	FRIO
21/11/2017	i7	9	43,1	0	0,00	10799	M	FRIO
21/11/2017	i7	10	49,1	0	0,00	10799	M	FRIO
21/12/2017	i10	1	25,8	0	0,00	10724	M	QUENTE
21/12/2017	i10	2	26,7	5828	0,54	10724	M	QUENTE
21/12/2017	i10	3	27,3	4896	0,46	10724	M	QUENTE
21/12/2017	i10	4	28,1	0	0,00	10724	M	QUENTE
21/12/2017	i10	5	29,1	0	0,00	10724	M	QUENTE
21/12/2017	i10	6	31	0	0,00	10724	M	QUENTE
21/12/2017	i10	7	33,3	0	0,00	10724	M	QUENTE
21/12/2017	i10	8	37,1	0	0,00	10724	M	QUENTE
21/12/2017	i10	9	43,1	0	0,00	10724	M	QUENTE
21/12/2017	i10	10	49,1	0	0,00	10724	M	QUENTE
21/12/2017	i8	1	25,8	0	0,00	10734	M	QUENTE
21/12/2017	i8	2	26,7	0	0,00	10734	M	QUENTE
21/12/2017	i8	3	27,3	10620	0,99	10734	M	QUENTE
21/12/2017	i8	4	28,1	114	0,01	10734	M	QUENTE
21/12/2017	i8	5	29,1	0	0,00	10734	M	QUENTE
21/12/2017	i8	6	31	0	0,00	10734	M	QUENTE
21/12/2017	i8	7	33,3	0	0,00	10734	M	QUENTE
21/12/2017	i8	8	37,1	0	0,00	10734	M	QUENTE
21/12/2017	i8	9	43,1	0	0,00	10734	M	QUENTE
21/12/2017	i8	10	49,1	0	0,00	10734	M	QUENTE
16/02/2018	i12	1	25,8	0	0,00	7963	F	FRIO
16/02/2018	i12	2	26,7	51	0,01	7963	F	FRIO
16/02/2018	i12	3	27,3	7735	0,97	7963	F	FRIO
16/02/2018	i12	4	28,1	37	0,00	7963	F	FRIO
16/02/2018	i12	5	29,1	139	0,02	7963	F	FRIO
16/02/2018	i12	6	31	1	0,00	7963	F	FRIO
16/02/2018	i12	7	33,3	0	0,00	7963	F	FRIO
16/02/2018	i12	8	37,1	0	0,00	7963	F	FRIO
16/02/2018	i12	9	43,1	0	0,00	7963	F	FRIO
16/02/2018	i12	10	49,1	0	0,00	7963	F	FRIO
15/02/2018	i13	1	25,8	0	0,00	10752	F	QUENTE
15/02/2018	i13	2	26,7	0	0,00	10752	F	QUENTE
15/02/2018	i13	3	27,3	0	0,00	10752	F	QUENTE
15/02/2018	i13	4	28,1	97	0,01	10752	F	QUENTE
15/02/2018	i13	5	29,1	10601	0,99	10752	F	QUENTE
15/02/2018	i13	6	31	54	0,01	10752	F	QUENTE
15/02/2018	i13	7	33,3	0	0,00	10752	F	QUENTE
15/02/2018	i13	8	37,1	0	0,00	10752	F	QUENTE
15/02/2018	i13	9	43,1	0	0,00	10752	F	QUENTE
15/02/2018	i13	10	49,1	0	0,00	10752	F	QUENTE
22/02/2018	i14	1	25,8	0	0,00	10773	F	MEIO
22/02/2018	i14	2	26,7	0	0,00	10773	F	MEIO
22/02/2018	i14	3	27,3	29	0,00	10773	F	MEIO
22/02/2018	i14	4	28,1	10207	0,95	10773	F	MEIO
22/02/2018	i14	5	29,1	534	0,05	10773	F	MEIO
22/02/2018	i14	6	31	3	0,00	10773	F	MEIO
22/02/2018	i14	7	33,3	0	0,00	10773	F	MEIO
22/02/2018	i14	8	37,1	0	0,00	10773	F	MEIO
22/02/2018	i14	9	43,1	0	0,00	10773	F	MEIO
22/02/2018	i14	10	49,1	0	0,00	10773	F	MEIO

APÊNDICE C – REGRESSÃO DE DIRICHLET

Call:

DirichReg(formula = Y ~ PONTO.INICIAL, data = d_reg)

Beta-Coefficients for variable no. 1: 25.8

Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)

(Intercept) -0.99346 0.67702 -1.467 0.142

PONTO.INICIALMEIO 0.08701 0.87170 0.100 0.920

PONTO.INICIALQUENTE -0.03070 0.87504 -0.035 0.972

Beta-Coefficients for variable no. 2: 26.7

Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)

(Intercept) -0.008245 0.617198 -0.013 0.989

PONTO.INICIALMEIO -0.763827 0.822518 -0.929 0.353

PONTO.INICIALQUENTE -0.559613 0.817738 -0.684 0.494

Beta-Coefficients for variable no. 3: 27.3

Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)

(Intercept) 0.07796 0.61063 0.128 0.898

PONTO.INICIALMEIO -0.06002 0.78934 -0.076 0.939

PONTO.INICIALQUENTE 0.09294 0.78637 0.118 0.906

Beta-Coefficients for variable no. 4: 28.1

Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)

(Intercept) -0.3982 0.6450 -0.617 0.5370

PONTO.INICIALMEIO 1.2973 0.7831 1.657 0.0976 .

PONTO.INICIALQUENTE -0.5106 0.8480 -0.602 0.5471

Beta-Coefficients for variable no. 5: 29.1

Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)

(Intercept) -0.8573 0.6710 -1.278 0.201

PONTO.INICIALMEIO 0.1359 0.8622 0.158 0.875

PONTO.INICIALQUENTE 0.3779 0.8564 0.441 0.659

Beta-Coefficients for variable no. 6: 31

Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)

(Intercept) -0.9913505 0.6769328 -1.464 0.143

PONTO.INICIALMEIO 0.0867695 0.8715885 0.100 0.921

PONTO.INICIALQUENTE -0.0007018 0.8743133 -0.001 0.999

Beta-Coefficients for variable no. 7: 33.3

Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)

(Intercept) -0.99346 0.67702 -1.467 0.142

PONTO.INICIALMEIO 0.08701 0.87170 0.100 0.920

PONTO.INICIALQUENTE -0.03070 0.87504 -0.035 0.972

Beta-Coefficients for variable no. 8: 37.1

Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)

(Intercept) -0.99346 0.67702 -1.467 0.142

PONTO.INICIALMEIO 0.08701 0.87170 0.100 0.920

PONTO.INICIALQUENTE -0.03070 0.87504 -0.035 0.972

Beta-Coefficients for variable no. 9: 43.1

Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)

(Intercept) -0.99346 0.67702 -1.467 0.142

PONTO.INICIALMEIO 0.08701 0.87170 0.100 0.920

PONTO.INICIALQUENTE -0.03070 0.87504 -0.035 0.972

Beta-Coefficients for variable no. 10: 49.1

Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)

(Intercept) -0.99346 0.67702 -1.467 0.142

PONTO.INICIALMEIO 0.08701 0.87170 0.100 0.920

PONTO.INICIALQUENTE -0.03070 0.87504 -0.035 0.972

Significance codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Log-likelihood: 141.2 on 30 df (36 BFGS + 1 NR Iterations)

AIC: -222.4, BIC: -220

Number of Observations: 8

APÊNDICE D – FICHAS DE CAMPO DOS EXPERIMENTOS COMPORTAMENTAIS

indivíduo	tempo	sexo	tempo (min:seg)	comport	distância	qtd mov	função	duração (s)	dardejar (/min)	CRC (cm)	Peso (G)
i5	17,2	m	00:01	A	AF	AT	F	1	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:02	I	N	EST	CR	3	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:05	A	AF	AT	F	1	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:06	AL	N	EST	AM	1	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:07	A	AF	AT	F	1	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:08	P.S	N	EST	AM	2	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:10	A	AF	AT	F	1	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:11	P.S	N	EST	AM	3	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:14	A	AF	AT	F	1	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:15	P.S	N	EST	AM	8	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:23	FD	AF	L	F	10	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:33	E	N	EST	AM	4	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:37	FD	AF	L	F	20	50	70	113,9
i5	17,2	m	00:57	I	N	EST	CR	17	50	70	113,9
i5	17,2	m	01:14	FIM	N/A	N/A	N/A	0	50	70	113,9
i5	24	m	00:01	A	AF	AT	F	1	64	70	113,9
i5	24	m	00:02	E	N	EST	AM	1	64	70	113,9
i5	24	m	00:03	FD	AF	L	F	3	64	70	113,9
i5	24	m	00:06	I	N	EST	CR	4	64	70	113,9
i5	24	m	00:10	A	AF	AT	F	1	64	70	113,9
i5	24	m	00:11	I	N	EST	CR	2	64	70	113,9
i5	24	m	00:13	A	AF	AT	F	1	64	70	113,9
i5	24	m	00:14	I	N	EST	CR	2	64	70	113,9
i5	24	m	00:16	A	AF	AT	F	1	64	70	113,9
i5	24	m	00:17	FR	AF	L	F	3	64	70	113,9
i5	24	m	00:20	FD	AF	L	F	18	64	70	113,9
i5	24	m	00:38	FR	AF	L	F	20	64	70	113,9
i5	24	m	00:58	FD	AF	L	F	18	64	70	113,9
i5	24	m	01:16	FIM	N/A	N/A	N/A	0	64	70	113,9
i5	30,8	m	00:01	A	AF	AT	F	1	37	70	113,9
i5	30,8	m	00:02	I	N	EST	CR	3	37	70	113,9
i5	30,8	m	00:05	A	AF	AT	F	1	37	70	113,9
i5	30,8	m	00:06	I	N	EST	CR	1	37	70	113,9
i5	30,8	m	00:07	ES	AF	AT	F	1	37	70	113,9
i5	30,8	m	00:08	I	N	EST	CR	3	37	70	113,9
i5	30,8	m	00:11	A	AF	AT	F	1	37	70	113,9
i5	30,8	m	00:12	P.S	N	EST	AM	1	37	70	113,9
i5	30,8	m	00:13	ES	AF	AT	F	1	37	70	113,9
i5	30,8	m	00:14	P.S	N	EST	AM	1	37	70	113,9
i5	30,8	m	00:15	E	N	EST	AM	1	37	70	113,9
i5	30,8	m	00:17	P.s	N	EST	AM	1	37	70	113,9
i5	30,8	m	00:18	FR	AF	L	F	57	37	70	113,9
i5	30,8	m	01:15	FIM	N/A	N/A	N/A	0	37	70	113,9
i6	17,2	f	00:01	AL	N	EST	AM	4	NV	81	220,7
i6	17,2	f	00:05	MOV	AP	L	AM	13	NV	81	220,7
i6	17,2	f	00:18	FD	AF	L	F	42	NV	81	220,7
i6	17,2	f	01:00	I	N	EST	CR	6	NV	81	220,7
i6	17,2	f	01:06	FD	AF	L	F	4	NV	81	220,7
i6	17,2	f	01:10	FIM	N/A	N/A	N/A	0	NV	81	220,7
i6	24	f	00:01	A	AF	AT	F	3	22	81	220,7
i6	24	f	00:04	E	N	EST	AM	2	22	81	220,7
i6	24	f	00:06	A	AF	AT	F	1	22	81	220,7
i6	24	f	00:07	MOV	AP	L	AM	3	22	81	220,7
i6	24	f	00:10	A	AF	AT	F	3	22	81	220,7
i6	24	f	00:13	AL	N	EST	AM	2	22	81	220,7
i6	24	f	00:15	A	AF	AT	F	1	22	81	220,7
i6	24	f	00:16	I	N	EST	CR	5	22	81	220,7
i6	24	f	00:21	A	AF	AT	F	1	22	81	220,7
i6	24	f	00:22	FD	N	L	F	59	22	81	220,7
i6	24	f	01:21	FIM	N/A	N/A	N/A	0	22	81	220,7
i6	30,8	f	00:01	A	AF	AT	F	1	59	81	220,7
i6	30,8	f	00:02	AL	N	EST	AM	3	59	81	220,7
i6	30,8	f	00:05	A	AF	AT	F	1	59	81	220,7
i6	30,8	f	00:06	AL	N	EST	AM	2	59	81	220,7
i6	30,8	f	00:08	A	AF	AT	F	1	59	81	220,7
i6	30,8	f	00:09	P.S	N	EST	AM	1	59	81	220,7
i6	30,8	f	00:10	A	AF	AT	F	1	59	81	220,7
i6	30,8	f	00:11	NV	N/A	N/A	N/A	2	59	81	220,7
i6	30,8	f	00:13	AL	N	EST	AM	1	59	81	220,7
i6	30,8	f	00:14	A	AF	AT	F	2	59	81	220,7
i6	30,8	f	00:16	FD	AF	L	F	58	59	81	220,7
i6	30,8	f	01:14	FIM	N/A	N/A	N/A	0	59	81	220,7

FICHAS DE CAMPO DOS EXPERIMENTOS COMPORTAMENTAIS (2)

indivíduo	tempo	sexo	tempo (min:seg)	comport	distância	qtd mov	função	duração (s)	i	CRC (cm)	Peso (G)
17	17,2	m	00:01	I	N	EST	CR	14	16	65	75,1
17	17,2	m	00:15	EC	N	EST	CR	20	16	65	75,1
17	17,2	m	00:35	E.N	N	EST	CR	10	16	65	75,1
17	17,2	m	00:45	FD	AF	L	F	29	16	65	75,1
17	17,2	m	01:14	FIM	N/A	N/A	N/A	0	16	65	75,1
17	24	m	00:01	A	AF	AT	F	1	52	65	75,1
17	24	m	00:02	FD	AF	L	F	3	52	65	75,1
17	24	m	00:05	I	N	EST	CR	1	52	65	75,1
17	24	m	00:06	FD	AF	L	F	2	52	65	75,1
17	24	m	00:08	AL	N	EST	AM	1	52	65	75,1
17	24	m	00:09	A	AF	AT	F	1	52	65	75,1
17	24	m	00:10	FD	AF	L	F	3	52	65	75,1
17	24	m	00:13	AL	N	EST	AM	1	52	65	75,1
17	24	m	00:14	A	AF	AT	F	1	52	65	75,1
17	24	m	00:15	FD	AF	L	F	4	52	65	75,1
17	24	m	00:19	E	N	EST	AM	1	52	65	75,1
17	24	m	00:20	FE	AF	L	F	3	52	65	75,1
17	24	m	00:23	FD	AF	L	F	62	52	65	75,1
17	24	m	01:25	FIM	N/A	N/A	N/A	0	52	65	75,1
17	30,8	m	00:01	A	AF	AT	F	1	30	65	75,1
17	30,8	m	00:02	FD	AF	L	F	1	30	65	75,1
17	30,8	m	00:03	A	AF	AT	F	1	30	65	75,1
17	30,8	m	00:04	FD	AF	L	F	2	30	65	75,1
17	30,8	m	00:06	I	N	EST	CR	3	30	65	75,1
17	30,8	m	00:09	A	AF	AT	F	1	30	65	75,1
17	30,8	m	00:10	I	N	EST	CR	2	30	65	75,1
17	30,8	m	00:12	ES	N	AT	F	1	30	65	75,1
17	30,8	m	00:13	AL	N	EST	AM	2	30	65	75,1
17	30,8	m	00:15	ES	N	AT	F	4	30	65	75,1
17	30,8	m	00:19	FD	AF	L	F	17	30	65	75,1
17	30,8	m	00:36	I	N	EST	CR	3	30	65	75,1
17	30,8	m	00:39	FD	AF	L	F	2	30	65	75,1
17	30,8	m	00:41	I	N	EST	CR	10	30	65	75,1
17	30,8	m	00:51	FD	AF	L	F	25	30	65	75,1
17	30,8	m	01:16	FIM	N/A	N/A	N/A	0	30	65	75,1
17	37,6	m	00:01	A	AF	AT	F	1	NV	65	75,1
17	37,6	m	00:02	I	N	EST	CR	4	NV	65	75,1
17	37,6	m	00:06	A	AF	AT	F	1	NV	65	75,1
17	37,6	m	00:07	I	N	EST	CR	5	NV	65	75,1
17	37,6	m	00:12	A	AF	AT	F	1	NV	65	75,1
17	37,6	m	00:13	AL	N	EST	AM	4	NV	65	75,1
17	37,6	m	00:17	A	AF	AT	F	1	NV	65	75,1
17	37,6	m	00:18	I	N	EST	CR	2	NV	65	75,1
17	37,6	m	00:20	A	AF	AT	F	1	NV	65	75,1
17	37,6	m	00:21	I	N	EST	CR	18	NV	65	75,1
17	37,6	m	00:39	FD	AF	L	F	41	NV	65	75,1
17	37,6	m	01:20	FIM	N/A	N/A	N/A	0	NV	65	75,1
18	17,2	m	00:01	A	AF	AT	F	1	NV	59	70
18	17,2	m	00:02	AL	N	EST	AM	1	NV	59	70
18	17,2	m	00:03	A	AF	AT	F	1	NV	59	70
18	17,2	m	00:04	AL	N	EST	AM	1	NV	59	70
18	17,2	m	00:05	A	AF	AT	F	1	NV	59	70
18	17,2	m	00:06	FD	AF	L	F	2	NV	59	70
18	17,2	m	00:08	A	AF	AT	F	1	NV	59	70
18	17,2	m	00:09	AL	N	EST	AM	1	NV	59	70
18	17,2	m	00:10	A	AF	AT	F	1	NV	59	70
18	17,2	m	00:11	AL	N	EST	AM	5	NV	59	70
18	17,2	m	00:16	FD	AF	L	F	55	NV	59	70
18	17,2	m	01:11	FIM	N/A	N/A	N/A	0	NV	59	70
18	24	m	00:01	ES	AF	AT	F	1	49	59	70
18	24	m	00:02	I	N	EST	CR	3	49	59	70
18	24	m	00:05	AL	N	EST	AM	3	49	59	70
18	24	m	00:08	A	AF	AT	F	2	49	59	70
18	24	m	00:10	AL	N	EST	AM	1	49	59	70
18	24	m	00:11	A	AF	AT	F	1	49	59	70
18	24	m	00:12	AL	N	EST	AM	1	49	59	70
18	24	m	00:13	FD	AF	L	F	6	49	59	70
18	24	m	00:19	ES	AF	AT	F	1	49	59	70
18	24	m	00:20	I	N	EST	CR	1	49	59	70
18	24	m	00:21	FD	AF	L	F	3	49	59	70
18	24	m	00:24	FR	AF	L	F	4	49	59	70
18	24	m	00:28	FD	AF	L	F	51	49	59	70
18	24	m	01:19	FIM	N/A	N/A	N/A	0	49	59	70
18	30,8	m	00:01	ES	AF	AT	F	1	53	59	70
18	30,8	m	00:02	AL	N	EST	AM	2	53	59	70
18	30,8	m	00:04	ES	AF	AT	F	1	53	59	70
18	30,8	m	00:05	EC	N	EST	CR	4	53	59	70
18	30,8	m	00:09	ES	AF	AT	F	1	53	59	70
18	30,8	m	00:10	AL	N	EST	AM	3	53	59	70
18	30,8	m	00:13	A	AF	AT	F	1	53	59	70
18	30,8	m	00:14	EC	N	EST	CR	5	53	59	70
18	30,8	m	00:19	I	N	EST	CR	6	53	59	70
18	30,8	m	00:24	FD	AF	L	F	50	53	59	70
18	30,8	m	01:14	FIM	N/A	N/A	N/A	0	53	59	70
18	37,6	m	00:01	A	AF	AT	F	1	67	59	70
18	37,6	m	00:02	FD	AF	L	F	12	67	59	70
18	37,6	m	00:14	A	AF	AT	F	1	67	59	70
18	37,6	m	00:15	FD	AF	L	F	1	67	59	70
18	37,6	m	00:16	A	AF	AT	F	1	67	59	70
18	37,6	m	00:17	FD	AF	L	F	60	67	59	70
18	37,6	m	01:17	FIM	N/A	N/A	N/A	0	67	59	70

FICHAS DE CAMPO DOS EXPERIMENTOS COMPORTAMENTAIS (3)

indivíduo	tempo	sexo	tempo (min:seg)	comport	distância	qtd mov	função	duração (s)	i	CRC (cm)	Peso (G)
i9	17,2	f	00:01	A	AF	AT	F	1	33	85	143,8
i9	17,2	f	00:02	AL	N	EST	AM	2	33	85	143,8
i9	17,2	f	00:04	A	AF	AT	F	1	33	85	143,8
i9	17,2	f	00:05	AL	N	EST	AM	1	33	85	143,8
i9	17,2	f	00:06	A	AF	AT	F	1	33	85	143,8
i9	17,2	f	00:07	AL	N	EST	AM	1	33	85	143,8
i9	17,2	f	00:08	A	AF	AT	F	1	33	85	143,8
i9	17,2	f	00:09	AL	N	EST	AM	1	33	85	143,8
i9	17,2	f	00:10	A	AF	AT	F	1	33	85	143,8
i9	17,2	f	00:11	FD	AF	L	F	18	33	85	143,8
i9	17,2	f	00:29	I	N	EST	CR	9	33	85	143,8
i9	17,2	f	00:38	FD	AF	L	F	35	33	85	143,8
i9	17,2	f	01:13	FIM	N/A	N/A	N/A	0	33	85	143,8
i9	24	f	00:01	FD	AF	L	F	2	54	85	143,8
i9	24	f	00:03	MOV	AP	L	AM	3	54	85	143,8
i9	24	f	00:06	A	AF	AT	F	1	54	85	143,8
i9	24	f	00:07	AL	N	EST	AM	1	54	85	143,8
i9	24	f	00:08	MOV	AP	L	AM	1	54	85	143,8
i9	24	f	00:09	A	AF	AT	F	1	54	85	143,8
i9	24	f	00:10	FD	AF	L	F	3	54	85	143,8
i9	24	f	00:13	A	AF	AT	F	1	54	85	143,8
i9	24	f	00:14	FD	AF	L	F	63	54	85	143,8
i9	24	f	01:17	FIM	N/A	N/A	N/A	0	54	85	143,8
i9	30,8	f	00:01	A	AF	AT	F	1	54	85	143,8
i9	30,8	f	00:02	FD	AF	L	F	1	54	85	143,8
i9	30,8	f	00:03	AL	N	EST	AM	1	54	85	143,8
i9	30,8	f	00:04	A	AF	AT	F	1	54	85	143,8
i9	30,8	f	00:05	FD	AF	L	F	3	54	85	143,8
i9	30,8	f	00:08	I	N	EST	CR	1	54	85	143,8
i9	30,8	f	00:09	FD	AF	L	F	1	54	85	143,8
i9	30,8	f	00:10	A	AF	AT	F	1	54	85	143,8
i9	30,8	f	00:11	FD	AF	L	F	60	54	85	143,8
i9	30,8	f	01:11	FIM	N/A	N/A	N/A	0	54	85	143,8
i9	37,6	f	00:01	A	AF	AT	F	1	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:02	MOV	AP	L	AM	2	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:04	A	N	AT	F	1	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:05	AL	N	EST	AM	1	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:06	MOV	AP	L	AM	1	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:07	ES	AF	AT	F	1	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:08	E	N	EST	AM	1	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:09	FD	AF	L	F	4	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:13	AL	N	EST	AM	1	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:14	A	AF	AT	F	1	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:15	FD	AF	L	F	1	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:16	AL	N	EST	AM	1	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:18	A	AF	AT	F	1	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:19	FR	AF	L	F	2	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:21	FD	AF	L	F	22	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:43	I	N	EST	CR	5	62	85	143,8
i9	37,6	f	00:48	FD	AF	L	F	30	62	85	143,8
i9	37,6	f	01:18	FIM	N/A	N/A	N/A	0	62	85	143,8
i10	17,2	m	00:01	A	AF	AT	F	1	25	54	64
i10	17,2	m	00:02	EC	N	EST	CR	2	25	54	64
i10	17,2	m	00:04	A	AF	AT	F	1	25	54	64
i10	17,2	m	00:05	EC	N	EST	CR	1	25	54	64
i10	17,2	m	00:06	A	AF	AT	F	1	25	54	64
i10	17,2	m	00:07	EC	N	EST	CR	1	25	54	64
i10	17,2	m	00:08	AC	N	EST	AM	1	25	54	64
i10	17,2	m	00:09	A	AF	AT	F	2	25	54	64
i10	17,2	m	00:11	EC	N	EST	CR	13	25	54	64
i10	17,2	m	00:24	I	N	EST	CR	11	25	54	64
i10	17,2	m	00:35	FD	AF	L	F	5	25	54	64
i10	17,2	m	00:40	I	N	EST	CR	6	25	54	64
i10	17,2	m	00:46	FD	AF	L	F	29	25	54	64
i10	17,2	m	01:15	FIM	N/A	N/A	N/A	0	25	54	64
i10	24	m	00:01	A	AF	AT	F	1	10	54	64
i10	24	m	00:02	AL	N	EST	AM	2	10	54	64
i10	24	m	00:04	A	AF	AT	F	1	10	54	64
i10	24	m	00:05	I	N	EST	CR	2	10	54	64
i10	24	m	00:07	A	AF	AT	F	2	10	54	64
i10	24	m	00:09	EC	N	EST	CR	2	10	54	64
i10	24	m	00:11	A	AF	AT	F	1	10	54	64
i10	24	m	00:12	I	N	EST	CR	60	10	54	64
i10	24	m	01:12	FIM	N/A	N/A	N/A	0	10	54	64
i10	30,8	m	00:01	ES	AF	AT	F	1	14	54	64
i10	30,8	m	00:02	P.S	N	EST	AM	3	14	54	64
i10	30,8	m	00:05	ES	AF	AT	F	3	14	54	64
i10	30,8	m	00:08	I	N	EST	CR	2	14	54	64
i10	30,8	m	00:10	A	AF	AT	F	2	14	54	64
i10	30,8	m	00:12	P.S	N	EST	AM	2	14	54	64
i10	30,8	m	00:14	A	AF	AT	F	1	14	54	64
i10	30,8	m	00:15	E	N	EST	AM	6	14	54	64
i10	30,8	m	00:21	A	AF	AT	F	1	14	54	64
i10	30,8	m	00:22	I	N	EST	CR	56	14	54	64
i10	30,8	m	01:17	FD	AF	L	F	1	14	54	64
i10	30,8	m	01:18	FIM	N/A	N/A	N/A	0	14	54	64
i10	37,6	m	00:01	ES	AF	AT	F	1	NV	54	64
i10	37,6	m	00:02	I	N	EST	CR	2	NV	54	64
i10	37,6	m	00:04	ES	AF	AT	F	1	NV	54	64
i10	37,6	m	00:05	AL	N	EST	AM	1	NV	54	64
i10	37,6	m	00:06	A	AF	AT	F	1	NV	54	64
i10	37,6	m	00:07	AL	N	EST	AM	2	NV	54	64
i10	37,6	m	00:09	ES	AF	AT	F	1	NV	54	64
i10	37,6	m	00:10	AL	N	EST	AM	2	NV	54	64
i10	37,6	m	00:12	ES	AF	AT	F	2	NV	54	64
i10	37,6	m	00:14	P.S	AF	EST	AM	3	NV	54	64
i10	37,6	m	00:17	FD	AF	L	F	58	NV	54	64
i10	37,6	m	01:15	I	N	EST	CR	2	NV	54	64
i10	37,6	m	01:17	FIM	N/A	N/A	N/A	0	NV	100	305

FICHAS DE CAMPO DOS EXPERIMENTOS COMPORTAMENTAIS (4)

indivíduo	temp	sexo	tempo (min:seg)	comport	distância	qtd mov	função	duração (s)	dardejar (/min)	CRC (cm)	Peso (G)
i11	17,2	f	00:01	A	AF	AT	F	1	17	100	305
i11	17,2	f	00:02	AL	N	EST	AM	1	17	100	305
i11	17,2	f	00:03	A	AF	AT	F	1	17	100	305
i11	17,2	f	00:04	AL	N	EST	AM	2	17	100	305
i11	17,2	f	00:06	A	AF	AT	F	2	17	100	305
i11	17,2	f	00:08	EC	N	EST	CR	4	17	100	305
i11	17,2	f	00:12	FD	AF	L	F	62	17	100	305
i11	17,2	f	01:14	FIM	N/A	N/A	N/A	0	17	100	305
i12	17,2	f	00:01	A	AF	AT	F	1	0	82	79,8
i12	17,2	f	00:02	P.S	N	EST	AM	3	0	82	79,8
i12	17,2	f	00:05	A	AF	AT	F	1	0	82	79,8
i12	17,2	f	00:06	P.S	N	EST	AM	7	0	82	79,8
i12	17,2	f	00:13	A	AF	AT	F	1	0	82	79,8
i12	17,2	f	00:14	P.S	N	EST	AM	2	0	82	79,8
i12	17,2	f	00:16	A	AF	AT	F	1	0	82	79,8
i12	17,2	f	00:17	I	N	EST	CR	59	0	82	79,8
i12	17,2	f	01:16	FIM	N/A	N/A	N/A	0	0	82	79,8
i12	24	f	00:01	A	AF	AT	F	1	72	82	79,8
i12	24	f	00:02	FD	AF	L	F	2	72	82	79,8
i12	24	f	00:04	A	AF	AT	F	1	72	82	79,8
i12	24	f	00:05	P.S	N	EST	AM	2	72	82	79,8
i12	24	f	00:07	A	AF	AT	F	1	72	82	79,8
i12	24	f	00:08	P.S	N	EST	AM	1	72	82	79,8
i12	24	f	00:13	A	AF	AT	F	1	72	82	79,8
i12	24	f	00:14	E	N	EST	AM	3	72	82	79,8
i12	24	f	00:17	A	AF	AT	F	1	72	82	79,8
i12	24	f	00:18	I	N	EST	CR	2	72	82	79,8
i12	24	f	00:20	FD	AF	L	F	2	72	82	79,8
i12	24	f	00:22	FR	AF	L	F	11	72	82	79,8
i12	24	f	00:33	FD	AF	L	F	44	72	82	79,8
i12	24	f	01:17	FIM	N/A	N/A	N/A	0	72	82	79,8
i12	30,8	f	00:01	A	AF	AT	F	2	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:03	FD	AF	L	F	2	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:05	AL	N	EST	AM	2	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:07	A	AF	AT	F	1	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:08	I	N	EST	CR	1	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:09	FD	AF	L	F	2	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:11	AL	N	EST	AM	1	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:12	A	AF	AT	F	1	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:13	FD	AF	L	F	2	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:15	ES	AF	AT	F	2	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:17	FD	AF	L	F	2	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:19	AL	N	EST	AM	1	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:20	A	AF	AT	F	1	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:21	I	N	EST	CR	1	53	82	79,8
i12	30,8	f	00:22	FD	AF	L	F	58	53	82	79,8
i12	30,8	f	01:20	FIM	N/A	N/A	N/A	0	53	82	79,8
i12	37,6	f	00:01	FD	AF	L	F	3	18	82	79,8
i12	37,6	f	00:04	A	AF	AT	F	1	18	82	79,8
i12	37,6	f	00:05	AL	N	EST	AM	3	18	82	79,8
i12	37,6	f	00:08	A	AF	AT	F	1	18	82	79,8
i12	37,6	f	00:09	E	N	EST	AM	2	18	82	79,8
i12	37,6	f	00:11	A	AF	AT	F	1	18	82	79,8
i12	37,6	f	00:12	I	N	EST	CR	1	18	82	79,8
i12	37,6	f	00:13	FD	AF	L	F	2	18	82	79,8
i12	37,6	f	00:15	A	AF	AT	F	1	18	82	79,8
i12	37,6	f	00:16	I	N	EST	CR	5	18	82	79,8
i12	37,6	f	00:21	FD	AF	L	F	54	18	82	79,8
i12	37,6	f	01:15	FIM	N/A	N/A	N/A	0	18	82	79,8

FICHAS DE CAMPO DOS EXPERIMENTOS COMPORTAMENTAIS (5)

indivíduo	tempo	sexo	tempo (min:seg)	comport	distância	qtd mov	função	duração (s)	dardej (°/min)	CRC (cm)	Peso (G)
i13	17,2	f	00:01	A	AF	AT	F	1	17	85	142,2
i13	17,2	f	00:02	I	N	EST	CR	2	17	85	142,2
i13	17,2	f	00:04	A	AF	AT	F	1	17	85	142,2
i13	17,2	f	00:05	I	N	EST	CR	2	17	85	142,2
i13	17,2	f	00:07	A	AF	AT	F	1	17	85	142,2
i13	17,2	f	00:08	I	N	EST	CR	2	17	85	142,2
i13	17,2	f	00:10	E	AF	EST	AM	1	17	85	142,2
i13	17,2	f	00:11	EC	N	EST	CR	3	17	85	142,2
i13	17,2	f	00:14	A	AF	AT	F	2	17	85	142,2
i13	17,2	f	00:16	I	N	EST	CR	24	17	85	142,2
i13	17,2	f	00:40	FD	AF	L	F	34	17	85	142,2
i13	17,2	f	01:14	FIM	N/A	N/A	N/A	0	17	85	142,2
i13	24	f	00:01	A	AF	AT	F	1	60	85	142,2
i13	24	f	00:02	E	N	EST	AM	2	60	85	142,2
i13	24	f	00:04	FD	AF	L	F	1	60	85	142,2
i13	24	f	00:05	A	AF	AT	F	1	60	85	142,2
i13	24	f	00:06	FD	AF	L	F	1	60	85	142,2
i13	24	f	00:07	A	AF	AT	F	1	60	85	142,2
i13	24	f	00:08	E	N	EST	AM	2	60	85	142,2
i13	24	f	00:10	A	AF	AT	F	1	60	85	142,2
i13	24	f	00:11	E	N	EST	AM	2	60	85	142,2
i13	24	f	00:13	A	AF	AT	F	1	60	85	142,2
i13	24	f	00:14	E	N	EST	AM	5	60	85	142,2
i13	24	f	00:19	FR	AF	L	F	2	60	85	142,2
i13	24	f	00:21	FD	AF	L	F	59	60	85	142,2
i13	24	f	01:19:00	FIM	N/A	N/A	N/A	0	60	85	142,2
i13	30,8	f	00:01	A	AF	AT	F	1	49	85	142,2
i13	30,8	f	00:02	P.S	N	EST	AM	3	49	85	142,2
i13	30,8	f	00:05	E	N	EST	AM	1	49	85	142,2
i13	30,8	f	00:06	I	N	EST	CR	4	49	85	142,2
i13	30,8	f	00:10	ME	AF	AT	F	1	49	85	142,2
i13	30,8	f	00:11	I	N	EST	CR	3	49	85	142,2
i13	30,8	f	00:14	ES	AF	AT	F	3	49	85	142,2
i13	30,8	f	00:17	EC	N	EST	CR	2	49	85	142,2
i13	30,8	f	00:19	A	AF	AT	F	1	49	85	142,2
i13	30,8	f	00:20	FD	AF	L	F	4	49	85	142,2
i13	30,8	f	00:24	FR	AF	L	F	11	49	85	142,2
i13	30,8	f	00:35	FD	AF	L	F	44	49	85	142,2
i13	30,8	f	01:19	FIM	N/A	N/A	N/A	0	49	85	142,2
i13	37,6	f	00:01	ES	AF	AT	F	1	32	85	142,2
i13	37,6	f	00:02	AL	N	EST	AM	2	32	85	142,2
i13	37,6	f	00:04	E	N	EST	AM	1	32	85	142,2
i13	37,6	f	00:05	I	N	EST	CR	5	32	85	142,2
i13	37,6	f	00:10	A	AF	AT	F	1	32	85	142,2
i13	37,6	f	00:11	I	N	EST	CR	3	32	85	142,2
i13	37,6	f	00:14	A	AF	AT	F	1	32	85	142,2
i13	37,6	f	00:15	I	N	EST	CR	12	32	85	142,2
i13	37,6	f	00:27	FD	AF	L	F	48	32	85	142,2
i13	37,6	f	01:15	FIM	N/A	N/A	N/A	0	32	70	126,9
i14	17,2	f	00:01	A	AF	AT	F	1	3	70	126,9
i14	17,2	f	00:02	EC	N	EST	CR	10	3	70	126,9
i14	17,2	f	00:12	A	AF	AT	F	1	3	70	126,9
i14	17,2	f	00:13	EC	N	EST	CR	3	3	70	126,9
i14	17,2	f	00:16	A	AF	AT	F	1	3	70	126,9
i14	17,2	f	00:17	EC	N	EST	CR	2	3	70	126,9
i14	17,2	f	00:19	A	AF	AT	F	1	3	70	126,9
i14	17,2	f	00:20	I	N	EST	CR	59	3	70	126,9
i14	17,2	f	01:19	FIM	N/A	N/A	N/A	0	3	70	126,9
i14	24	f	00:01	FD	AF	L	F	8	53	70	126,9
i14	24	f	00:09	A	AF	AT	F	1	53	70	126,9
i14	24	f	00:10	FD	AF	L	F	2	53	70	126,9
i14	24	f	00:12	A	AF	AT	F	1	53	70	126,9
i14	24	f	00:13	AL	N	EST	AM	2	53	70	126,9
i14	24	f	00:15	ES	AF	AT	F	1	53	70	126,9
i14	24	f	00:16	I	N	EST	CR	2	53	70	126,9
i14	24	f	00:18	A	AF	AT	F	1	53	70	126,9
i14	24	f	00:19	AL	N	EST	AM	3	53	70	126,9
i14	24	f	00:22	FD	AF	L	F	57	53	70	126,9
i14	24	f	01:19	FIM	N/A	N/A	N/A	0	53	70	126,9
i14	30,8	f	00:01	ES	N	AT	F	1	7	70	126,9
i14	30,8	f	00:02	AL	N	EST	AM	5	7	70	126,9
i14	30,8	f	00:07	A	AF	AT	F	1	7	70	126,9
i14	30,8	f	00:08	I	N	EST	CR	2	7	70	126,9
i14	30,8	f	00:10	A	AF	AT	F	1	7	70	126,9
i14	30,8	f	00:11	AL	N	EST	AM	2	7	70	126,9
i14	30,8	f	00:13	ES	N	AT	F	1	7	70	126,9
i14	30,8	f	00:14	I	N	EST	CR	2	7	70	126,9
i14	30,8	f	00:16	A	AF	AT	F	1	7	70	126,9
i14	30,8	f	00:17	I	N	EST	CR	4	7	70	126,9
i14	30,8	f	00:21	FD	AF	L	F	3	7	70	126,9
i14	30,8	f	00:24	I	N	EST	CR	52	7	70	126,9
i14	30,8	f	01:16	FIM	N/A	N/A	N/A	0	7	70	126,9
i14	37,6	f	00:01	I	N	EST	CR	2	21	70	126,9
i14	37,6	f	00:03	EC	N	EST	CR	14	21	70	126,9
i14	37,6	f	00:17	A	AF	AT	F	4	21	70	126,9
i14	37,6	f	00:18	I	N	EST	CR	8	21	70	126,9
i14	37,6	f	00:26	FD	AF	L	F	22	21	70	126,9
i14	37,6	f	00:48	I	N	EST	CR	32	21	70	126,9
i14	37,6	f	01:20	FIM	N/A	N/A	N/A	0	21	70	126,9

FICHAS DE CAMPO DOS EXPERIMENTOS COMPORTAMENTAIS (6)

indivíduo	tempo	sexo	tempo (min:seg)	comport	distância	qtd mov	função	duração (s)	dardejar (/min)	CRC (cm)	Peso (G)
i15	17,2	m	00:01	A	AF	AT	F	1	1	61	75
i15	17,2	m	00:02	AL	N	EST	AM	3	1	61	75
i15	17,2	m	00:05	EC	N	EST	CR	16	1	61	75
i15	17,2	m	00:21	I	N	EST	CR	54	1	61	75
i15	17,2	m	01:15	FIM	N/A	N/A	N/A	0	1	61	75
i15	24	m	00:01	A	AF	AT	F	1	48	61	75
i15	24	m	00:02	AL	N	EST	AM	1	48	61	75
i15	24	m	00:03	MOV	AP	L	AM	1	48	61	75
i15	24	m	00:04	FD	AF	L	F	1	48	61	75
i15	24	m	00:05	A	AF	AT	F	1	48	61	75
i15	24	m	00:06	I	N	EST	CR	5	48	61	75
i15	24	m	00:11	A	AF	AT	F	1	48	61	75
i15	24	m	00:12	FD	AF	L	F	1	48	61	75
i15	24	m	00:13	AL	N	EST	AM	3	48	61	75
i15	24	m	00:16	A	AF	AT	F	1	48	61	75
i15	24	m	00:17	EC	N	EST	CR	2	48	61	75
i15	24	m	00:19	A	AF	AT	F	1	48	61	75
i15	24	m	00:20	EC	N	EST	CR	11	48	61	75
i15	24	m	00:31	FD	AF	L	F	48	48	61	75
i15	24	m	01:19	FIM	N/A	N/A	N/A	0	48	61	75
i15	30,8	m	00:01	A	AF	AT	F	2	80	61	75
i15	30,8	m	00:03	I	N	EST	CR	3	80	61	75
i15	30,8	m	00:06	ES	AF	AT	F	1	80	61	75
i15	30,8	m	00:07	I	N	EST	CR	2	80	61	75
i15	30,8	m	00:09	A	AF	AT	F	2	80	61	75
i15	30,8	m	00:11	AL	N	EST	AM	4	80	61	75
i15	30,8	m	00:15	A	AF	AT	F	1	80	61	75
i15	30,8	m	00:16	EC	N	EST	CR	2	80	61	75
i15	30,8	m	00:18	FD	AF	L	F	57	80	61	75
i15	30,8	m	01:15	FIM	N/A	N/A	N/A	0	80	61	75
i15	37,6	m	00:01	A	AF	AT	F	1	4	61	75
i15	37,6	m	00:02	AL	N	EST	AM	2	4	61	75
i15	37,6	m	00:04	A	AF	AT	F	1	4	61	75
i15	37,6	m	00:05	FD	AF	L	F	1	4	61	75
i15	37,6	m	00:06	I	N	EST	CR	1	4	61	75
i15	37,6	m	00:07	EC	N	EST	CR	2	4	61	75
i15	37,6	m	00:09	A	AF	AT	F	2	4	61	75
i15	37,6	m	00:11	I	N	EST	CR	56	4	61	75
i15	37,6	m	01:07	FD	AF	L	F	8	4	61	75
i15	37,6	m	01:15	FIM	N/A	N/A	N/A	0	4	61	75

APÊNDICE E – PROPORÇÃO DE TEMPO DAS CATEGORIAS DE COMPORTAMENTO

Indiv.	Temp	AF %	AP %	N %	AT %	EST %	L %	F %	CR %	AM %
i10	17,2	0,53	0,00	0,47	0,07	0,47	0,46	0,53	0,46	0,01
i10	24,0	0,07	0,00	0,93	0,07	0,93	0,00	0,07	0,90	0,03
i10	30,8	0,12	0,00	0,88	0,10	0,88	0,01	0,12	0,74	0,14
i10	37,6	0,88	0,00	0,12	0,08	0,16	0,76	0,84	0,05	0,11
i11	17,2	0,90	0,00	0,10	0,01	0,10	0,01	0,90	0,05	0,04
i12	17,2	0,05	0,00	0,95	0,05	0,95	0,00	0,05	0,79	0,16
i12	24,0	0,89	0,00	0,11	0,07	0,11	0,82	0,89	0,03	0,08
i12	30,8	0,92	0,00	0,08	0,09	0,08	0,84	0,92	0,03	0,05
i12	37,6	0,85	0,00	0,15	0,05	0,15	0,80	0,85	0,08	0,07
i13	17,2	0,55	0,00	0,45	0,07	0,47	0,47	0,53	0,45	0,01
i13	24,0	0,86	0,00	0,14	0,06	0,14	0,80	0,86	0,00	0,14
i13	30,8	0,83	0,00	0,17	0,08	0,17	0,76	0,83	0,12	0,05
i13	37,6	0,65	0,00	0,29	0,04	0,29	0,62	0,65	0,26	0,04
i14	17,2	0,05	0,00	0,95	0,05	0,95	0,00	0,05	0,95	0,00
i14	24,0	0,91	0,00	0,09	0,05	0,09	0,86	0,91	0,03	0,06
i14	30,8	0,08	0,00	0,92	0,07	0,89	0,04	0,11	0,80	0,09
i14	37,6	0,32	0,00	0,68	0,05	0,68	0,27	0,32	0,68	0,00
i15	17,2	0,01	0,00	0,99	0,01	0,99	0,00	0,01	0,95	0,04
i15	24,0	0,71	0,01	0,28	0,06	0,28	0,65	0,71	0,23	0,06
i15	30,8	0,85	0,00	0,15	0,08	0,15	0,77	0,85	0,09	0,05
i15	37,6	0,18	0,00	0,82	0,05	0,82	0,12	0,18	0,80	0,03
i5	17,2	0,48	0,00	0,52	0,07	0,52	0,41	0,48	0,27	0,25
i5	24,0	0,88	0,00	0,12	0,05	0,12	0,83	0,88	0,11	0,01
i5	30,8	0,85	0,00	0,15	0,07	0,15	0,78	0,85	0,10	0,05
i6	17,2	0,67	0,19	0,14	0,00	0,14	0,86	0,67	0,09	0,25
i6	24,0	0,11	0,04	0,85	0,11	0,11	0,78	0,85	0,06	0,09
i6	30,8	0,90	0,00	0,10	0,08	0,10	0,82	0,90	0,00	0,10
i7	17,2	0,40	0,00	0,60	0,00	0,60	0,40	0,40	0,60	0,00
i7	24,0	0,95	0,00	0,05	0,04	0,05	0,92	0,95	0,01	0,04
i7	30,8	0,67	0,00	0,33	0,11	0,27	0,63	0,73	0,24	0,03
i7	37,6	0,58	0,00	0,42	0,06	0,42	0,52	0,58	0,37	0,05
i8	17,2	0,89	0,00	0,11	0,07	0,11	0,81	0,89	0,00	0,11
i8	24,0	0,88	0,00	0,12	0,06	0,12	0,82	0,88	0,05	0,06
i8	30,8	0,73	0,00	0,27	0,05	0,27	0,68	0,73	0,20	0,07
i8	37,6	1,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,96	1,00	0,00	0,00
i9	17,2	0,81	0,00	0,19	0,07	0,19	0,74	0,81	0,13	0,07
i9	24,0	0,93	0,05	0,01	0,04	0,01	0,95	0,93	0,00	0,07
i9	30,8	0,97	0,00	0,03	0,04	0,03	0,93	0,97	0,01	0,01
i9	37,6	0,83	0,04	0,13	0,07	0,12	0,82	0,84	0,07	0,09

APÊNDICE F – QUANTIDADE DE COMPORTAMENTO

Indiv	Sex	CRC (cm)	Tem	AF	AP	N	AT	EST	L	F	CR	AM	Total de comportamento	dardejar
i7	m	65	17,2	1	0	3	0	3	1	1	3	0	4	16
i7	m	65	24	9	0	4	3	4	6	9	1	3	13	52
i7	m	65	30,8	8	0	7	5	5	5	10	4	1	15	30
i7	m	65	37,6	6	0	5	5	5	1	6	4	1	11	nv
i5	m	70	17,2	7	0	5	7	7	2	7	2	5	14	50
i5	m	70	24,0	9	0	4	4	4	5	9	3	1	13	64
i5	m	70	30,8	6	0	5	7	7	1	6	3	4	13	37
i6	f	81	17,2	2	1	2	0	2	3	2	1	2	5	nv
i6	f	81	24,0	5	1	4	5	3	2	6	1	3	10	22
i6	f	81	30,8	6	0	4	5	4	1	6	0	4	10	59
i8	m	59	17,2	7	0	4	5	4	2	7	0	4	11	nv
i8	m	59	24,0	8	0	5	4	5	4	8	2	3	13	49
i8	m	59	30,8	5	0	5	4	5	1	5	3	2	10	53
i8	m	59	37,6	6	0	0	3	0	3	6	0	0	6	67
i9	f	85	17,2	7	0	5	5	5	2	7	1	4	12	33
i9	f	85	24	6	2	1	3	1	5	6	0	3	9	54
i9	f	85	30,8	7	0	2	3	2	4	7	1	1	9	54
i9	f	85	37,6	9	2	6	5	5	7	10	1	6	17	62
i10	m	54	17,2	6	0	7	4	7	2	6	6	1	13	25
i10	m	54	24	4	0	4	4	4	0	4	3	1	8	10
i10	m	54	30,8	6	0	5	5	5	1	6	2	3	11	14
i10	m	54	37,6	7	0	5	5	6	1	6	2	4	12	nv
i11	f	100	17,2	4	0	3	3	3	1	4	1	2	7	17
i12	f	82	17,2	4	0	4	4	4	0	4	1	3	8	0
i12	f	82	24	9	0	4	5	4	4	9	1	3	13	72
i12	f	82	30,8	10	0	5	5	5	5	10	2	3	15	53
i12	f	82	37,6	7	0	4	4	4	3	7	2	2	11	18
i13	f	85	17,2	6	0	5	4	6	1	5	5	1	11	17
i13	f	85	24	9	0	4	5	4	4	9	0	4	13	60
i13	f	85	30,8	7	0	5	4	5	3	7	3	2	12	49
i13	f	85	37,6	4	0	5	3	5	1	4	3	2	9	32
i14	f	60	17,2	4	0	4	4	4	0	4	4	0	8	3
i14	f	60	24	7	0	3	4	3	3	4	4	0	10	53
i14	f	60	30,8	3	0	9	5	6	1	6	4	2	10	7
i14	f	60	37,6	2	0	4	1	4	1	2	4	0	6	21
i15	m	70	17,2	1	0	3	1	3	0	1	2	1	4	1
i15	m	70	24	8	1	5	5	5	4	8	3	3	14	48
i15	m	70	30,8	5	0	4	4	4	1	5	3	1	9	80
i15	m	70	37,6	5	0	4	3	4	2	5	3	1	9	4

APÊNDICE G – TESTES ESTATÍSTIOS DARDEJAR

Modname	K	AICc	Delta_AIC	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
temp_sex	17	461,283	0	1	1	-196,642	1
temp	5	518,1486	56,86561	4,49E-13	4,49E-13	-253,074	1
temp_sex	9	518,6385	57,35551	3,51E-13	3,51E-13	-246,858	1
temp_sex	6	519,9515	58,66848	1,82E-13	1,82E-13	-252,527	1
temp_sex	7	520,0064	58,72335	1,77E-13	1,77E-13	-251,003	1
temp_con	6	521,0248	59,7418	1,06E-13	1,06E-13	-253,064	1
temp_con	9	529,386	68,10302	1,63E-15	1,63E-15	-252,231	1
null	2	658,2985	197,0154	1,65E-43	1,65E-43	-326,967	1
sexo	3	660,5798	199,2968	5,29E-44	5,29E-44	-326,915	1
comp	3	660,6023	199,3193	5,23E-44	5,23E-44	-326,926	1
sexo_com	4	661,731	200,448	2,97E-44	2,97E-44	-326,22	1
sexo_com	5	662,9766	201,6936	1,6E-44	1,6E-44	-325,488	1

term	estimate	std.error	statistic	p.value	group
(Intercept)	1,983323	0,290034	6,838253	8,02E-12	fixed
sexom	2,023076	0,430763	4,696497	2,65E-06	fixed
temp24	2,131411	0,314513	6,776851	1,23E-11	fixed
temp30.8	1,198056	0,350224	3,420825	0,000624	fixed
temp37.6	1,329661	0,283773	4,685647	2,79E-06	fixed
comp_sc	0,540201	0,211342	2,556047	0,010587	fixed
sexom:ter	-1,72849	0,398119	-4,34163	1,41E-05	fixed
sexom:ter	-1,29532	0,440563	-2,94016	0,00328	fixed
sexom:ter	-21,496	3,753313	-5,72721	1,02E-08	fixed
sexom:coi	0,587249	0,389288	1,50852	0,131422	fixed
temp24:cc	-0,87079	0,310748	-2,80224	0,005075	fixed
temp30.8:	0,162676	0,356999	0,455676	0,648623	fixed
temp37.6:	-0,39536	0,269031	-1,46956	0,141681	fixed
sexom:ter	0,345588	0,477541	0,723683	0,46926	fixed
sexom:ter	-1,11562	0,466266	-2,39267	0,016726	fixed
sexom:ter	-16,9233	3,069955	-5,51255	3,54E-08	fixed
sd_(Inter	0,222293	#N/D	#N/D	#N/D	ind

APÊNDICE H – TESTES ESTATÍSTICOS: DISTANCIAMENTO “NEUTRO”

Modname	K	AICc	Delta_AIC	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
comp	3	150,8189	0	1	0,258792	-72,0458	0,258792
null	2	151,4777	0,658825	0,719346	0,186161	-73,5624	0,444953
sexo	3	151,5439	0,724941	0,695955	0,180108	-72,4083	0,625061
temp_con	4	153,2004	2,381476	0,303997	0,078672	-71,9752	0,703733
sexo_com	4	153,3352	2,516271	0,284183	0,073544	-72,0426	0,777278
temp	3	153,5936	2,774653	0,249742	0,064631	-73,4331	0,841909
temp_sex	4	153,8094	2,990495	0,224193	0,058019	-72,2797	0,899928
temp_con	5	154,7471	3,928193	0,140283	0,036304	-71,4058	0,936232
temp_sex	5	155,6119	4,792975	0,091037	0,02356	-71,8382	0,959792
temp_sex	5	155,8702	5,051266	0,080008	0,020705	-71,9673	0,980497
sexo_com	5	156,0016	5,182737	0,074917	0,019388	-72,0331	0,999885
temp_sex	9	166,2639	15,445	0,000443	0,000115	-70,7986	1

term	estimate	std.error	statistic	p.value	group
(Intercept)	1,51169	0,077751	19,44281	3,35E-84	fixed
comp_sc	-0,13529	0,078066	-1,73301	0,083094	fixed
sd_(Intercept)	0	#N/D	#N/D	#N/D	ind

**APÊNDICE I – TESTES ESTATÍSTICOS: DISTANCIAMENTO
“AFASTAMENTO”**

Modname	K	AICc	Delta_AIC	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
null	2	187,2143	0	1	0,347303	-91,4405	0,347303
sexo	3	188,8474	1,633037	0,441968	0,153497	-91,0808	0,500799
temp	3	188,933	1,718637	0,423451	0,147066	-91,1236	0,647865
comp	3	189,3513	2,136987	0,343526	0,119307	-91,3328	0,767172
temp_sex	4	190,7699	3,555583	0,169011	0,058698	-90,7967	0,82587
sexo_com	4	191,0849	3,870578	0,144383	0,050144	-90,9542	0,876014
temp_con	4	191,2921	4,077795	0,130172	0,045209	-91,0578	0,921224
temp_con	5	192,4778	5,263427	0,071955	0,02499	-90,3298	0,946214
temp_sex	5	192,9953	5,78096	0,05555	0,019293	-90,5886	0,965506
temp_sex	5	193,0532	5,838875	0,053964	0,018742	-90,6175	0,984248
sexo_com	5	193,436	6,221633	0,044565	0,015477	-90,8089	0,999726
temp_sex	9	201,5007	14,28636	0,00079	0,000274	-88,6469	1

term	estimate	std.error	statistic	p.value	group
(Intercept)	1,787477	0,065512	27,28465	6,5E-164	fixed
sd_(Intercept)	0	#N/D	#N/D	#N/D	ind

APÊNDICE J – TESTES ESTATÍSTICOS FUNÇÃO APARENTE: “AMEAÇA”

Modname	K	AICc	Delta_AIC	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
null	2	118,6137	0	1	0,542428	-57,1133	0,542428
sexo	3	120,7606	2,146885	0,34183	0,185418	-56,9803	0,727846
comp	3	120,7626	2,148844	0,341495	0,185236	-56,9813	0,913082
sexo_com	4	123,3235	4,709776	0,094904	0,051479	-56,9721	0,964561
temp	5	125,8786	7,264865	0,026452	0,014348	-56,8679	0,978909
sexo_com	5	126,0755	7,461763	0,023972	0,013003	-56,9663	0,991912
temp_sex	6	128,6088	9,99504	0,006755	0,003664	-56,7488	0,995576
temp_con	6	128,6354	10,0217	0,006665	0,003615	-56,7622	0,999191
temp_sex	7	131,8013	13,18759	0,001369	0,000742	-56,7468	0,999934
temp_sex	9	137,6818	19,06807	7,23E-05	3,92E-05	-56,0909	0,999973
temp_con	9	138,4457	19,83194	4,94E-05	2,68E-05	-56,4728	1
temp_sex	17	178,0419	59,42815	1,25E-13	6,76E-14	-52,8959	1

term	estimate	std.error	statistic	p.value	group
(Intercept	0,925601	0,130262	7,105704	1,2E-12	fixed
sd_(Intercept	0,172707	#N/D	#N/D	#N/D	ind

APÊNDICE K – TESTES ESTATÍSTICOS FUNÇÃO APARENTE: “CRÍPTICO”

Modname	K	AICc	Delta_AIC	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
comp	3	119,0709	0	1	0,502127	-56,1217	0,502127
sexo_com	4	121,3555	2,284559	0,319091	0,160224	-55,9634	0,662351
sexo	3	122,0358	2,964889	0,227082	0,114024	-57,6041	0,776375
null	2	122,2462	3,175292	0,204406	0,102638	-58,9231	0,879012
temp_con	6	123,6823	4,611349	0,099692	0,050058	-54,2257	0,92907
sexo_com	5	124,0955	5,024558	0,081083	0,040714	-55,9366	0,969784
temp_sex	7	126,6582	7,587338	0,022513	0,011304	-54,0891	0,981088
temp_sex	6	126,9336	7,862718	0,019617	0,00985	-55,8514	0,990939
temp	5	127,3044	8,23346	0,016298	0,008184	-57,5411	0,999122
temp_con	9	131,9891	12,91814	0,001566	0,000786	-53,0815	0,999909
temp_sex	9	136,2949	17,22397	0,000182	9,13E-05	-55,2344	1
temp_sex	17	174,882	55,81108	7,6E-13	3,82E-13	-50,041	1

term	estimate	std.error	statistic	p.value	group
(Intercept)	0,898464	0,113853	7,89143	2,99E-15	fixed
comp_sc	-0,27601	0,116559	-2,36802	0,017884	fixed
sd_(Intercept)	0	#N/D	#N/D	#N/D	ind

APÊNDICE L – TESTES ESTATÍSTICOS FUNÇÃO APARENTE: “FUGA”

Modname	K	AICc	Delta_AIC	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
null	2	189,3616	0	1	0,359067	-92,5141	0,359067
temp	5	190,6692	1,307576	0,520072	0,186741	-89,4255	0,545808
sexo	3	191,1797	1,818122	0,402902	0,144669	-92,247	0,690477
comp	3	191,5364	2,174819	0,337089	0,121037	-92,4253	0,811514
temp_sex	6	192,8687	3,507106	0,173158	0,062175	-89,1219	0,87369
temp_con	6	193,309	3,947393	0,138942	0,04989	-89,342	0,923579
sexo_com	4	193,5171	4,155471	0,125213	0,04496	-92,1703	0,968539
temp_sex	7	195,5976	6,236039	0,044245	0,015887	-88,9924	0,984426
sexo_com	5	196,1413	6,779752	0,033713	0,012105	-92,1616	0,996531
temp_con	9	199,5935	10,23189	0,006	0,002155	-87,6933	0,998686
temp_sex	9	200,5822	11,22056	0,00366	0,001314	-88,1876	1
temp_sex	17	232,8621	43,5005	3,58E-10	1,29E-10	-84,8596	1

term	estimate	std.error	statistic	p.value	group
(Intercept)	1,804499	0,064957	27,7799	7,6E-170	fixed
sd_(Intercept)	0	#N/D	#N/D	#N/D	ind

**APÊNDICE M – TESTES ESTATÍSTICOS QUANTIDADE DE MOVIMENTO:
“ATIVO NO LUGAR”**

Modname	K	AICc	Delta_AIC	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
null	2	136,4225	0	1	0,538112	-66,0294	0,538112
comp	3	138,5545	2,132038	0,344377	0,185313	-65,9023	0,723425
sexo	3	138,6162	2,193664	0,333927	0,17969	-65,9331	0,903115
sexo_com	4	141,0944	4,671893	0,096719	0,052046	-65,902	0,955161
temp	5	143,1504	6,727869	0,034599	0,018618	-65,5752	0,973779
sexo_com	5	143,5759	7,153448	0,027967	0,015049	-65,788	0,988828
temp_com	6	145,7222	9,299669	0,009563	0,005146	-65,4128	0,993974
temp_sex	6	145,8415	9,418966	0,009009	0,004848	-65,4725	0,998822
temp_sex	7	148,8225	12,40001	0,002029	0,001092	-65,4113	0,999914
temp_com	9	155,232	18,80953	8,23E-05	4,43E-05	-65,1545	0,999959
temp_sex	9	155,3688	18,9463	7,69E-05	4,14E-05	-65,2229	1
temp_sex	17	194,8453	58,42277	2,06E-13	1,11E-13	-63,4226	1

term	estimate	std.error	statistic	p.value	group
(Intercept)	1,433761	0,081379	17,61835	1,78E-69	fixed
sd_(Intercept)	0	#N/D	#N/D	#N/D	ind

**APÊNDICE N – TESTES ESTATÍSTICOS QUANTIDADE DE MOVIMENTO:
“ESTÁTICO”**

Modname	K	AICc	Delta_AIC	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
comp	3	147,9692	0	1	0,266196	-70,6209	0,266196
sexo	3	148,4604	0,491221	0,782227	0,208225	-70,8666	0,474421
null	2	148,8668	0,897643	0,63838	0,169934	-72,2569	0,644355
sexo_com	4	150,4286	2,459469	0,29237	0,077828	-70,5893	0,722182
temp_con	4	150,477	2,5078	0,28539	0,075969	-70,6135	0,798152
temp_sex	4	150,9163	2,947179	0,229102	0,060986	-70,8332	0,859138
temp	3	151,1734	3,204258	0,201467	0,05363	-72,2231	0,912767
temp_con	5	152,6526	4,683452	0,096162	0,025598	-70,3586	0,938365
sexo_com	5	153,0144	5,045207	0,08025	0,021362	-70,5394	0,959728
temp_sex	5	153,0908	5,121654	0,077241	0,020561	-70,5777	0,980289
temp_sex	5	153,1821	5,212944	0,073794	0,019644	-70,6233	0,999932
temp_sex	9	164,5267	16,55751	0,000254	6,76E-05	-69,93	1

term	estimate	std.error	statistic	p.value	group
(Intercept)	1,492351	0,078299	19,05975	5,45E-81	fixed
comp_sc	-0,14428	0,080186	-1,79926	0,071978	fixed
sd_(Intercept)	0	#N/D	#N/D	#N/D	ind

**APÊNDICE O – TESTES ESTATÍSTICOS QUANTIDADE DE MOVIMENTO:
“LOCOMOTOR”**

Modname	K	AICc	Delta_AIC	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
null	2	137,0843	0	1	0,357102	-66,3603	0,357102
comp	3	138,8004	1,716093	0,42399	0,151407	-66,0252	0,508509
sexo	3	139,3495	2,265234	0,322189	0,115054	-66,2998	0,623563
temp	3	139,4695	2,385156	0,303438	0,108358	-66,3597	0,731921
temp_com	5	139,9137	2,829443	0,242993	0,086773	-63,9569	0,818695
sexo_com	4	140,9056	3,821299	0,147984	0,052845	-65,8076	0,87154
temp_com	4	141,3037	4,219362	0,121277	0,043308	-66,0067	0,914848
temp_sex	4	141,8873	4,803042	0,09058	0,032346	-66,2985	0,947194
sexo_com	5	142,9824	5,898088	0,05239	0,018708	-65,4912	0,965903
temp_sex	5	143,0015	5,917221	0,051891	0,01853	-65,5008	0,984433
temp_sex	5	143,4858	6,401478	0,040732	0,014545	-65,7429	0,998979
temp_sex	9	148,798	11,71372	0,00286	0,001021	-61,9375	1

term	estimate	std.error	statistic	p.value	group
(Intercept)	0,940719	0,115301	8,158779	3,38E-16	fixed
sd_(Intercept)	0,109913	#N/D	#N/D	#N/D	ind

APÊNDICE P – FICHAS INDIVIDUAIS DOS ANIMAIS ESTUDADOS

Indivíduo	Peso	Rostro cloacal	Chegada Butantan	Chegada Biotério	Origem	Sexo	Obs	Preferência Termal	Teste comportamental
i1	130g		26/08/2017	08/09/2017	Taboão da serra	M		S	
i2	250g		26/08/2017	08/09/2017	Embu-guaçu	F	Trocou de pele	S	
i3	286g		08/11/2017	08/11/2017	Embu das Artes	F		S	
i4	160g	68cm	16/10/2017	19/10/2017	Porto feliz	F		S	
i5	113,90g	70cm	10/11/2017	11/10/2017	Santana do Parnaíba	M		S	S
i6	220,70g	81cm		11/10/2017	São Paulo	F		S	S
i7	75,10g	65cm	10/11/2017	11/10/2017	São Paulo	M		S	S
i8	70g	59cm		10/03/2017	Embu das Artes	M		S	S
i9	143,80g	85cm		26/11/2017	Santana do Parnaíba	F		N	S
i10	64g	54cm	23/11/2017	26/11/2017	Itu	M		S	S
i11	305g	100cm	30/nov	01/12/2017	São Paulo	F		N	17,2°C
i12	79.81g	82cm	15/01/2017	24/01/2018	Itapeirica da Sera	F	Trocou de pele	S	S
i13	142.26	85cm	24/01/2018	24/01/2018	Embu das Artes	F		S	S
i14	126,91	70cm	31/01/2018	06/02/2018	Osasco	F		S	S
i15	73,27 g	61cm	23/02/2018		Itu	M		N	S