UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS

JESSYCA MICHELE CITADINI

A influência da temperatura no comportamento defensivo em *Tomodon dorsatus* (Serpente, Dipsadidae)

Versão corrigida

SÃO PAULO

2011

JESSYCA MICHELE CITADINI

A influência da temperatura no comportamento defensivo em *Tomodon dorsatus* (Serpente, Dipsadidae)

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Mestre em Fisiologia Geral.

Área de concentração: Fisiologia Geral

Orientador: Prof. Dr. Carlos A. Navas Iannini

Versão corrigida, a versão original encontra-se no Instituto de Biociências da USP.

São Paulo

2011

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELO SERVIÇO DE BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS / USP

C581 Citadini, Jessyca Michele
A influência da temperatura no comportamento defensivo em *Tomodon dorsatus* (Serpente, Dipsadidae) / Jessyca Michele Citadini -- São Paulo: J. M. Citadini, 2011.
71p. : il.

Dissertação (Mestrado) – Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Fisiologia.

1. Tomodon dorsatus 2. Serpente 3. Comportamento defensivo 4. Temperatura I. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Fisiologia II. Título.

LC: QL 666.06

CITADINI, J.M. **A influência da temperatura no comportamento defensivo em *Tomodon dorsatus* (Serpente, Dipsadidae)**. Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de mestre em Fisiologia Geral.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Dedicado aos meus pais, ***Iolanda e Luiz***
por todo a amor, exemplo de superação, força,
confiança e por sempre acreditar que os meus sonhos
podiam se tornar realidade.

A vocês serei grata eternamente!

E ao ***Juan Carlos*** *pelo seu amor,*
amizade, incentivo, compreensão, companheirismo,
pela ajuda em diversos momentos e por tornar os
meus dias mais felizes.

Por onde for quero ser seu par!

AGRADECIMENTOS

Agradeço à **Deus** por sempre iluminar os meus caminhos, pela força nos momentos em que mais precisei e por estar tão presente em minha vida.

Aos meus pais **Iolanda** e **Luiz**, à minha irmã **Janaína** e ao meu cunhado **Juliano** pelo carinho, incentivo e ajuda em diversas etapas da minha vida.

Ao Prof. Dr. **Carlos Navas,** pela orientação, amizade, confiança e parceria e pela oportunidade de trabalhar com um novo grupo em seu laboratório... as fascinantes serpentes.

Aos Profs. Drs. **José Eduardo de Carvalho**, **Miguel Trefault Rodrigues** e **Renata Guimarães,** pelas importantes contribuições dadas durante o exame de qualificação.

Aos Profs. Drs. **Márcio Martins**, **Otávio Marques**, **Ricardo Sawaya,** pelos esclarecimentos em diversos momentos deste estudo.

Aos meus **amigos** do laboratório de Ecofisiologia e Fisiologia Evolutiva, por todas as risadas e ajuda em diversos momentos.

Às minhas amigas do Instituto Butantan: **Alê**, **Schunck**, **Cynthia**, **Isa**, **Fabíola** e **Jú**, pela amizade e pelos momentos alegres que me proporcionam.

À **Alessandra Bizerra**, por ser uma grande incentivadora para o mestrado.

À **Jenny**, por sua ajuda técnica no início deste trabalho.

Ao **Instituto Butantan,** em nome de **Wilson Fernandes** pelo empréstimo dos animais.

Aos **funcionários** do Instituto Butantan, em especial ao **Antônio Carlos**, pela separação dos animais e pela ajuda com os dados biométricos.

À **Cnpq** e, posteriormente, à **Fapesp** (processo 2009/04133-0) pelas bolsas concedidas.

À minha mãe **Iolanda** pela captura de lesmas durante a fase “pré-projeto”.

À minha mascote **“Shiva”**, pelos momentos de alegria e companhia durante toda a confecção dessa dissertação.

Ao meu marido **Juan Carlos**, por estar comigo deste o início deste trabalho, pelo seu amor, paciência, ajuda em diversos momentos e por sempre me animar nos momentos difíceis.

Enfim, a **todos** que contribuíram para que este trabalho acontecesse.

“O valor das coisas não está no tempo em que elas duram,
mas na intensidade com que acontecem.
Por isso existem momentos inesquecíveis,
coisas inexplicáveis e pessoas incomparáveis”.

(Fernando Pessoa)

RESUMO

Os vertebrados tetrápodes e ectotérmicos possuem a temperatura do corpo variável de acordo com a temperatura do ambiente. Estudos abordando lagartos e serpentes demonstram que diversos comportamentos ou funções dos vertebrados ectotérmicos sofrem direta ou indiretamente influência da temperatura na adequação biológica (*fitness*) (BARTHOLOMEW, 1982; HUEY, 1982; LILLYWHITE, 1987, MORI; BURGHARDT, 2001). O comportamento antipredatório constitui um caso especial dos comportamentos sabidamente influenciados pela temperatura, pois parece sofrer diversos tipos de alterações em diferentes grupos de tetrápodes ectotérmicos, como salamandras (BRODIE JR.; DUCEY; LEMOS-ESPINAL, 1991), anfíbios anuros (GOMES; BEVIER; NAVAS, 2002), lagartos (RAND, 1964; HERTZ; HUEY; NEVO, 1982; CROWLEY; PIETRUSZKA, 1983) e serpentes (FITCH, 1965; HERCKROTTE,1967; ARNOLD; BENNETT, 1984; SCHIEFFELIN; QUEIROZ, 1991; KEOGH; DESERTO, 1994; MORI; BURGHARDT, 2001). Esses estudos mostram que a temperatura pode afetar as repostas comportamentais tanto em termos de magnitude quanto de qualidade, o que permite supor que as mudanças no tipo de comportamento com a temperatura sejam consistentes com os efeitos da temperatura sobre o desempenho comportamental. O atual estudo testou, mediante uma análise do comportamento, a serpente *Tomodon dorsatus* (Dipsadidae) em diferentes temperaturas corpóreas, quando exposta a um estímulo externo simulando um ataque predatório. Esta espécie foi escolhida por apresentar um rico repertório defensivo (BIZERRA, 1998). Para as análises, os comportamentos defensivos foram classificados em dois grandes grupos: “agressivos” e “passivos ou de escape”, conforme o comportamento apresentado no momento do estímulo. No decorrer do estudo, foi observado que alguns animais eram excessivamente agressivos enquanto que outros eram extremamente propensos à fuga. Por isso, além da classificação inicial, foi feita outra análise que consistiu em classificar os indivíduos em dois grandes grupos: DPA (defesa por agressão) e FCP (defesa via fuga ou comportamento passivo). Neste estudo, observamos que houve uma grande variação individual no que se refere ao comportamento antipredador e essa diferença entre os indivíduos parece ser mais significante quando comparada à variação eventualmente induzida pela temperatura.

Palavras chaves: serpente, temperatura, comportamento defensivo, predador.

ABSTRACT

Tetrapodes and ecotermicos vertebrates have a variable body temperature according to the temperature of the environment. Studies addressing lizards and snakes show that several behavior and functions of ectotermicos vertebrates suffer directly or indirectly influence of temperature on biological adequacy (*fitness*) (BARTHOLOMEW, 1982; HUEY, 1982; LILLYWHITE, 1987, MORI; BURGHARDT, 2001). Anti-predatory behavior constitutes a special case among behaviors influenced by temperature, because it seems to suffer from various types of changes in different groups of tetrápodes ectotermicos as salamanders (BRODIE JR.; DUCEY; LEMOS-ESPINAL, 1991), anuros amphibians (GOMES; BEVIER; NAVAS, 2002), lizards (RAND, 1964; HERTZ; HUEY; NEVO, 1982; CROWLEY; PIETRUSZKA, 1983), and snakes (FITCH, 1965; HERCKROTTE,1967; ARNOLD; BENNETT, 1984; SCHIEFFELIN; QUEIROZ, 1991; KEOGH; DESERTO, 1994; MORI; BURGHARDT, 2001).These studies show that the temperature affects behavioral responses both in terms of magnitude and quality, which suggests that the changes on the type of behavior with temperature be consistent with the effects of temperature on the behavioral performance. The current study tested through an analysis of the behavior *Tomodon dorsatus* snake (Dipsadidae) at different body temperatures when exposed to an external stimulus simulating a predatory attack. This species was chosen because it presents an enriched defensive repertoire (BIZERRA, 1998). For analysis, the defensive behaviors were classified into two main groups: "aggressive" and "passive or escape" as the behavior exhibited when the stimulus. During the study, it was observed that some animals were overly aggressive while others were extremely prone to flight. Therefore, besides the initial classification was made a separate analysis was to classify individual in two groups: DPA and FCP. This division that was useful to analyze the influence of temperature in different animals in their degree of aggressiveness. In this study we found that there was great individual variation in relation to antipredator behavior and the difference between individuals appears to be more significant when compared with the variation may be induced by temperature.

Keywords: snake, temperature, defensive behavior, predator.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Dados referentes ao bote e à fuga nas quatro temperaturas (valor médio ± desvio padrão). 44

Tabela 2: Dados dos coeficientes de agressividade dos indivíduos nas quatro temperaturas, incluindo a média individual e a média dos valores individuais. 46

Tabela 3: Dados dos coeficientes de agressividade ajustados dos indivíduos nas quatro temperaturas. 46

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Animal adulto. 27

Figura 2: Táticas defensivas da serpente *T. dorsatus*: (a) Postura sigmóide, (b) Triangulação da cabeça, (c) Achatamento do corpo, (d) Escancaro de boca, (e) Proteção da cabeça, (f) Fuga.....29

Figura 3: Mapas: (a) do Brasil, em destaque (em azul) o Estado de São Paulo. (b) do Estado de São Paulo representando as cidades com maior número de *Tomodon dorsatus* enviados ao Instituto Butantan (2008 - 2009).....30

Figura 4: Animal colocado no centro da arena experimental. 32

Figura 5: (a) Desenho e (b) foto da arena experimental. 33

Figura 6: Animal sofrendo o estímulo predatório. 34

Figura 7: Gráfico abordando a correlação entre morfologia e comportamento (coeficiente de agressividade) nas diferentes temperaturas experimentais. 39

Figura 8: Relação entre CRC e coeficiente médio de agressividade com a linha de regressão linear, mostrando a equação do gráfico e o valor de R-quadrado. No eixo X, o coeficiente médio de agressividade representa a média do coeficiente de agressividade de cada indivíduo nas quatro temperaturas experimentais. A linha pontilhada representa a imobilidade dos indivíduos, os valores positivos representam os comportamentos agressivos e os valores negativos, os comportamentos passivos ou de fuga. 40

Figura 9: Gráfico representativo da quantidade de comportamentos apresentados pelos indivíduos DPA 41

Figura 10: Gráfico representativo da quantidade de comportamentos apresentados pelos indivíduos FCP.....41

Figura 11: (a) Gráfico com a quantidade de comportamentos apresentados pelos indivíduos (n = 49). (b) Gráfico da variação entre o comportamento agressivo e passivo ou de escape (%) com relação às diferentes temperaturas. 42

Figura 12: Gráfico do coeficiente de agressividade pela distância relativa de percurso, estimada como distância/CRC (cm) percorrida pelos indivíduos no 1°segundo do deslocamento, nas diferentes temperaturas. O eixo X inclui as distâncias medidas quando o animal aproximou (valores positivos) ou afastou (valores negativos) o rostro do ponto inicial do experimento após do estímulo. O eixo Y apresenta o coeficiente de agressividade (ver análise dos dados): os valores positivos são representados pelos comportamentos agressivos (pontos vermelhos), o zero simboliza a imobilidade e os valores negativos os comportamentos passivos ou de escape (pontos azuis). Cada ponto representa um animal, totalizando 49 animais. 43

Figura 13: Relação entre a velocidade do bote de cada indivíduo e a temperatura com a linha de regressão linear, mostrando a equação do gráfico e o valor de R-quadrado. 45

Figura 14: (a) Gráfico com os valores corrigidos de agressão ilustrando a média para cada temperatura. A linha pontilhada indica o valor médio da agressividade ajustada (1,45). (b) Valores da média e do desvio padrão para cada temperatura testada. As barras de erro representam o desvio padrão. 47

Figura 15: Gráfico (a) índice de agressividade (de forma crescente) para cada indivíduo. (b) valores do coeficiente de variação da agressividade média para cada indivíduo. (a1) índice de agressividade para cada indivíduo. (b1) valores do coeficiente de variação da agressividade média (em ordem crescente) para cada indivíduo. As barras de erro representam o erro padrão. 48

LISTA DE ABREVIAÇÕES E SIGLAS

CRC	comprimento rostro-cloacal
CC	comprimento da cauda
M	massa corpórea
PS	postura sigmóide
TC	triangulação da cabeça
AC	achatamento do corpo
EB	escancaro de boca
B	bote
I	imobilidade
F	fuga
SP	São Paulo
A	animal
Ind	indivíduo
Traj	trajetória
Dir	direção
Coef. Ag	coeficiente de agressividade
Coef.AgAj	coeficiente de agressividade ajustado
Gr	gramas
DPA	defesa por agressão
FCP	defesa via fuga ou comportamento passivo
Agress	agressividade

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 18
1.1. A temperatura 18
1.2. O comportamento antipredatório 20
1.3. Os mecanismos defensivos em serpentes 23

2. OBJETIVOS 25

3. MATERIAIS E MÉTODOS 26
3.1. Abordagem geral 26
3.2. Animal de estudo 26
3.3. Comportamento defensivo em Tomodon dorsatus 27
3.4. Testes comportamentais 29

4. ANÁLISE DOS DADOS 36

5. RESULTADOS 38
5.1. A influência da morfologia no comportamento defensivo 38
5.2. A variação individual no comportamento defensivo 40
5.3. A influência da temperatura no comportamento defensivo 42

6. DISCUSSÃO 50
6.1. A influência da morfologia no comportamento defensivo 50
6.2. A variação individual no comportamento defensivo 50
6.3. A influência da temperatura no comportamento defensivo 52

7. CONCLUSÕES 56

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS *57*

APÊNDICES *64*

1.INTRODUÇÃO

1.1. A temperatura

A temperatura ambiental é um dos fatores físicos mais importantes, afetando a fisiologia e a história evolutiva dos tetrápodes ectotérmicos. Contudo, nas diferentes linhagens de anfíbios e répteis, há enorme diversidade em suas biologias termais, ocorrendo desde espécies que possuem temperatura do corpo totalmente variável com a temperatura do ambiente até espécies capazes de termorregular com precisão por meio do comportamento. De acordo com Angilletta, Niewiarowski e Navas (2002), a temperatura corpórea é provavelmente uma das variáveis ecofisiológicas de maior importância para essas linhagens. Tal conclusão é lógica, pois praticamente todos os elementos do comportamento e da fisiologia dos tetrápodes ectotérmicos que têm sido estudados até o momento (seção 1.2) são sensíveis à temperatura do corpo (HUEY; STEVENSON, 1979 e HUEY, 1982), incluindo a locomoção (MCCONNELL; RICHARDS, 1955; BENNETT, 1980; HIRANO; ROME,1984; WEINSTEIN,1998; OJANGUREN; BRANA, 2000), a habilidade de forrageamento (GREENWALD,1974; AYERS; SHINE,1997; CARRIÈRE; BOIVIN,1997), o comportamento de corte (NAVAS; BEVIER, 2001), a função imunológica (MONDAL; RAI, 2001), os receptores sensoriais (STEVENSON; PETERSON;TSUJI, 1985; WERNER, 1976) e as taxas de alimentação e crescimento (WARREN; DAVIS, 1967; DUTTON; FITZPATRICK; HUGHES, 1975; KINGSOLVER; WOODS, 1997).

Em diversas linhagens de squamata, particularmente em lagartos, processos evolutivos têm favorecido a manutenção de uma temperatura corpórea relativamente alta e estável que envolve a integração complexa, sinérgica e equilibrada entre fisiologia e comportamento (BOGERT 1949, 1959). Em pequenos lagartos, a manutenção da temperatura corpórea dentro de limites associados à otimização do desempenho ecológico e comportamental é considerada como fundamental para o sucesso ecológico dos indivíduos (HUEY; SLATKIN, 1976). Embora testes empíricos sejam extremamente difíceis, acredita-se que a temperatura, direta ou indiretamente,

influencie na adequação biológica de muitos vertebrados ectotérmicos (BARTHOLOMEW, 1982; HUEY, 1982; LILLYWHITE, 1987, MORI; BURGHARDT, 2001), pois afeta diversas funções como crescimento, sobrevivência e reprodução dos animais (HUEY; STEVENSON, 1979; HUEY, 1982).

O sucesso em atividades ecológicas relevantes, como captura de presas (Ayres; Shine, 1997) e escape de predadores (HERTZ; HUEY; NEVO, 1982) depende, entre outros fatores, do desempenho locomotor do indivíduo, o qual é influenciado pela temperatura corpórea (HUEY,1982; KOHLSDORF, 2003). Muitos lagartos heliotérmicos empregam como principal tática antipredador, o escape por meio da corrida (GREENE, 1988), sendo que baixas temperaturas corpóreas causam a diminuição da velocidade máxima desse comportamento, como foi observado em diversos estudos (BENNETT, 1980; VAN BERKUM, 1986; MAUTZ; DANIELS; BENNETT, 1992). Por tal razão, o desempenho locomotor tem sido aceito como um bom indicador indireto de adequação biológica (*fitness*) nesses animais. Esta perspectiva tem favorecido estudos sobre influência da temperatura no desempenho comportamental de lagartos (BENNETT, 1980; HERTZ; HUEY; NEVO, 1983; HUEY et al., 1984) e serpentes (HERCKROTTE,1967; OLIVEIRA; MARTINS, 2002). Entretanto, a temperatura pode afetar de diferentes maneiras parâmetros do desempenho comportamental, pois a teoria prediz que nem todos os elementos da contração muscular devem ser igualmente sensíveis à temperatura. Por exemplo, em lagartos, a força na mordida é mantida constante com a temperatura, fato possivelmente associado à dependência deste parâmetro ao número de pontes de actina-miosina e não à dinâmica da contração (HERREL; JAMES; VAN DAMME, 2007). Assim, variações nas condições térmicas podem afetar de maneira assimétrica diversas funções fisiológicas e habilidades comportamentais de lagartos e serpentes.

Pelas razões expostas acima, o sucesso esperado de tentativas de fuga (HECKROTTE, 1967; BENNETT, 1980; CHRISTIAN; TRACY, 1981; HUEY; PIANKA, 1981; HUEY, 1982; COOPER; VITT, 1986; HAILEY; DAVIES, 1986) e, mais geralmente, de diversas estratégias defensivas dos tetrápodes ectotérmicos pode variar em diferentes condições de temperatura corpórea (HERTZ; HUEY; NEVO, 1982; GOODE; DUVALL, 1989; SCHIEFFELIN; DE QUEIROZ, 1991; BURGER,

1998). Por sua vez, o sucesso diferencial poderia ser explicado pelos efeitos da temperatura sobre o tipo e a magnitude das respostas defensivas possíveis. Primeiro, e em termos de mecanismos, a expressão máxima de certos comportamentos, como a locomoção, é afetada pela temperatura quando os processos fisiológicos subjacentes são termodependentes (LILLYWHITE, 1987). Em segundo lugar, já em um contexto evolutivo, por causa da diferente sensibilidade termal de funções fisiológicas, processos de seleção natural podem favorecer a diversidade comportamental dependente da temperatura (CROWLEY; PIETRUSZKA, 1983; HERTZ; HUEY; NEVO, 1982). Por exemplo, no contexto de comportamentos antipredação pode existir vantagem seletiva na ausência de movimentos rápidos quando esses são desfavorecidos pela temperatura baixa do corpo. No geral, respostas menos ativas deveriam ser preferenciais quando as temperaturas corpóreas são baixas (SCHIEFFELIN; QUEIROZ, 1991).

1.2. O comportamento antipredatório

Um evento predatório pode ser dividido em cinco estágios: detecção, identificação, aproximação, subjugação e consumo da presa (ENDLER, 1986). Os animais, de modo geral, tentam evitar o ataque predatório utilizando (quando possível) o escape através da fuga. No entanto, há táticas alternativas como a utilização de elaboradas posturas defensivas, incluída a tanatose. Neste mecanismo de defesa, o animal permanece imóvel até que o perigo cessa (SAZIMA, 1974). Há também diversos exemplos do uso de retaliações agressivas que podem causar danos físicos ao predador (EDMUNDS, 1974). Além disso, o comportamento antipredatório pode sofrer modificações dependentes do contexto ecológico, pois o sucesso de uma estratégia defensiva depende de diversos fatores como a disponibilidade de abrigo, o tipo de predador e a distância entre o predador e a presa (DUVALL; KING; GUTZWILLER, 1985). Finalmente, e como citado na seção anterior, no caso de algumas linhagens de vertebrados ectotérmicos, as respostas antipredação podem ser dependentes da temperatura, visto que a capacidade locomotora varia com a temperatura corporal, afetando a viabilidade de uma fuga.

Mudanças no tipo de comportamento defensivo induzidas pela temperatura têm sido reportadas em vertebrados ectotérmicos tão diversos como salamandras (BRODIE JR.; DUCEY; LEMOS-ESPINAL, 1991), anfíbios anuros (GOMES; BEVIER; NAVAS, 2002), lagartos (RAND, 1964; HERTZ; HUEY;NEVO, 1982; CROWLEY; PIETRUSZKA, 1983) e serpentes (FITCH, 1965; HERCKROTTE,1967; ARNOLD; BENNETT, 1984; SCHIEFFELIN; DE QUEIROZ, 1991; KEOGH; DESERTO, 1994; MORI; BURGHARDT, 2001). Por exemplo, Gomes, Bevier e Navas (2002) mostraram que no anfíbio anuro *Scinax hiemalis* o comportamento antipredatório é influenciado por fatores extrínsecos, como a temperatura ambiente, e por fatores intrínsecos, como a condição fisiológica dos animais. Respostas passivas (tanatose ou imobilidade) são mais frequentes quando as temperaturas corpóreas dos animais são mais baixas e respostas ativas (tentativa de fuga por meio dos saltos) caracterizam temperaturas corpóreas maiores. Fenômenos análogos são observados em lagartos *Anolis* que, ao apresentarem temperaturas corpóreas baixas, aumentam a distância de tolerância ao predador e optam pela fuga estando mais distantes dos mesmos. (RAND, 1964). Outros estudos com lagartos mostraram que algumas espécies mudam seus *displays* defensivos com a temperatura ambiental (HERTZ; HUEY; NEVO, 1982; CROWLEY; PIETRUSZKA, 1983) ou tornam-se mais agressivos e menos propensos à fuga quando a temperatura corpórea é baixa (HERTZ; HUEY; NEVO, 1982). Serpentes ficam mais agressivas, apresentando maior exposição da cabeça e mais tentativas de bote, quando apresentam baixas temperaturas corpóreas (ARNOLD, BENNETT, 1984). Brodie III e Russell (1999) observaram que animais da espécie *Thamnophis ordinoides* rastejam mais lentamente por distâncias menores e realizam menos tentativas de bote quando apresentam baixas temperaturas corpóreas. A temperatura influencia também a frequência de botes desferidos e a taxa de sucesso em acertar a presa (ou no caso de estudos em laboratório, de acertar o estímulo utilizado pelo experimentador). Diversos estudos demonstram que a velocidade do bote também aumenta com a temperatura corpórea (GREENWALD, 1974; SCHIEFFELIN; DE QUEIROZ, 1991; WEBB; SHINE, 1998; WHITAKER; ELLIS; SHINE, 2000).

Em conjunto, a literatura sugere que, em diversas linhagens de tetrápodes ectotérmicos, tanto a qualidade das respostas comportamentais quanto a sua

magnitude podem ser influenciadas pela temperatura. Também é aparente que alguns elementos do desempenho comportamental são mais sensíveis à temperatura do que outros. Assim, o estudo da relação entre as mudanças induzidas pela temperatura nas respostas comportamentais qualitativas (tipo de comportamento) e na função muscular (limites na magnitude das respostas comportamentais) parece fundamental para entender os efeitos da temperatura sobre o comportamento. Em um cenário de otimização, seria esperado que as respostas qualitativas comportamentais variassem de acordo com as modificações da temperatura corpórea. Contudo, existem poucos trabalhos que fazem este tipo de integração conceitual, mesmo quando as bases da mesma foram propostas há mais de 25 anos no estudo de Hertz, Huey e Nevo (1982). Este trabalho, feito com lagartos sob condições de laboratório, verificou que a fuga é mais frequente em altas temperaturas quando os animais são mais rápidos, enquanto que baixas temperaturas aumentam a agressão ao predador potencial.

Recentemente, Herrel, James e Van Damme (2007), complementaram as ideias de Hertz, Huey e Nevo (1982) ao indicar que a força da mordida em lagartos é conservada com a temperatura, evidenciando que a capacidade para a agressão é preservada em condições menos favoráveis para a fuga. O estudo de Hertz, Huey e Nevo (1982), complementado por Herrel, James e Van Damme (2007), levanta uma série de perguntas sobre a evolução da fisiologia termal em vertebrados ectotérmicos. Embora esse estudo realce a preservação da capacidade para a mordida, é conhecido que a temperatura produz mudanças qualitativas no comportamento antipredatório mesmo em espécies com pouca capacidade para causar dano a predadores potenciais. É possível que, nas espécies com menos potencial para a agressão efetiva, como sugerido por Gomes, Bevier e Navas (2002), respostas passivas (por exemplo, tanatose ou imobilidade) ganhem importância ao diminuir a temperatura corpórea. A possibilidade de uma melhor compreensão de relações entre comportamento defensivo e variações de temperatura em serpentes é o tema central desta pesquisa.

1.3. Os mecanismos defensivos em serpentes

Diversas espécies de serpentes podem apresentar diferentes respostas antipredatórias, com especialização em camuflagem, aposematismo e fuga, além de uma grande variedade de reações estereotipadas frente a um predador potencial (ARNOLD; BENNETT, 1984; DUVALL; KING; GUTZWILLER, 1985). Entre os mecanismos de defesa mais utilizados por espécies de serpentes, estão a camuflagem e o aposematismo que se fundamentam em confundir ou alertar o predador, respectivamente. A camuflagem diminui a possibilidade de detecção pelo predador, por meio da semelhança ao substrato (ENDLER, 1978). Já o aposematismo caracteriza-se pela coloração vistosa dos animais, que em muitos casos são tóxicos ou venenosos para seus predadores (GITTLEMAN; HARVEY, 1980). A evolução de grande diversidade de estratégias defensivas em serpentes é compreensível, pois há diferenças enormes entre linhagens no que se refere ao tamanho corpóreo, à capacidade para causar dano, ao uso de veneno e a outros fatores importantes da história natural.

Além da variação evolutiva que caracteriza linhagens, respostas comportamentais defensivas podem, dentro de uma espécie, variar pelo contexto ecológico. Por exemplo, os predadores de serpentes incluem mamíferos, aves, anfíbios anuros, crocodilianos, lagartos, outras serpentes e até mesmo invertebrados (MATTISON, 1995) e não necessariamente as mesmas respostas seriam igualmente eficazes para os diversos tipos de predador. Mais ainda, e segundo Carvalho e Nogueira (1988), as táticas defensivas empregadas pelas serpentes podem variar conforme o substrato utilizado e o período típico de atividade, pois esses aspectos da história natural influenciam extremamente a frequência dos diferentes tipos de predadores. Desta forma, serpentes de hábitos terrestres e semi-arborícolas, com atividade diurna, tendem a ser predadas por um maior número de animais orientados visualmente do que serpentes que apresentam hábitos fossórios ou noturnos. Então, mesmo havendo variação intraespecífica no comportamento defensivo, as serpentes terrestres ou semi-arborícolas e diurnas exibem principalmente imobilidade, fuga e ações relativas à intimidação (SAZIMA, 1988; SAZIMA; HADDAD, 1992; STRÜSSMANN, 1992;

MARTINS, 1994). Além disso, é sabido que algumas espécies de serpentes são muito especializadas em determinados comportamentos defensivos, como a tanatose em espécies da família Leptotyphlopidae Dipsadidae e Elapidae (GEHLBACH, 1970; GREGORY, 2008).

Finalmente, os indivíduos de algumas espécies de serpentes apresentam complexos comportamentos defensivos que são influenciados pelo contexto no qual o ataque acontece. Por exemplo, quando um agressor atinge a distância mínima de segurança, as serpentes podem utilizar táticas defensivas para a intimidação incluindo o achatamento dorso-ventral do corpo ou apenas da região do pescoço, elevação da cabeça, triangulação da cabeça, achatamento lateral com dilatação da região gular. Podem ainda retrair parte anterior do corpo fazendo "S" (armar bote), escancarar a boca, bufar ou desferir "falsos botes" (CARVALHO; NOGUEIRA, 1988). Contudo, é possível que respostas comportamentais diferentes aconteçam no mesmo contexto de predação. No caso dos tetrápodes ectotérmicos em geral, e serpentes em particular, isso poderia acontecer como função da ecologia termal da espécie. Para verificar se esta possibilidade existe, testamos a hipótese de que o comportamento defensivo é dependente da temperatura na serpente *Tomodon dorsatus* (Dipsadidae). Esta espécie foi escolhida como modelo experimental por apresentar um rico repertório defensivo, pois utiliza táticas defensivas primárias, como camuflagem, e também táticas defensivas secundárias que incluem escancarar de boca, imobilidade, proteção da cabeça, fuga, entre outras (BIZERRA, 1998). Além disso, trata-se de uma espécie abundante inclusive em áreas antropizadas (Dados da recepção do Instituto Butantan - SP, 2006-2008). Maiores detalhes quanto à ecologia e ao comportamento desta espécie encontram-se em Materiais e Métodos (3.2 Animal de estudo).

2. OBJETIVOS

O presente estudo teve como objetivo principal testar a hipótese de que o comportamento defensivo do colubrídeo *Tomodon dorsatus* altera com a temperatura e que tais mudanças são consistentes com os efeitos da temperatura sobre aspectos do desempenho comportamental quantificáveis e diretamente dependentes do funcionamento da musculatura esquelética.

Os objetivos específicos foram:

A) identificar e classificar os comportamentos defensivos de *Tomodon dorsatus* em dois grandes grupos ("Comportamentos Agressivos" e "Comportamentos Passivos ou de Escape") e verificar se a tendência a produzir os comportamentos típicos desses dois grupos varia com a temperatura corpórea;

B) investigar se a velocidade da fuga do deslocamento é influenciada pela temperatura do corpo;

C) investigar a influência da temperatura sobre o deslocamento, a altura e a velocidade do bote nas respostas defensivas de *Tomodon dorsatus*.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Abordagem geral

Foi feito um estudo comparando o comportamento defensivo da serpente *Tomodon dorsatus* em quatro diferentes temperaturas experimentais. Uma vez que a sala climatizada estava em equilíbrio termal e os animais atingiram tal temperatura, foram feitos testes individuais nos quais cada animal recebeu um estímulo na cauda que simulou um ataque predatório. A partir das observações e gravações em vídeo desses testes, foi quantificado e descrito o comportamento defensivo e a sua resposta à temperatura. Em paralelo, foram feitas medições da velocidade de deslocamento e do desempenho locomotor no bote. Após ter as informações sobre os tipos de resposta defensiva e sua variação com a temperatura, bem como sobre a sensibilidade termal em relação ao desempenho comportamental, foi possível testar se houve ou não consistência entre as mudanças induzidas pela temperatura nessas duas variáveis.

3.2. Animal de estudo

A espécie *Tomodon dorsatus* foi escolhida para este estudo devido ao seu complexo comportamento defensivo. Esta serpente (**Figura 1**) pertence à família Dipsadidae (antiga família Colubridae) encontrada na região centro-sul da América do Sul, ocorrendo no Brasil desde o estado da Bahia até o Rio Grande do Sul, além de Paraguai, Uruguai e Argentina. Esta espécie tem como hábitat regiões de mata tropical úmida, incluindo matas ciliares em formações abertas, podendo ainda ser encontrada em áreas perturbadas (BIZERRA, 1998). É uma serpente terrícola, embora possa utilizar a vegetação como local de repouso, e com atividade predominantemente diurna. Trata-se de uma espécie forrageadora ativa que possui um comportamento alimentar especializado, ingerindo rapidamente a presa viva e se diferencia de outras serpentes do mesmo grupo por ser estritamente malacófaga,

alimentando-se principalmente de lesmas gênero *Sarasinulla* (Veronicellidae - Gastropoda), e por possuir poucos dentes alongados (BIZERRA; MARQUES; SAZIMA, 2005).

Tomodon dorsatus apresenta polimorfismo na coloração, sendo observados indivíduos com coloração vermelha, marrom, cinza e esverdeada; quanto ao padrão de desenho a espécie apresenta dois padrões: o “lineado”, com uma faixa dorsal clara e o “manchado”, apresentando manchas dorsais claras, simetricamente dispostas ao longo do corpo (BIZERRA, 1998).

Figura 1: Animal adulto.

3.3. Comportamento defensivo em *Tomodon dorsatus*

A espécie *Tomodon dorsatus* apresenta dois tipos de táticas defensivas, classificadas em Defensivas Primárias (como colorações crípticas, que diminuem a chance de detecção por predadores) e Defensivas Secundárias (com diversos comportamentos que aumentam a chance de sobrevivência dos indivíduos). Seguindo a descrição feita por Edmunds (1974) e usando a terminologia proposta por Greene (1988), espécimes de *Tomodon dorsatus* podem apresentar as seguintes táticas defensivas secundárias, descritas por Bizerra (1998), como mostra a (**Figura 2**) temos:

• Táticas Defensivas Primárias

Camuflagem: *Tomodon dorsatus* apresenta coloração procríptica, com tons acastanhados e esverdeados que a confundem com a serrapilheira sobre o chão de mata ou arbustos e árvores. O padrão de desenho manchado oferece uma continuidade com o substrato que ocupa.

• Táticas Defensivas Secundárias

Postura sigmóide (PS): cabeça e pescoço são retraídos e soerguidos e a região anterior do corpo adquire forma sigmóide ou forma de "S".

Triangulação da cabeça (TC): há um alargamento da região posterior da cabeça, o que lhe confere a forma triangular.

Achatamento de corpo (AC): as serpentes podem apresentar tanto achatamento dorso-ventral na região anterior do corpo, quanto ao longo de todo o corpo.

Escancaro de boca (EB): *T.dorsatus* pode apresentar escancarar de boca e nessa postura intimidatória, a mucosa oral preta torna mais evidente a presença de dentes alongados.

Bote (B): o indivíduo desfere botes nos quais pode ou não ocorrer contato com predador.

Descarga cloacal (DC): a serpente libera o conteúdo cloacal, quando manuseada.

Postura de bola (PB): *T.dorsatus* pode enrolar o corpo em 2 a 4 espiras, adquirindo um formato aproximadamente circular.

Proteção da cabeça (PC): a cabeça é "escondida" sob o corpo, por vezes com exibição da postura de bola.

Imobilidade (I): diante de uma perturbação, a serpente permanece imóvel.

Fuga (F): a serpente apresenta fuga, em sentido oposto ao estímulo.

Tanatose (T): o indivíduo não responde à perturbação.

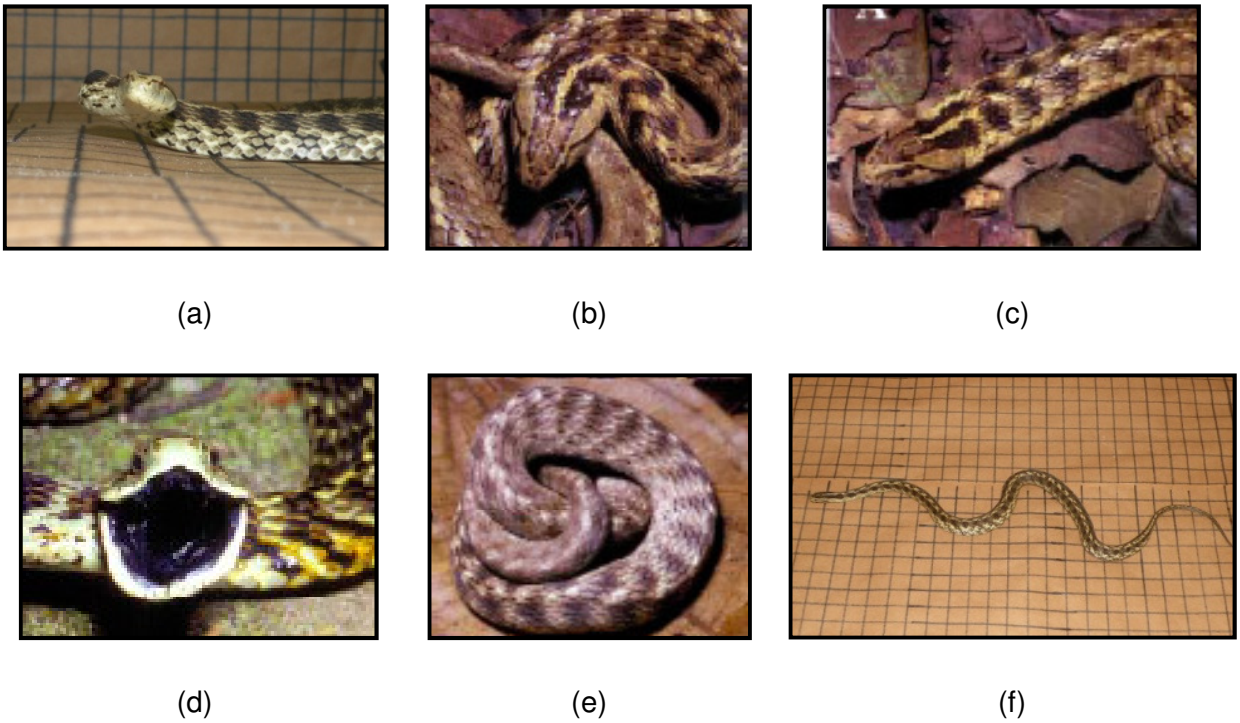


Figura 2: Táticas defensivas da serpente *T. dorsatus*: (a) Postura sigmóide, (b) Triangulação da cabeça, (c) Achatamento do corpo, (d) Escancaro de boca, (e) Proteção da cabeça, (f) Fuga.

3.4. Testes comportamentais

Os testes comportamentais visaram quantificar e descrever os comportamentos defensivos quando expostos às diferentes temperaturas experimentais. Neste estudo, foram utilizados 49 animais adultos, de ambos os sexos, que apresentavam bom estado nutricional, provenientes de empréstimo do Instituto Butantan, em São Paulo. Todos os exemplares utilizados vieram do estado de São Paulo, sendo as cidades mais representativas Embu-Guaçu e Santana do Parnaíba **(Figura 3).** Os testes comportamentais foram realizados no Departamento de Fisiologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, durante o período de setembro de 2009 a maio de 2010. Para cada serpente utilizada, foram

registrados os dados biométricos (valores do comprimento rostro-cloacal (CRC), caudal (C) e peso do animal). Cada indivíduo foi sexado ao chegar ao Instituto Butantan, com o auxílio um funcionário habilitado. Neste local, foi observado também o estado reprodutivo dos animais, desconsiderando as fêmeas grávidas, já que estudos feitos por Seigel (1987) e Graves (1989) observaram que a gravidez em serpentes diminuiu a capacidade locomotora.

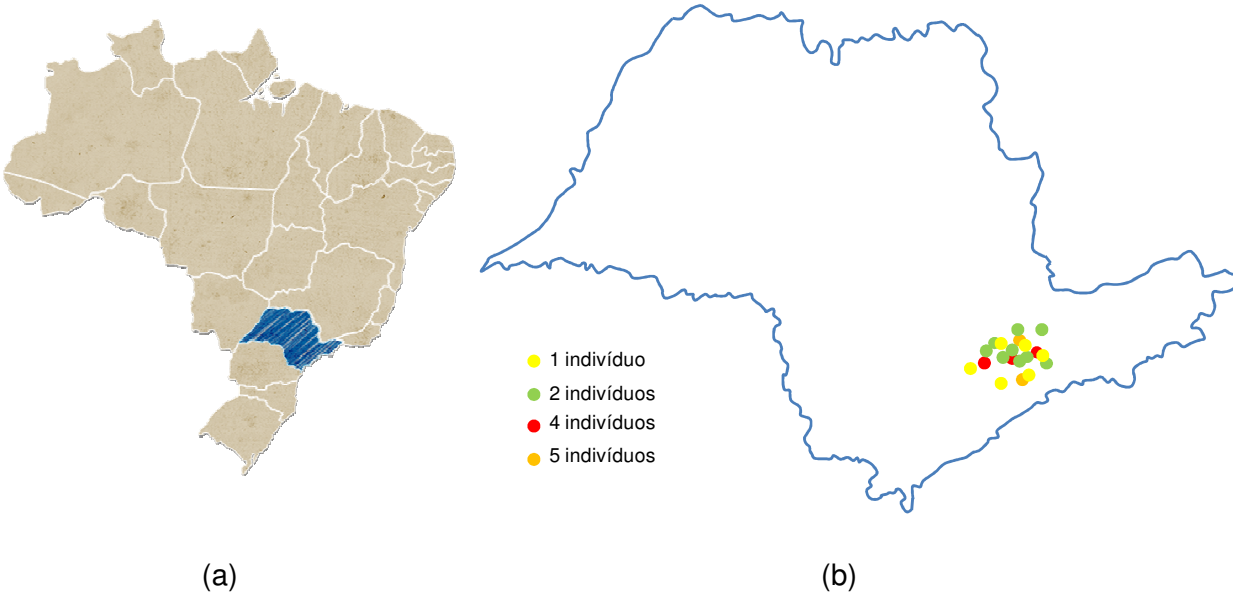


Figura 3: Mapas: (a) do Brasil, em destaque (em azul) o Estado de São Paulo. (b) do Estado de São Paulo representando as cidades com maior número de *Tomodon dorsatus* enviados ao Instituto Butantan (2008 - 2009).

Os animais foram mantidos no próprio biotério do Laboratório de Ecofisiologia e Fisiologia Evolutiva, pertencente ao Departamento de Fisiologia do Instituto de Biociências, da Universidade de São Paulo, em uma sala cuja temperatura variou entre 20 ºC e 28 ºC, com fotoperíodo de 14:10 (escuro:claro). As serpentes foram mantidas individualmente dentro de caixas plásticas de 45 x 35 x 20 cm, com água *ad libitum.* Para uma maior adaptação ao cativeiro, estas caixas continham galhos de árvore, pois embora *Tomodon dorsatus* seja terrícola, esta espécie pode utilizar

a vegetação como local de repouso, fato que foi visto diversas vezes no período diurno (observação pessoal). Neste local, além dos galhos, havia também folhas de árvore para facilitar a ecdise e a camuflagem, respectivamente, e um abrigo que serviu como local de refúgio. Durante o período experimental, as serpentes foram manipuladas o mínimo possível e sempre com uso de um gancho herpetólogico.

O tempo entre a chegada das serpentes ao Instituto Butantan e o início da realização dos experimentos variou entre 1 e 5 dias para que os animais ficassem o menor tempo possível em cativeiro, na tentativa de evitar a perda das informações comportamentais. Como período de testes foi de aproximadamente sete dias, os animais permaneceram em cativeiro por um período máximo de 12 dias. Posteriormente, os animais foram devolvidos ao Instituto Butantan.

Para a obtenção dos dados, as serpentes foram testadas em temperaturas experimentais de 20ºC, 25ºC, 30ºC e 35ºC, em uma sala climatizada, localizada no Departamento de Fisiologia do Instituto de Biociências. A ordem das temperaturas testadas foi aleatória, cada espécime foi testado uma única vez por dia para uma determinada temperatura e a temperatura escolhida não foi repetida para o mesmo animal; entre os testes houve um dia de descanso na tentativa de minimizar o estresse causado pela manipulação do dia anterior. Como foram testadas quatro variáveis de temperatura em 49 animais foram totalizadas 196 análises comportamentais. Desta forma, no final dos experimentos, cada animal foi exposto às quatro temperaturas experimentais propostas inicialmente.

Para o início do teste, foi selecionada de forma aleatória uma das 4 temperaturas experimentais já mencionadas, para a sala climatizada. Após o interior da sala climatizada atingir a temperatura selecionada, foi introduzido neste local um animal marcado com um número. Cada exemplar permaneceu na mesma caixa em que estava alojado no biotério, por um período de aproximadamente uma hora para a aclimatação. Em seguida, foi retirado da caixa plástica (com o auxílio de um gancho herpetológico) e colocado no centro de uma arena experimental preparada para a sessão estímulos **(Figura 4)**.

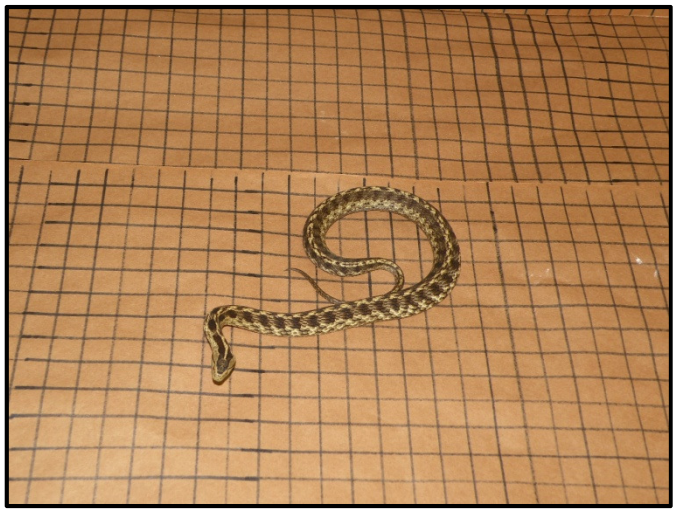
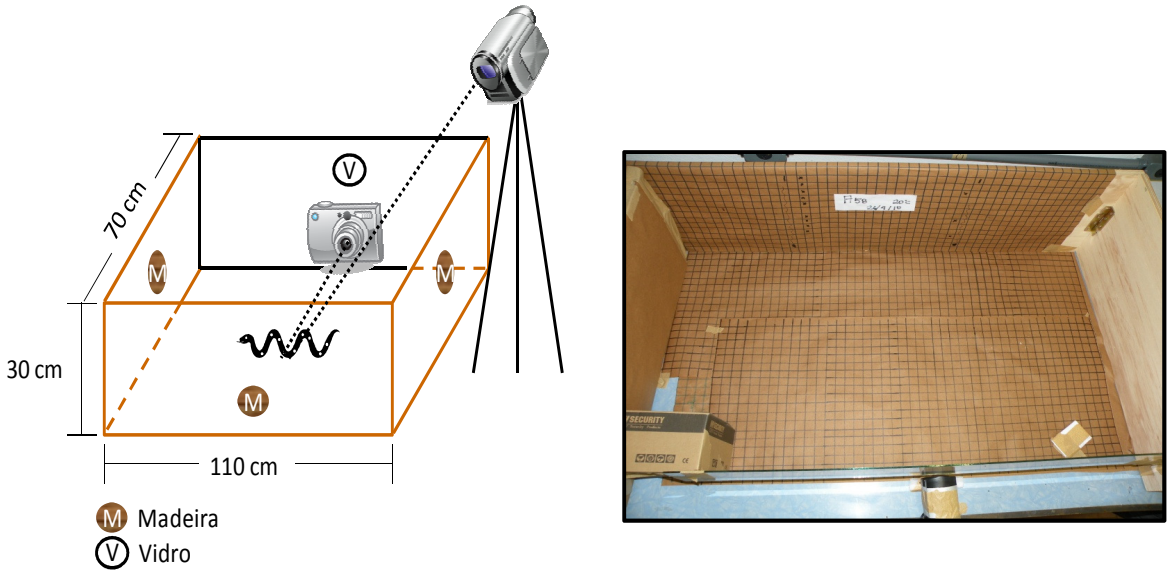


Figura 4: Animal colocado no centro da arena experimental.

Essa arena construída para a sessão de estímulo possuía formato retangular de 110 cm de comprimento por 70 cm de largura **(Figura 5)** e permaneceu alojada sobre uma mesa de madeira com 80 cm de altura. O assoalho da arena foi coberto com papel pardo quadriculado de 2 x 2 cm com o intuito de facilitar a obtenção do valor das distâncias nos diferentes deslocamentos provocadas pelo estímulo. A arena continha três laterais de madeira e uma de vidro; na parte transparente ficava a câmara filmadora para captar principalmente o deslocamento do animal e a altura do bote. Havia ainda uma câmara posicionada na parte superior, com o objetivo de visualizar todos os comportamentos do animal no momento do estímulo. Com o objetivo de tentar minimizar uma possível fonte de perturbação visual com a presença do observador, as três partes restantes da caixa foram confeccionadas em madeira com 30 cm de altura, na qual o observador posicionava do lado externo da lateral de madeira. Para evitar também que substâncias químicas pudessem causar alterações comportamentais nas serpentes, o papel pardo quadriculado colocado no assoalho da caixa era trocado após cada sessão de estímulo e o objeto-estímulo e o gancho era limpo com álcool 90%, minutos antes do início das sessões.



(a) (b)

Figura 5: (a) Desenho e (b) foto da arena experimental.

Inicialmente, a serpente foi colocada no centro da arena, por aproximadamente 3 minutos, para uma aclimatação com a arena. No centro da arena, o animal sofreu o estímulo predatório, representado pela pressão de um prendedor de roupa de madeira em sua cauda. A escolha do prendedor deu-se como tentativa de simular a ideia de um predador que investe e segura a presa **(Figura 6)**. No decorrer das filmagens, quando a serpente saía do campo de filmagem devido à tentativa de fuga, o objeto-estímulo era retirado do animal e a serpente novamente colocada no centro da arena com o uso do gancho herpetológico. Esperado o tempo para a acomodação ao local pela serpente, que geralmente era caracterizada pelo baixo número de movimentos, o objeto-estímulo era novamente colocado na cauda do animal, reiniciando a sequência das filmagens. As observações foram feitas durante o dia, sendo que os testes ocorreram entre 08h00 e 14h00.

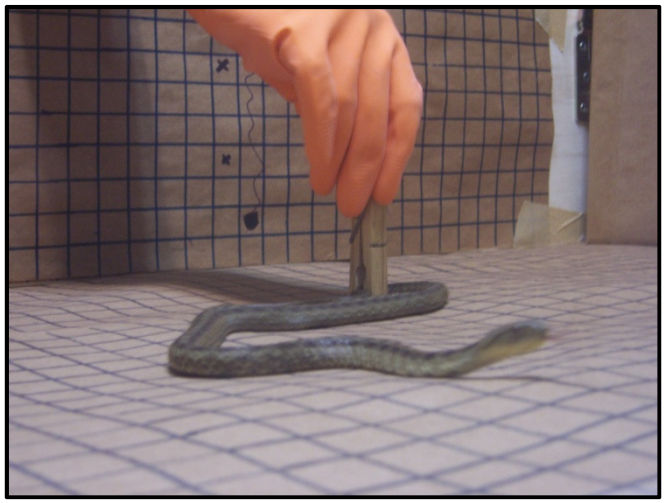


Figura 6: Animal sofrendo o estímulo predatório.

Durante os testes preliminares, foram utilizados também o bastão e o aperto dos dedos do próprio observador em diversas regiões do corpo da serpente, como cabeça, meio do corpo e cauda, sendo que o melhor resultado foi o escolhido neste estudo. Embora cada estímulo tivesse duração de aproximadamente um segundo, cada teste teve foi gravado por um minuto, visando à observação de maiores detalhes do comportamento pós-estímulo, em análises posteriores. A partir das imagens, também foram investigadas as velocidades de deslocamento e de bote em diferentes temperaturas.

Para a análise do desempenho comportamental, cada sessão de estímulo foi filmada por duas câmaras: uma fotográfica Kodak Easy Share LS 753 e uma filmadora Sony HC26, ambas com velocidade de vídeo de 30 quadros por segundo. Todas as imagens foram armazenadas em um cartão de memória. Além da frequência do bote, foram analisados também os seguintes parâmetros, segundo Araújo (1999):

1. Distância do bote, estimada como a distância entre o rostro da serpente no momento do início do bote e o mesmo no momento em que o objeto estímulo é atingido.

2. Altura do bote, estimada como a diferença da altura do rostro da serpente em relação ao substrato no momento do início do bote e a altura do mesmo no momento em que o objeto-estímulo é atingido.

3. Duração do bote, estimada multiplicando o número de quadros transcorridos durante o bote pelo tempo correspondente a um quadro na velocidade da câmara de vídeo.

4. Velocidade de investida, calculada através da divisão entre a distância do bote e a sua duração.

4. ANÁLISE DOS DADOS

Para a interpretação dos dados, foi criado um coeficiente de agressividade, o qual associou um peso (valor em negrito nos parênteses) para cada comportamento visto durante os testes comportamentais nas quatro temperaturas experimentais (20°C, 25°C, 30°C e 35°C). Cada comportamento foi representado com os seguintes pesos, sendo que valores negativos foram outorgados aos comportamentos de fuga, assim: Posição Sigmóide (**1**), Triangulação da Cabeça (**2**), Achatamento do Corpo (**3**), Escancar da Boca (**4**), Bote (**5**), Imobilidade (**0**), Elevação da Cabeça e Pescoço (**-1**) e Fuga (**-2**). Os comportamentos foram classificados em dois grandes grupos, os agressivos e os "passivos ou de escape". Estão inclusos na categoria "agressivos": PS, TC, AC, EB, B e na categoria passivos ou de escape: I, ECP e F.

No decorrer do estudo, foi observado que alguns animais eram excessivamente agressivos enquanto que outros eram extremamente propensos à fuga. Por isso, além deste coeficiente de agressividade, os indivíduos, de acordo com os comportamentos exibidos, foram classificados em dois grandes grupos. Um grupo incluiu os animais que tinham como característica a defesa por agressão (DPA), enquanto que o outro grupo incluiu aqueles cuja defesa foi via fuga ou comportamento passivo (FCP). Essa divisão foi útil para analisar a influência da temperatura em animais diferentes no seu grau de agressividade, permitindo análises independentes para os grupos DPA e FCP. Esses dois subgrupos foram calculados através da média dos valores do coeficiente de agressividade obtidos para cada indivíduo nas quatro temperaturas experimentais. Desta forma foi calculada a mediana dessa população de médias para os 49 indivíduos. Nos valores acima da mediana, os indivíduos foram classificados no grupo DPA e, nos valores abaixo da mediana, como indivíduos no grupo FCP.

A verificação da influência da temperatura nos comportamentos apresentados foi verificada através de teste não paramétrico de Friedman que se mostrou o mais indicado quando um mesmo indivíduo é exposto a diferentes tratamentos, neste caso, as quatro diferentes temperaturas experimentais, e foi avaliado com nível de significância de 0,05.

Para a observação se a massa, o comprimento rostro-cloacal (CRC) ou o sexo influenciavam os comportamentos apresentados no coeficiente de agressividade, foi utilizado o teste de regressão linear multivariada. Este teste tem o poder de identificar o quanto cada uma das variáveis contribui para o comportamento dos indivíduos, além de ponderar as variáveis em conjunto e deduzir uma expressão capaz de dizer o quanto a combinação dessas variáveis contribui para explicarmos o comportamento dos indivíduos.

A variação do comportamento defensivo com a temperatura foi analisada via comparação de resultados nas quatro temperaturas experimentais, utilizando-se uma Análise de Variância (ANOVA), com correção de Bonferroni.

Todas as análises estatísticas foram feitas com o auxílio dos programas SPSS 19, Bioestat 5.0, Microsoft Office Excel 2007.

5. RESULTADOS

Foram analisados 49 indivíduos adultos de *Tomodon dorsatus,* dos quais 21 eram fêmeas (comprimento rostro-cloacal médio = 46,54 cm ± 6,5; massa corporal média = 38,78 g ± 19,05) e 28 eram machos (comprimento rostro-cloacal médio = 46,91cm ± 6,5; massa corporal média = 39,54 g ± 19,31).

5.1. A influência da morfologia no comportamento defensivo

- ***Comprimento rostro-cloacal, sexo e comportamento defensivo***

As respostas defensivas em serpentes dependem de diversos fatores, como morfologia (CRC), sexo e temperatura, que interagem de formas complexas. Desta forma, foi feita uma análise para cada temperatura para descrever os padrões de intercorrelação entre esses três fatores: morfologia, sexo e comportamento defensivo. Na espécie analisada, não houve um padrão integrado e claro envolvendo morfologia, sexo e comportamento defensivo (coeficiente de agressividade). Na **Figura 7**, está representada a correlação entre a morfologia, sexo e os comportamentos exibidos pelos indivíduos, utilizado o coeficiente de agressividade como variável comportamental (seção 4). Para a temperatura de **20°C,** houve uma relação entre o comportamento defensivo e CRC e a interação CRC x sexo (ANCOVA, CRC: F= 4,184, p= 0,047; sexo: F= 0,438, p= 0,512; CRC x sexo: F= 6,444, p= 0,015), contudo tal padrão envolveu probabilidades marginais e não foi mantido ao aplicar uma correção de Bonferroni. Já para as demais temperaturas, não há padrão evidente: **25°C** (CRC: F= 0,917, p= 0,522; sexo: F= 0,416, p= 0,522; CRC x sexo: F= 1,535, p = 0,222), **30°C** (F= 1,093, p= 0,301; sexo: F= 0,055, p= 0,816; CRC x sexo: F= 1,630, p=0,208) e **35°C** (CRC: F= 1,185, p= 0,282; sexo: F= 4,807, p= 0,563; CRC x sexo: F= 1,775, p=0,189).

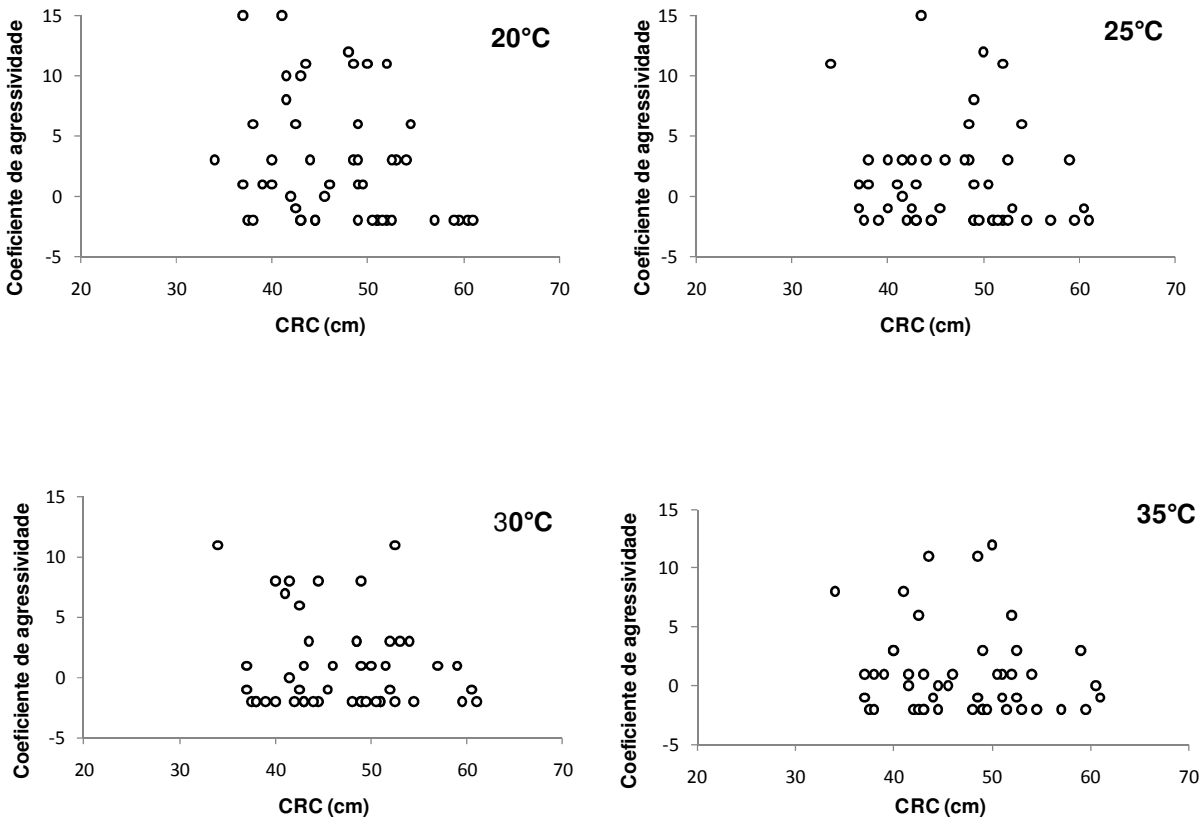


Figura 7: Gráfico abordando a correlação entre morfologia e comportamento (coeficiente de agressividade) nas diferentes temperaturas experimentais.

- ***Comprimento rostro-cloacal e o comportamento defensivo***

Neste estudo, foram analisados também o comportamento defensivo (coeficiente médio de agressividade) e o CRC, sem importar a temperatura corpórea dos indivíduos. Foi notado que houve um maior número de comportamentos agressivos em animais que apresentavam um menor CRC; já os animais que apresentavam um maior CRC, houve um predomínio de comportamentos passivos **(Figura 8).**

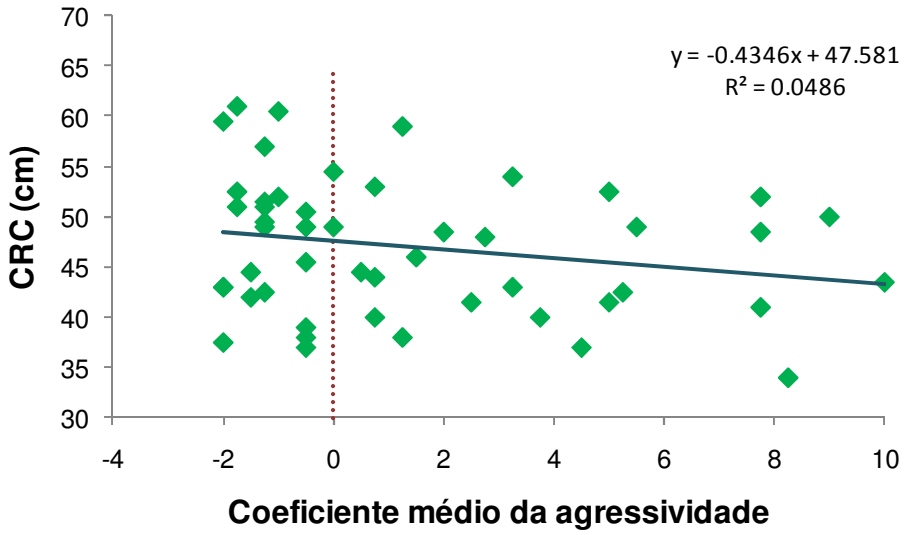


Figura 8: Relação entre CRC e coeficiente médio de agressividade com a linha de regressão linear, mostrando a equação do gráfico e o valor de R-quadrado. No eixo X, o coeficiente médio de agressividade representa a média do coeficiente de agressividade de cada indivíduo nas quatro temperaturas experimentais. A linha pontilhada representa a imobilidade dos indivíduos, os valores positivos representam os comportamentos agressivos e os valores negativos, os comportamentos passivos ou de fuga.

5.2. A variação individual no comportamento defensivo

Através das observações comportamentais, notou-se uma grande diferença individual entre os espécimes. Enquanto alguns exibiam um maior número de comportamentos agressivos (como a postura sigmóide e bote, por exemplo), outros apresentavam o comportamento de fuga em maior número, independentemente da temperatura. Desta forma, foi feita outra análise, a qual consistiu em classificar os animais em dois grandes grupos (ver seção 4).

Entre os indivíduos definidos *a priori* como DPA, houve aumento da agressividade a 20°C (p= 0,037). O efeito da temperatura sobre os comportamentos apresentados por esses animais foi analisado através do ANOVA temperatura (F= 3,14; p= 0,031), indivíduo (F= 2,316; p= 0,004) e a temperatura x indivíduo (F= 47,68; p= 0,000). Foi observado também o baixo número de comportamento de fuga durante a simulação do teste predatório nas quatro temperaturas experimentais (**Figura 9).**

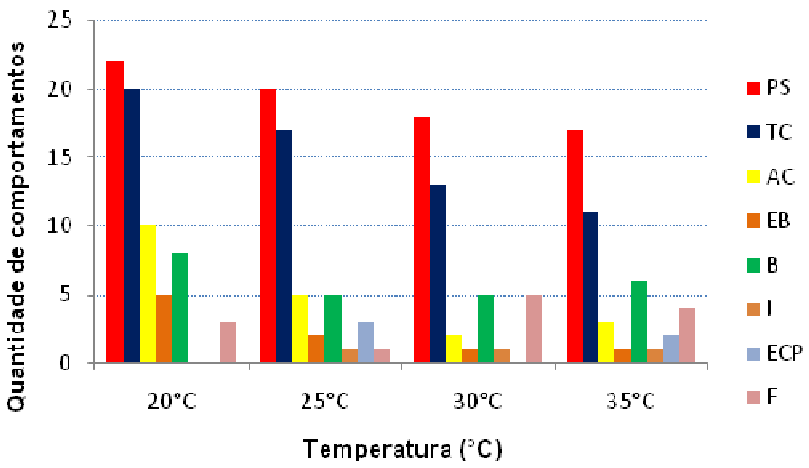


Figura 9: Gráfico representativo da quantidade de comportamentos apresentados pelos indivíduos DPA

Entre os indivíduos definidos *a priori* como FCP, a fuga foi o comportamento mais frequente e, dada a própria classificação, o comportamento de bote não foi observado. O efeito da temperatura sobre o número de comportamentos apresentados (um indicador da complexidade da resposta comportamental) foi observado apenas para a interação temperatura x indivíduo, sugerindo que também este parâmetro muda bastante de indivíduo para indivíduo ANOVA: temperatura (F= 0,977; p= 0,409), indivíduo (F= 0,915; p= 0,577) e a temperatura x indivíduo (F= 119,34; p= 0,000) **(Figura 10).**

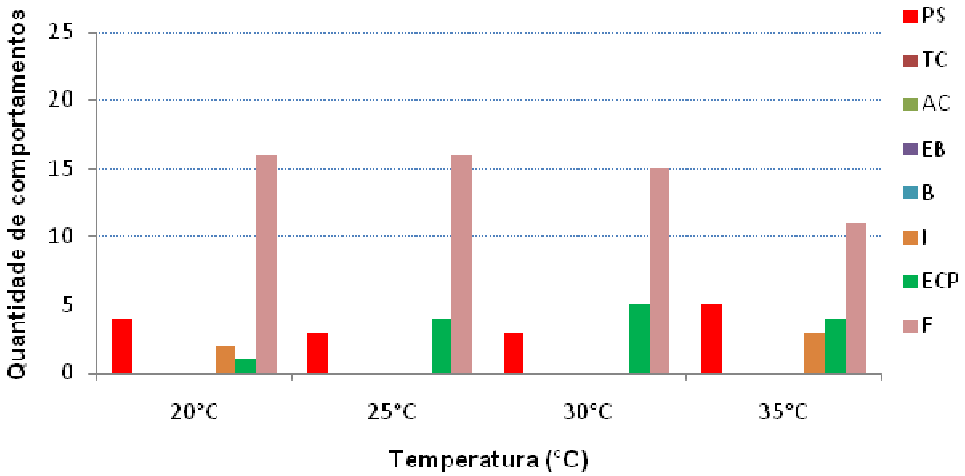
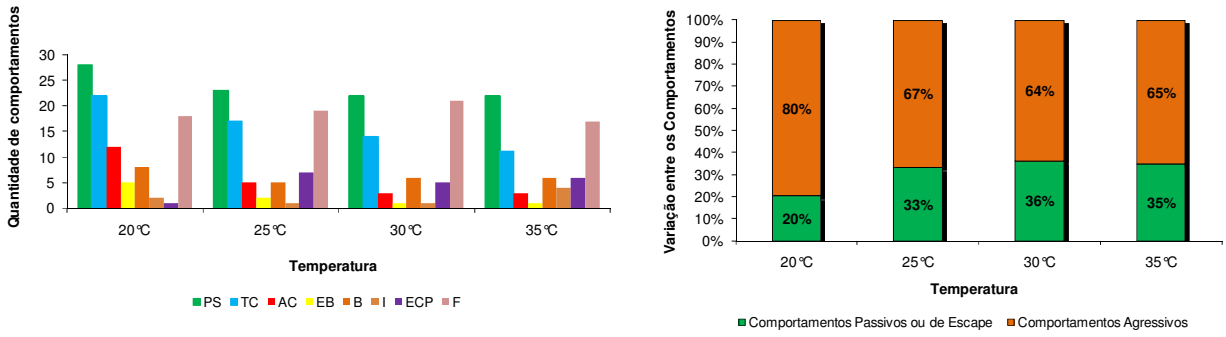


Figura 10: Gráfico representativo da quantidade de comportamentos apresentados pelos indivíduos FCP.

5.3. A influência da temperatura no comportamento defensivo

- ***Classificação dos comportamentos***

A temperatura não provocou mudanças significativas na complexidade das respostas comportamentais apresentadas pelos animais (Friedman, p= 0,29). No entanto, ao se estudar a ausência ou presença de cada um dos comportamentos (tratados como 1 ou 0), dois comportamentos apresentaram influência da temperatura: a triangulação da cabeça (Friedman, p= 0,007) e o achatamento do corpo (Friedman, p= 0,002).

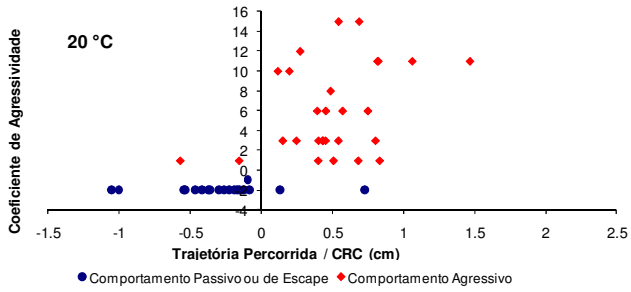


(a) **(b)**

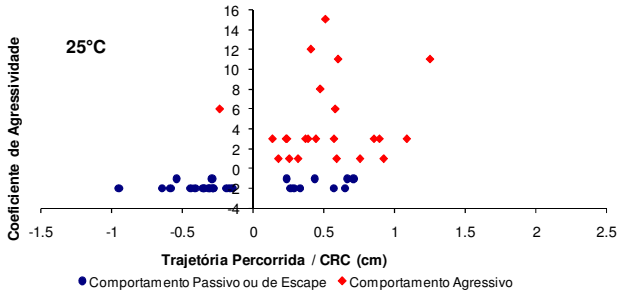
Figura 11: (a) Gráfico com a quantidade de comportamentos apresentados pelos indivíduos (n = 49). (b) Gráfico da variação entre o comportamento agressivo e passivo ou de escape (%) com relação às diferentes temperaturas.

Na **Figura 11 (a),** está representada a complexidade das respostas apresentadas pelos animais (número de comportamentos diferentes) quando expostos às diferentes temperaturas; em **(b),** esses comportamentos foram classificados em dois grandes grupos: agressivos ou passivos ou de escape.

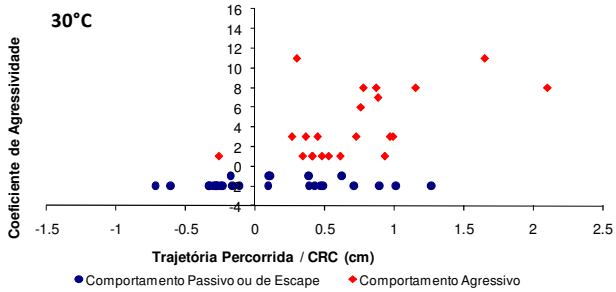
- ***Aproximação ou afastamento em relação ao estímulo***



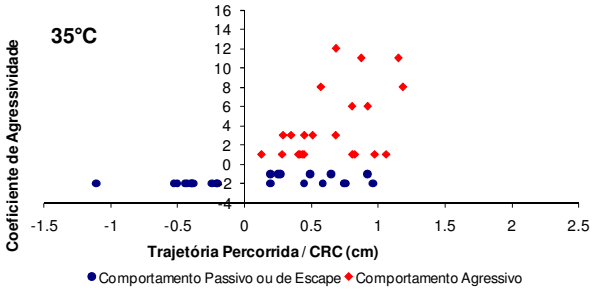
(a)



(b)



(c)



(d)

Figura 12: Gráfico do coeficiente de agressividade pela distância relativa de percurso, estimada como distância/CRC (cm) percorrida pelos indivíduos no 1°segundo do deslocamento, nas diferentes temperaturas. O eixo X inclui as distâncias medidas quando o animal aproximou (valores positivos) ou afastou (valores negativos) o rostro do ponto inicial do experimento após do estímulo. O eixo Y apresenta o coeficiente de agressividade (ver análise dos dados): os valores positivos são representados pelos comportamentos agressivos (pontos vermelhos), o zero simboliza a imobilidade e os valores negativos os comportamentos passivos ou de escape (pontos azuis). Cada ponto representa um animal, totalizando 49 animais.

Durante as sessões de testes comportamentais, foi observada a direção do rostro do animal no momento em que o estímulo atingia a cauda. Na maioria dos casos, as serpentes direcionam o rostro ao estímulo, independentemente da temperatura. Desta forma, observou-se que ocorre um predomínio de comportamentos agressivos quando o animal aproxima-se do estímulo, em qualquer das temperaturas

testadas, o que já era esperado. No entanto, também foi observado o comportamento inicial de aproximação seguido de fuga. Desta forma, não há tendência similar com a trajetória percorrida, mas há com a velocidade do bote (ver no próximo item) **(Figura 12 a - d).**

- **O bote defensivo e a fuga em relação à temperatura corpórea**

Os dados referentes ao deslocamento do bote e da fuga indicam que houve uma diminuição do número de animais que realizaram o bote, conforme ocorreu o aumento da temperatura. Já a altura e a duração do bote apresentaram valores próximos nas quatro temperaturas; a distância foi maior em 30°C e a velocidade foi maior em 35°C. Com relação à fuga, o maior número de deslocamentos foi visto a 30°C **(Tabela 1)**.

Tabela 1: Dados referentes ao bote e à fuga nas quatro temperaturas (valor médio ± desvio padrão).

	20°C	**25°C**	**30°C**	**35°C**
BOTE				
Número de animais (%)	8 (16,32%)	5 (10,20%)	5 (10,20%)	4 (8,16%)
Altura (cm)	5,15 ± 1,15	4,24 ± 0,43	5,2 ± 1,92	4,25 ± 1,26
Distância (cm)	21,73 ± 10,69	14,46 ± 4,43	29,05 ± 13,38	20,40 ± 6,26
Duração (s)	0, 24 ± 1,13	0,16 ± 0,06	0,19 ± 0,04	0,15 ± 0,06
Velocidade (cm/s)	123, 24 ± 100,25	99,17 ± 47,92	163,57 ± 104,50	173,70 ± 146,20
FUGA				
Número de animais (%)	18 (36,73%)	19 (38,77%)	21(42,85%)	17 (34,69%)
Velocidade (cm/s)	21,09 ± 14,55	22,25 ± 11,47	25,17 ± 17,51	23,82 ± 13,57

% do valor total de animais (n = 49)

Neste estudo, foi avaliada ainda a velocidade do bote para cada indivíduo nas quatro temperaturas, sem importar o CRC dos animais. O efeito da temperatura sobre a velocidade do bote foi analisado através do ANOVA: temperatura (F= 0,896; p= 0,489), indivíduo (F= 0,607; p= 0,780) e a temperatura x indivíduo (F=20,913; p= 0,000) e foi notado que a velocidade aumentou com a temperatura **(Figura 13).**

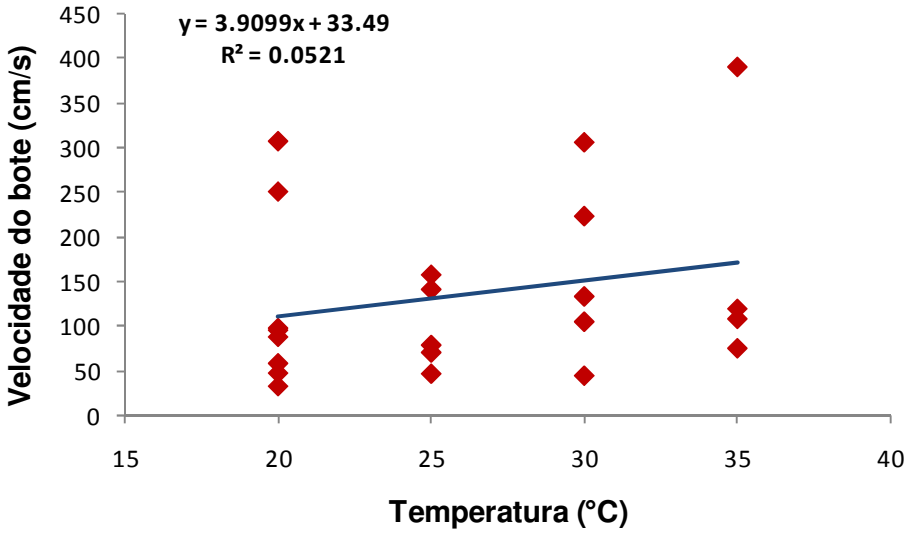


Figura 13: Relação entre a velocidade do bote de cada indivíduo e a temperatura com a linha de regressão linear, mostrando a equação do gráfico e o valor de R-quadrado.

Outra análise consistiu em excluir a variação individual e focar a análise apenas no efeito da temperatura. As equações de 1 a 3 permitiram calcular o fator de correção necessário para ajustar os valores dos coeficientes de agressividade em cada temperatura.

Desta forma temos:

$$MI(n) = \frac{\sum_{i=1}^{N_{temp}} CoefAg(i)}{N_{temp}} \quad (1)$$

$$MMI = \frac{\sum_{n=1}^{N_{ind}} MI(n)}{N_{ind}} \quad (2)$$

$$Fc(n) = MI(n) - MMI \quad (3)$$

Em que:

i: índice do tratamento (temperatura)$\in$ {1, 2,...,N_{temp}};
N_{temp}: número total de tratamentos (4 temperaturas);
$CoefAg(i)$: Coeficiente de agressividade para o i-ésimo tratamento;
MI(n): média individual para o n-ésimo individuo;
n: índice do número de indivíduos $\in$ {1, 2,...,N_{ind}};
N_{ind}: número de indivíduos (49);
MMI: média dos valores médios individuais (N_{ind});
Fc(n): Fator de correção do n-ésimo indivíduo;

Finalmente, os valores ajustados usados nesta análise foram obtidos por meio da equação (4):

$$CoefAgAj(i) = CoefAg(i) - Fc(n) \qquad (4)$$

Em que:

$CoefAgAj(i)$: Coeficiente de agressividade ajustado para o i-ésimo tratamento;

Para uma maior compreensão das equações 1 a 4, foram aplicadas a três indivíduos cujos dados são apresentados na tabela 2 e 3. Da **Tabela 2** foi obtido o valor do MMI = 1,08, desta forma, os valores ajustados podem ser visualizados na **Tabela 3.**

Tabela 2: Dados dos coeficientes de agressividade dos indivíduos nas quatro temperaturas, incluindo a média individual e a média dos valores individuais.

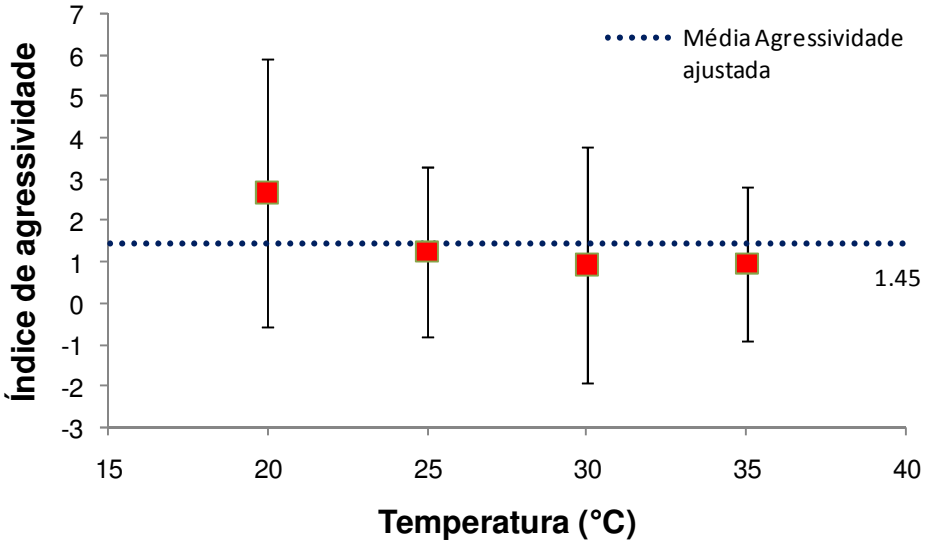
	Temperatura(i)					
	20°C	25°C	30°C	35°C		
Indivíduo(n)	CoefAg(i)	CoefAg(i)	CoefAg(i)	CoefAg(i)	MI(n)	
A3	3	3	3	-1	2.00	
A4	10	1	1	1	3.25	
A5	-2	-2	-2	-2	-2.00	
					1.08	MMI

Tabela 3: Dados dos coeficientes de agressividade ajustados dos indivíduos nas quatro temperaturas.

		Temperatura(i)			
		20°C	25°C	30°C	35°C
Indivíduo(n)	Fc(n)	CoefAgAj(i)	CoefAgAj(i)	CoefAgAj(i)	CoefAgAj(i)
A3	0.92	2.08	2.08	2.08	-1.92
A4	2.17	7.83	-1.17	-1.17	-1.17
A5	-3.08	1.08	1.08	1.08	1.08

Seguindo essas equações 1 a 4, foi possível calcular as médias e os desvios padrão de cada coeficiente ajustado para as quatro temperaturas dos 49 indivíduos utilizados neste estudo **(Figura 14 a - b)**. O efeito da temperatura sobre o índice de

agressividade foi obtido usando o ANOVA: Temperatura (F= 3, 779 e p= 0,012), Indivíduos (F= 0,000 e p = 1,000). Não foi observada interação da Temperatura x indivíduo. Em seguida foi aplicado o teste *post hoc* de Bonferroni, o qual mostrou que o efeito da temperatura ocorreu somente à 20℃.



	Média	Desvio Padrão
20°C	2.67	3.26
25°C	1.24	2.03
30°C	0.94	2.86
35°C	0.96	1.88

(a) **(b)**

Figura 14: (a) Gráfico com os valores corrigidos de agressão ilustrando a média para cada temperatura. A linha pontilhada indica o valor médio da agressividade ajustada (1,45). (b) Valores da média e do desvio padrão para cada temperatura testada. As barras de erro representam o desvio padrão.

- ***Comportamento defensivo nos indivíduos***

A temperatura afetou o comportamento defensivo (coeficiente de agressividade), mas não de maneira contínua em todas as temperaturas. Em 20℃, o efeito da temperatura foi mais marcante do que as demais temperaturas. O efeito da temperatura nas médias comportamentais foi obtido usando o ANOVA (temperatura: F= 3,779 e p= 0,012; Indivíduos: F= 5,258 e p < 0,0001; temperatura x indivíduo: F=8,935 e p= 0,004), seguido pelo *post hoc* de Bonferroni, mostrando que as diferenças nas médias são significativas entre 20 e 30℃ (p=0,027) e entre 20 e 35℃ (p=0,029). Essa análise foi feita usando o coeficiente agressividade nas quatro temperaturas, obtendo um valor médio para cada um dos indivíduos.

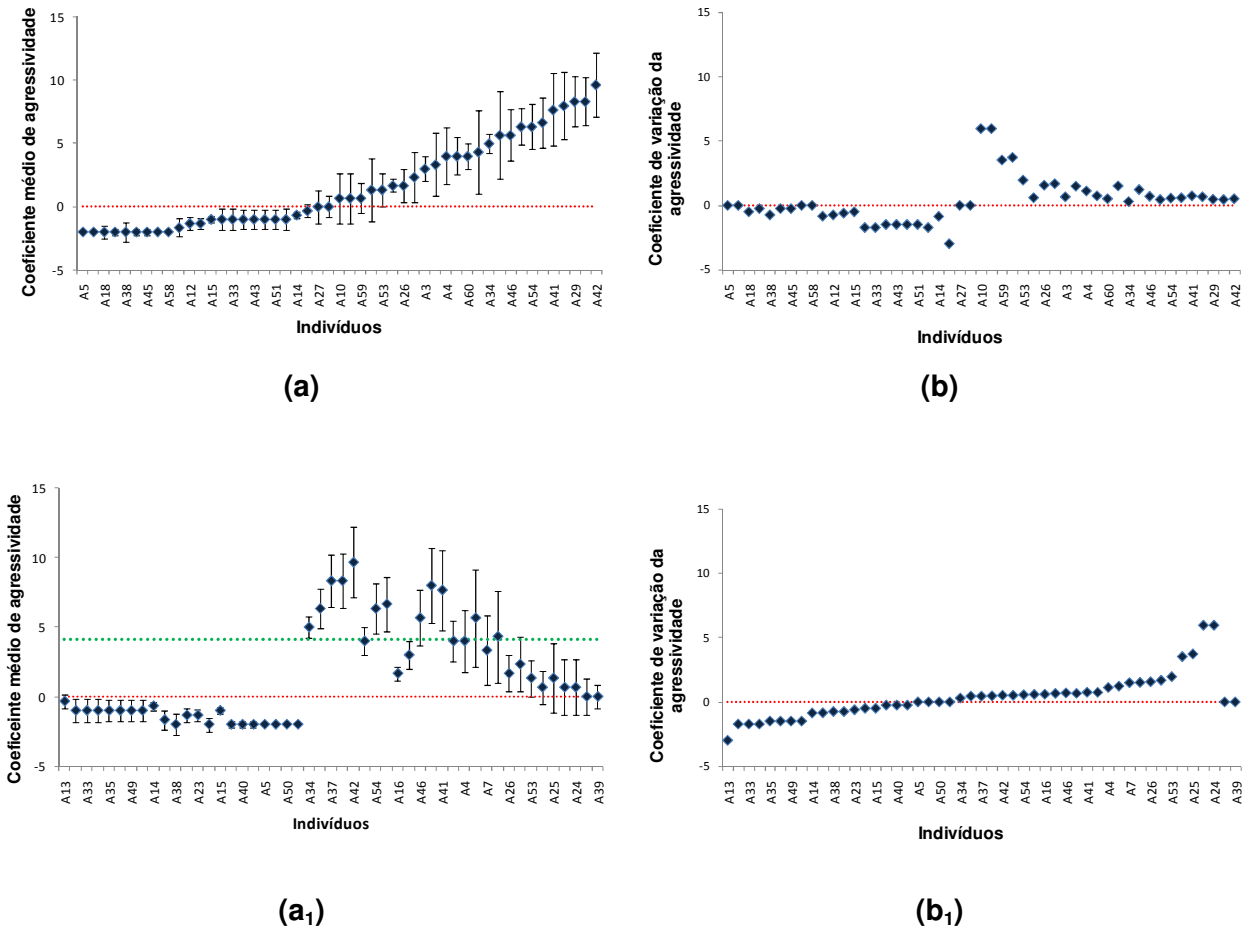


Figura 15: Gráfico (a) índice de agressividade (de forma crescente) para cada indivíduo. (b) valores do coeficiente de variação da agressividade média para cada indivíduo. (a1) índice de agressividade para cada indivíduo. (b1) valores do coeficiente de variação da agressividade média (em ordem crescente) para cada indivíduo. As barras de erro representam o erro padrão.

Na **Figura 15**, os gráficos **(a** e **a_1)** representam o coeficiente de agressividade, que foi obtido através da média de cada indivíduo nas quatro temperaturas com os valores do erro padrão. Já os gráficos da **Figura 15 (b** e **b_1)** representam o coeficiente de variação da agressividade, que foi calculado através do desvio padrão dividido pela média do coeficiente de agressividade nas quatro temperaturas experimentais para cada indivíduo. A linha pontilhada em vermelho representa a imobilidade, neste caso representada pelo valor zero. A parte inferior da linha representa os animais que na média mostraram um maior número de comportamentos passivos ou de escape, nos quais estão incluídos a elevação da cabeça e pescoço e a fuga. Já na parte superior da linha, estão representados os animais que expressaram, na média, um predomínio de

comportamentos agressivos. A linha verde em **(a_1)** representa o valor médio dos comportamentos agressivos (4,1). Esses gráficos ilustram as grandes diferenças entre indivíduos, sem importar a temperatura.

6. DISCUSSÃO

6.1. A influência da morfologia no comportamento defensivo

O atual estudo demonstra que não houve influência do comprimento rostro-cloacal ou do sexo no comportamento defensivo em *Tomodon dorsatus*. Esse resultado corrobora o encontrado por Shine et al. (2000) para *Thamnophis sirtalis* (Dipsadidae), no que se refere ao tamanho corpóreo e as repostas defensivas. No estudo feito por Roth e Johnson (2004) para a serpente *Agkistrodon piscivorus* (Viperidae), também não foi observado que o sexo dos indivíduos exerça influência no comportamento defensivo, resultado similar ao encontrado por Hailey e Davies (1986); Layne e Ford (1984) e Whitaker e Shine (1999). Nossa pesquisa abordou também a interação entre velocidade do bote e tamanho corpóreo, mostrando que a velocidade do bote é mais alta em indivíduos com maior comprimento rostro-cloacal (GREENWALD, 1974; WEBB; SHINE, 1998; WHITAKER; ELLIS; SHINE, 2000). Em termos de velocidade absoluta, esse resultado seria esperado, já que os indivíduos de maior tamanho poderiam fazer em menor tempo um percurso maior.

6.2. A variação individual no comportamento defensivo

Uma vez que as variáveis CRC e sexo não influenciaram o comportamento defensivo, é importante ressaltar que tais variáveis não foram responsáveis pelas diferenças observadas entre os indivíduos em relação às respostas antipredatórias de *Tomodon dorsatus.* Desde o estudo de Schieffelin e Queiroz (1991), resultados contraditórios têm sido reportados notificando os efeitos da temperatura nas respostas antipredatórias em serpentes, mesmo entre espécies proximamente relacionadas. O estudo feito por Mori e Burghartd (2001) com uma espécie da família Dipsadidae (*Rhabdophis tigrinus*) mostrou que houve também uma grande diferença individual, conclusão feita por meio das observações de que alguns indivíduos tendiam a exibir respostas de ameaça (achatamento do corpo e

achatamento do pescoço), respostas passivas (por exemplo, fuga) ou imobilidade, independentemente da temperatura. A variação intraespecífica nas respostas antipredatórias é comum em répteis. Tal variação pode estar associada à variação geográfica (HERZOG; SCHWARTZ, 1990; BURGHARDT; SCHWARTZ, 1999; MORI; BURGHARDT, 2000), contudo a variação comportamental dentro e entre os indivíduos de uma população pode ter diversas causas. Uma delas é o tipo (ARNOLD; BENNETT, 1984; MORI; LAYNE; BURGHARDT, 1996) e a intensidade dos estímulos ameaçadores mais frequentes (SCUDDER; BURGHARDT, 1983; BURGHARDT, 1991; BOWERS; BLEDSOE; BURGHARDT 1993), além da faixa etária dos animais (HERZOG; BURGHARDT, 1986, 1988). Esses fatores não foram avaliados neste estudo.

Em nosso estudo, a variação geográfica talvez não possa explicar as variações individuais para *Tomodon dorsatus*, pois todos os indivíduos vieram basicamente da mesma área. Entretanto, a variação devido às diferenças das ninhadas e experiências recentes com predadores não pode ser avaliada, já que neste estudo foram utilizados somente indivíduos adultos. Experiências sistemáticas com filhotes seriam necessárias para esclarecer os efeitos da exposição do predador no início da vida sobre as diferenças individuais e a plasticidade das respostas. Muitas outras variáveis como ontogenia (SHINE, 1995; SINERVO; HUEY, 1990), fadiga muscular (ARNOLD, BENNETT, 1984), más condições físicas (ANDRÉN, 1982) ou recente alimentação (HERZOG, BAILEY, 1987) podem afetar o comportamento defensivo dos indivíduos. Entretanto, neste trabalho, esses tipos de variáveis parecem não serem as responsáveis pelos padrões comportamentais observados, uma vez que os indivíduos de *Tomodon dorsatus* diferiram entre si, mesmo sendo todos adultos, não apresentaram fadiga muscular, pois estavam em repouso no biotério, e não estavam alimentados (não foi feita a ingestão de alimento antes dos testes). Além disso, sexo ou CRC não parecem explicar a causa dessas diferenças entre os indivíduos.

6.3. A influência da temperatura no comportamento defensivo

Nossos resultados demonstram que mesmo utilizando um estímulo artificial, as respostas comportamentais exibidas neste estudo são semelhantes às encontradas na natureza para essa espécie (BIZERRA, 1998), fornecendo um modelo útil para esclarecer de que forma as decisões comportamentais de um animal ectotérmico são influenciadas por variáveis bióticas e abióticas. Estudos feitos por Mori e Burghartd (2001), com um colubrideo encontrado no Japão (*Rhabdophis tigrinus*), mostraram que a temperatura ambiente continha efeito significativo para a maioria, mas não para todas as respostas antipredatórias. Esses autores observaram que alguns comportamentos foram influenciados pela temperatura (14, 22 e 30℃), como o achatamento do corpo, o achatamento do pescoço, a imobilidade e a fuga, enquanto outros, como o bote e a postura sigmóide, não apresentaram influência da temperatura.

Arnold e Bennett (1984), em um estudo com *Thamnophis radix*, classificaram os comportamentos em defensivos ou ofensivos, atribuindo quatro categorias para a cabeça (cabeça exposta/escondida, boca fechada/aberta), três para o corpo (em forma de bola/estendido/estendido com a cauda em movimento) e duas para a cauda (parada/em movimento). Similar classificação foi feita neste estudo para os comportamentos defensivos, classificados em duas categorias: comportamentos agressivos e comportamentos passivos ou de escape. Em conjunto, os dados obtidos nesta pesquisa sugerem que há variação individual no comportamento defensivo, o qual é refletido em variação populacional, de maneira que serpentes individuais apresentam uma forte tendência a manter um perfil de estratégia defensiva, independentemente da temperatura corpórea. Embora diversos estudos demonstrem a relação entre desempenho organismal e temperatura (ARNOLD; BENNETT, 1984; LILLYWHITE, 1991; SCRIBNER; WEATHERHEAD, 1995; PASSEK; GILLINGHAM, 1997), estudos feitos por Brodie III e Russell (1999) ressaltam as limitações fisiológicas na expressão de alguns comportamentos.

Os comportamentos agressivos de *Tomodon dorsatus*

Os comportamentos foram denominados de agressivos quando os animais tentaram enfrentar o predador, quer se aproximando ou usando modificações no corpo na tentativa de parecer maior e/ou intimidar o agressor. Diversos autores (GOODE; DUVALL, 1989; SCHIEFFELIN; DE QUEIROZ, 1991; SHINE et al., 2000) observaram uma grande diversidade nos comportamentos antipredatórios, relacionando-a com a temperatura corpórea. Diferenças sutis no comportamento frente a um predador podem estar relacionadas às pressões de predação sofridas por estes animais ao longo de sua história evolutiva (GREENE, 1988) ou devido a fatores ecológicos, como a alimentação (GREENE, 1979; HERZOG; BURGHARTD, 1986) ou o uso do habitat (SCUDDER; BURGHARTD, 1983). Entre os comportamentos agressivos, dois comportamentos tiveram uma grande influência da temperatura: a triangulação da cabeça e o achatamento do corpo. O comportamento de triangular a cabeça já foi descrito para muitas espécies de colubrídeos (MARQUES; ETEROVIC; SAZIMA, 2001). Alguns autores sugerem que o comportamento de triangular a cabeça e adotar a postura de ameaça é um tipo de mimetismo de *Bothrops jararaca*, um viperídeo amplamente distribuído no Brasil (MARQUES; ETEROVIC; SAZIMA, 2001; CAMPBELL; LAMAR, 2004). Mori e Burghardt (2001), estudando *Rhabdophis tigrinus,* observaram que o comportamento chamado por eles como *Neck Flatten*, foi influenciado pela temperatura e talvez esse comportamento pudesse ser considerado equivalente à triangulação da cabeça em *Tomodon dorsatus.* Já o achatamento lateral é comum nas serpentes arborícolas e o achatamento dorso-ventral nas serpentes terrícolas, aquáticas e subterrâneas (MARQUES; SAZIMA, 2003). Fitch (1965) observou que o achatamento do corpo é mais estático e talvez o menos custoso energicamente dos comportamentos classificados com defensivos, pois faz com que a serpente pareça maior e, consequentemente, com maior possibilidade de intimidar o predador. Para esse comportamento, foi observado também o efeito da temperatura, similar ao estudo de Mori e Burghardt (2001).

Nesta pesquisa, foi feita uma análise englobando os indivíduos em DPA e FCP. Os primeiros, quando expostos a baixas temperaturas, exibem um maior número de comportamentos de enfrentamento ao predador. Assim, os efeitos da

temperatura sobre o comportamento, com maior agressividade em indivíduos com menor temperatura corpórea, são evidentes só em animais que já apresentaram uma tendência de exibir esses comportamentos. Os comportamentos favorecidos pelas baixas temperaturas envolvem, por exemplo, o achatamento de corpo e o bote.

Os comportamentos passivos de *Tomodon dorsatus*

Os comportamentos que foram classificados como passivos foram a fuga, a elevação da cabeça e pescoço e a imobilidade. Neste estudo, nenhum desses comportamentos foi influenciado pela temperatura. Estudos relatam que a habilidade de deslocamento de um animal durante a fuga é determinada por caracteres morfológicos, fisiológicos e comportamentais, permitindo a busca pelo alimento, a fuga de predadores e o encontro de parceiros reprodutivos (KOHLSDORF, 2003). Na natureza, as serpentes são expostas a diferentes tipos de predadores, que variam conforme o tipo de habitat que ocupam (GREENE, 1988), podendo haver variação dos comportamentos defensivos apresentados. Por exemplo, serpentes em ambientes abertos parecem sofrer uma pressão mais intensa de predadores visualmente bem orientados quando comparados com os predadores de áreas florestais. Os micro-habitats utilizados pelas serpentes (terrestre, arbóreo) podem também estar associados a comportamentos defensivos apresentados por cada espécie (GREENE, 1988). O comportamento de fuga visto durante as sessões de testes foi semelhante aos usados em outras atividades na natureza. Neste caso o animal move-se direta e rapidamente, afastando-se da fonte de perturbação. Neste estudo, a maioria dos animais, ao perceberem aproximação do predador em potencial, optou pela fuga através do movimento serpentino e da ondulação lateral, variando entre deslocamento rápido e lento. Foi observado também que alguns animais permaneceram imóveis, não respondendo ao estímulo, sendo que o número de indivíduos que permaneceram imóveis foi maior na temperatura de 35℃ (n=4). Isso talvez se deva ao fato da imobilidade da presa poder reduzir a probabilidade de novos ataques de predadores ou reduzir a intensidade de ataque. Dodd e Brodie (1976) observaram que salamandras que permaneciam imóveis eram ignoradas

pelas aves predadoras, enquanto as que se moviam eram mais frequentemente atacadas. Mori e Burghardt (2001) mostraram que a temperatura exerce um efeito significativo neste comportamento e observaram que a imobilidade foi mais evidente em baixas temperaturas.

Outra análise consistiu em verificar somente o efeito da temperatura, excluindo as diferenças entre os indivíduos e à 20℃, foi observado um maior índice de agressividade. Esse resultado corrobora outros estudos abordando baixas temperaturas e o aumento das respostas agressivas (FITCH, 1965; HECKROTTE, 1967; ARNOLD; BENNETT, 1984;). Evidências correlacionais entre temperatura e comportamento são consistentes com a hipótese de que as respostas antipredação em serpentes são ajustadas pela seleção natural, de tal forma a maximizar a probabilidade um indivíduo sobreviver a esse encontro com predadores. (Brodie III; Russell, 1999). No entanto, um maior número de estudos, abordando tanto o comportamento do predador quanto as respostas das presas, é necessário para uma maior compreensão dessa interação presa-predador. Além das variáveis bióticas e abióticas, os fatores históricos podem também desempenhar um papel importante na seleção dos elementos do repertório defensivo em serpentes e as discussões com base apenas nos atuais predadores têm um alcance limitado (GREENE, 1988). É possível que o complexo conjunto de comportamentos defensivos em *Tomodon dorsatus* foi modelado através de diversos processos seletivos pela ação de diferentes tipos de predadores ou de ambiente com diferentes níveis de risco predatório para as serpentes.

7. CONCLUSÕES

- *Tomodon dorsatus* apresenta uma complexidade de respostas que se manteve em diferentes temperaturas experimentais;

- Há uma grande variação individual no que se refere ao comportamento antipredador e essa diferença entre os indivíduos parece ser mais significante quando comparada com a variação eventualmente induzida pela temperatura;

- Alguns comportamentos agressivos, como a triangulação da cabeça e o achatamento do corpo, são mais sensíveis a temperaturas quando comparados aos comportamentos passivos ou de escape, como a fuga ou a imobilidade;

- Baixas temperaturas potencializam os comportamentos de enfrentamento nos animais que já são agressivos no habitat natural.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

[1] ANGILLETTA, JR. M. J.; NIEWIAROWSKI, P. H.; NAVAS, C. A. The evolution of thermal physiology in ectotherms. **Journal of Thermal Biology**, 27: 249 - 268, 2002.

[2] ANDRÉN, C. Effect of prey density on reproduction foraging and other activities in the adder, *Vipera berus*. **Amphibia - Reptilia** 3: 81-96, 1982.

[3] ARNOLD, S. J; BENNETT, A. F. Behavioral variation in natural populations.III: Antipredator displays in the garter snake *Thamnophis radix*. **Animal Behavior** 32: 1108-1118, 1984.

[4] ARAÚJO, M.S. **Comportamento defensivo em cinco espécies de jararacas *(Bothrops* spp.): um estudo comparativo**. Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, 1999.

[5] AYERS, M.P.; SHINE, R. Thermal influences on foraging ability: body size, posture and cooling rate of an ambush predator, the pyton *Morelia spilota*. **Function Ecology**, 11: 342 -347, 1997.

[6] BARTHOLOMEW, G. A. Physiological control of body temperature. In: Biology of Reptilia, Physiology C (Gans, C.; Pough, F.H., eds). Academic Press, London, 12: 167-211, 1982.

[7] BENNETT, A. F. Thermal dependence of lizard behaviour. **Animal Behaviour**, 28: 752-762, 1980.

[8] BIZERRA, A. F. **História natural de *Tomodon dorsatus* (Serpentes: Dipsadidae).** Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1998.

[9] BIZERRA, A. F, MARQUES, O. A. V. E SAZIMA, I. Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from southeastern Brazil. **Amphibia - Reptilia**, 26: 33 -38, 2005.

[10] BOGERT, C. M. Thermoregulation in reptiles: a factor in evolution. **Evolution**, 3: 195 - 211, 1949.

[11] BOGERT, C. M. How reptiles regulate their body temperature. **Scientific American**, 200: 105 -120, 1959.

[12] BOWERS, B. B., BLEDSOE, A. E.; BURGHARDT, G. M. Responses to escalating predatory threat in garter and ribbon snakes (*Thamnophis*). **Journal Comparative Psychology**, 107: 25-33, 1993.

[13] BRODIE JR., E. D., DUCEY, P. K. ; LEMOS-ESPINAL, J. Antipredator behavior of the salamander *Bolitoglossa rufescens*: effects of temperature and location of stimulus. **Journal Herpetology**. 25:99-101, 1991.

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

[15] BURGER, J. Antipredator behavior of hatchling snakes: effects of incubation temperature and simulated predators. **Animal Behaviour**, 56: 547-553, 1998.

[16] BURGHARDT, G. M. Cognitive ethology and critical anthropomorphism: a snake with two heads and hognose snakes that play dead**. In: Cognitive Ethology: the Minds of Other Animals** (Ed. By C. A. Ristau), 53 - 90, 1991.

[17] BURGHARDT, G.M.; SCHWARTZ, J. M. Geographic variations on methodological themes in comparative ethology: A natricine snake perspective. Pp. 69-94. ***In* S. A. Foster and J. A. Endler (Eds.), Geographic Variation in Behavior: Perspectives on Evolutionary Mechanisms**. Oxford University Press, Oxford, 1999.

[18] CAMPBELL, J. A; LAMAR, W. W. The venomous reptiles of the western hemisphere. Ithaca: Cornel University, 870 p, 2004.

[19] CARRIÈRE, Y.; BOIVIN, G. Evolution of thermal sensitivity of parasitization capacity in egg parasitoids. **Evolution** 51, 2028 – 2032, 1997.

[20] CARVALHO, M. A.; NOGUEIRA, F. Serpentes da área urbana de Cuiabá, Mato Grosso: aspectos ecológicos e acidentes ofídicos associados. **Cad. Saúde Pública** vol.14 n.4 Rio de Janeiro Out./Dec. 1998.

[21] CHRISTIAN, K.A.; TRACY, C.R. The effect of the thermal environment on the ability of hatchling Galapagos land iguanas to avoid predation during dispersal. **Oecologia** 49: 218 -223, 1981

[22] COOPER, WILLIAM E. JR.; VITT, L.J. Thermal dependence of tongue - flicking and comments on use of tongue -flicking as an index of squamate behavior. **Ethology** 71: 177-186, 1986.

[23] CROWLEY, S.R.; PIETRUSZKA, R.D. Aggressiveness and vocalization in the leopard lizard (*Gambelia wislizennii*): the influence of temperature. **Animal Behaviour**, 31: 1055 -1066, 1983.

[24] DODD, C. K., JR., BRODIE., E. D JR. Defensive mechanisms of neotropical salamanders with an experimental analysis of immobility and the effects of temperature on immobility. **Herpetologica**, 32: 269- 290, 1976.

[25] DUTTON, R.H.; FITZPATRICK, L.C.; HUGHES, J.L. Energetics of the rusty lizard *Sceloporus olivaceus.* **Ecology**, 56, 1378 – 1387, 1975.

[26] DUVALL, D., KING, M. B, GUTZWILLER, K. J Behavioral ecology and ethology of the prairie rattlesnake. **Nat. Geog. Res**. 1:80-111, 1985.

[27] EDMUNDS, M. Defense in Animals. Whitstable Ltda, Great Britain, 1974.

[28] ENDLER, J. A. Defense against predators. **In Predator-Prey Relationships: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates** (Feder, M.E.; Lauder, G. V., eds.), pp 109-134. Univ. Chicago Press, Chicago, 1986.

[29] FITCH, H. S. An ecological study of the garter snake, *Thamnophis sirtalis*. Univ. Kansas Publ. **Mus.Nat. Hist**. 15:493-564, 1965.

[30] GEHLBACH, F.R Death feigning and erratic behavior in Leptotyphlopid, colubrid and elapid snakes. **Herpetologica**, 26:24-34, 1970.

[31] GITTLEMAN, J.L E HARVEY, P.H. Why are distasteful preys no criptic? **Nature** 286: 149 -150, 1980.

[32] GOODE, M.J . ; DUVALL, D. Body temperature and defensive behaviour of free-ranging prairie rattlesnakes, *Crotalus viridis viridis*. **Animal Behaviour**, 38,360-362, 1989.

[33] GOMES, F.R.; BEVIER, C.R.; NAVAS, C.A. Environmental and Physiological Factors Influence Antipredator Behavior in *Scinax hiemalis* (Anura:Hylidae). **Copeia**, vol4:994-1005, 2002.

[34] 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.

[35] GREENWALD, O.E. Thermal Dependence of Striking and Prey Capture by Gopher Snakes. **Copeia**, 141-148, 1974.

[36] GREGORY,P.T. Bluffing and Waiting: Handling Effects and Post-Release Immobility in a Death- Feigning Snake (*Natrix natrix*). **Ethology**, vol114, 768-774, 2008.

[37] 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.

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

[39] HERREL, A.; JAMES, R.S.; VAN DAMME, R. Fight versus flight: physiological basis for temperature-dependent behavioral shifts in lizards. **The Journal of Experimental Biology**, 210, 1762- 1767, 2007.

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

[41] HERTZ, P. E., HUEY, R. B.; NEVO, E. Homage to Santa Anita: thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. **Evolution**, 37, 1075-1084, 1983.

[42] HERZOG HA, BAILEY BB, Development of antipredator responses in snakes. II. Effects of recent feeding on defensive behaviors of juvenile garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). **J Comp Psychol** 101: 387–389, 1987.

[43] HERZOG, H. A. JR; SCHWARTZ, J.M. Geographical variation in the anti-predator behavior of neonate garter snakes, *Thamnophis sirtalis* **Animal Behaviour**, 40: 597-598. 1990.

[44] HIRANO, M.; ROME, L.C. Jumping performance of frogs (*Rana pipiens*) as a function of temperature. **J.Exp.Biol**.108, 429 – 439, 1984.

[45] HUEY, R.B.; STEVENSON, R.D. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. **American Zoology**,19,357-366, 1979.

[46] HUEY, R.B; PIANKA, E.R. Ecological consequences of foraging mode. **Ecology** 62: 991-999, 1981.

[47] HUEY, R.B. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles.**In: Gans C.C., Pough,F.H.(Eds).Biology of the reptilia**, vol 12, Physiology.Academic Press, New York, 25-74, 1982.

[48] HUEY, R.B.; BENNETT, A.F., JOHN-ALDER, H; NAGY, K.A. Locomotor capacity and foraging behavior of Kalahari lacerdid lizards. **Animal Behaviour**, 32: 41-50, 1984.

[49] HUEY, R.B.; SLATKIN, M. Costs and benefits of lizard thermoregulation. **Quarterly Review of Biology**, 51: 363-384, 1976.

[50] KEOGH, J.S.; DESERTO, F.P. Temperature Dependent Defensive Behavior in Three Species of North American Colubrid Snakes. **Journal of Herpetology**, 28:258-261, 1994.

[51] KINGSOLVER, J.G.; WOODS, H.A. Thermal sensitivity of growth and feeding in Manduca sexta caterpillars. **Physiol. Biochem.Zool**. 70, 631 - 638, 1997.

[52] KOHLSDORF,T.**Locomoção em areia e rocha: respostas evolutivas em lagartos tropidurídeos**. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, 249 p, 2003.

[53] LAYNE, J.R.; FORD, N.B. Flight distance of the queen snake Regina septemvittata. **J. Herpetol**. 18: 496 - 498, 1984.

[54] LILLYWHITE, H. B. Temperature, energetic, and physiological ecology. Pp. 422 – 477 **In: Seigel, R.A., J.T. Collins, and S.S. Novak (eds.), Snakes: ecology and evolutionary biology.** Macmillan, NY, 1987.

[55] MARQUES, O.A.V.; ETEROVIC, A.; SAZIMA, I. Serpentes da Mata Atlântica: Guia Ilustrado. Editora Holos, Ribeirão Preto, Brasil, 2001.

[56] MARQUES, O.A.V.; SAZIMA I. História natural das serpentes. In: Animais peçonhentos do Brasil : Biologia, Clínica e Terapêutica dos acidentes, pag 62-71, 2003.

[57] MARTINS, M. **História Natural e Ecologia de uma Taxocenose de Serpentes de Mata na Região de Manaus, Amazônia Central, Brasil**. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências/ Universidade Estadual de Campinas, 1994.

[58] MATTISON, C. The Encyclopedia of Snakes. London, Cassel Paperbacks. 256p, 1995.

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

[60] MCCONNELL, E.; RICHARDS, A.G. How fast can a cockroach run? Bull. Brooklyn **Entomol. Soc**.50, 36 -43, 1955.

[61] MONDAL, S.; RAI, U. In vitro effect of temperature on phagocytic and cytotoxic activities of splenic phagocytes of the wall lizard, Hemidactylus flaviviridis. **Comp. Biochem. Physiol. A**, 129:391-398, 2001.

[62] MORI, A., LAYNE, D. & BURGHARDT, G. M. Description and preliminary analysis of antipredator behavior of *Rhabdophis tigrinus tigrinus*, a colubrid snake with nuchal glands. **Jpn. J. Herpetol**. 16: 94 -107, 1996.

[63] MORI, A.; BURGHARDT, G.M.Temperature Effects on Anti-Predator Behaviour in *Rhabdophis tigrinus*, a Snake with Toxic Nuchal Glands**. Ethology** 107,795-811, 2001.

[64] NAVAS, C.A.; BEVIER, C. Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog *Colostethus subpunctatus*. **Herpetologica**, 57, 384 -395, 2001.

[65] OJANGUREN, A.F.; BRANA, F. Thermal dependence of swimming endurance in juvenile brown trout. **J.Fish Biol**.56, 1342 – 1347, 2000.

[66] OLIVEIRA, M. E; MARTINS, M. When and where to find a pitviper: Activity patterns and habitat use of the lancehead, *Bothrops atrox*, in central Amazonia, Brazil. **Herpetological Natural History**, 8: 101-110, 2002.

[67] PASSEK, K.M. AND GILLINGHAM, J.C. Thermal influence on defensive behaviours of the Eastern garter snake, *Thamnophis sirtalis*. **Animal Behaviour**, 54: 629-633, 1997.

[68] RAND, A.S. Inverse relationship between temperature and shyness in the lizard Anolis lineatopus. **Ecology** 45: 863-864, 1964.

[69] ROTH, E.D; JOHNSON, J.A. Size-based variation in antipredator behavior within a snake (*Agkistrodon piscivorus*) population. **Behavioral Ecology**, 15:365 – 370, 2004.

[70] SAZIMA, I. Experimental Predation on the Leaf-Frog Phyllomedusa rohdei by the Water Snake *Liophis miliaris*. **Journal of Herpetology**, 8: 376-377, 1974.

[71] SAZIMA, I. Um estudo da biologia comportamental da jararaca, *Bothrops jararaca*, com uso de marcas naturais. **Memórias do Instituto Butantan**, 50:83-89, 1988.

[72] SAZIMA, I. ; HADDAD, C. F. B. Répteis da Serra do Japi: notas sobre história natural. **In: História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil** (L. P. C. Morellato, org.), pp. 28-49, Campinas: Editora da Universidade Estadual de Campinas/Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo, 1992.

[73] SCHIEFFLIN, C.D.; DE QUEIROZ, A. Temperature and defense in the common garter snake: warm snakes are more aggressive than cold snakes. **Herpetologica**, 47:230-237, 1991.

[74] LILLYWHITE, H.B. The biology and conservation of acrochordid snakes. **Hamadryad**, 16: 1-9, 1991.

[75] SCRIBNER S.J., WEATHERHEAD P. J. Locomotion and antipredator behavior in three species of semi-aquatic snakes. **Can J Zool** 73:321–329, 1995.

[76] SCUDDER, R.M.; BURGHARDT, G.M. A comparative study of defensive behavior in three sympatric species of water snakes (Nerodia). **Z. Tierpsychol**. 63: 17- 26, 1983.

[77] SHINE, R. A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. **Am. Nat**, 145: 809 – 823, 1995.

[78] 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, Dipsadidae*), **Biological Journal of the Linnean Society** *76*:71-77, 2000.

[79] SINERVO, B.; HUEY, R.B. Allometric Engineering: An Experimental Test of the Causes of Interpopulational Differences in Performance. **Science**, 248: 1106-1109, 1990.

[80] 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. **Physiol. Zool**. 58: 46 – 57, 1985.

[81] STRUSSMANN, C. Riqueza, abundância relativa e distribuição de espécies de serpentes ao longo da Rodovia MT-060, nos cerrados de Mato Grosso. **III Congresso Latino-Americano de Herpetologia**, Resumos. Campinas: Universidade Estadual de Campinas, 1992.

[82] VAN BERKUN, F.H. Evolutionary patterns of the thermal sensitivity of sprint speed in *Anolis* lizards**. Evolution**, 40: 594-604, 1986.

[83] WARREN, C.E., DAVIS, G.E. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish. **In: Gerking, S.D. (Ed.), The Biological Basis of Freshwater Fish Production.** Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 175–214, 1967.

[84] WEBB, J.K. ; SHINE, R. Thermoregulation by a Nocturnal Elapid Snake (*Hoplocephalus bungaroides*) in Southeastern Australia. **Physiological and Biochemical Zoology** 71:680– 692. 1998.

[85] WEINSTEIN, R.B. Effects of temperature and water loss on terrestrial locomotor performance in land crabs: integrating laboratory and field studies**. Am.Zool**, 38, 518 - 527, 1998.

[86] WERNER, Y.L. Optimal temperatures for inner-ear performance in gekkonid lizards. **J.Exp. Zool**, 195: 319 - 352, 1976.

[87] WHITAKER, P. B.; SHINE, R. Responses of free-ranging brownsnakes (*Pseudonaja textilis*: Elapidae) to encounters with humans. **Wildl. Res**. 26, 689 - 704, 1999.

[88] WHITAKER, P.B.; ELLIS, K; SHINE, R. The defensive strike of The Eastern Brownsnake *Pseudonaja textilis* (Elapidae). **Functional Ecology**, 14: 25 - 31, 2000.

APÊNDICES

APÊNDICE 1- Comportamentos

(a) Temperatura de 20°C

	Comportamentos														Comportamentos												
	Agressivos					Imobilid	Passivos								Agressivos					Imobilid	Passivos						
	PS	TC	AC	EB	B	I	ECP	F	Dir	Traj	Dir X Tra	Agress	CoefAg		PS	TC	AC	EB	B	I	ECP	F	Dir	Traj	Dir X Tra	Agress	CoefAg
A3	1	1	0	0	0	0	0	0	1	21,0	21,0	3	3	**A33**	0	0	0	0	0	0	0	1	1	27,6	27,6	0	-2
A4	1	1	1	1	0	0	0	0	1	5,0	5,0	10	10	**A34**	1	1	1	0	0	0	0	0	1	24,3	24,3	6	6
A5	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	20,0	-20,0	0	-2	**A35**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	18,4	-18,4	0	-2
A6	1	1	0	1	1	0	0	0	1	13,1	13,1	12	12	**A36**	1	1	1	0	1	0	0	0	1	40,8	40,8	11	11
A7	1	1	1	1	0	0	0	0	1	8,2	8,2	10	10	**A37**	1	1	0	0	0	0	0	0	1	27,3	27,3	3	3
A9	1	1	1	1	1	0	0	0	1	20,1	20,1	15	15	**A38**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	15,3	-15,3	0	-2
A10	1	1	1	0	0	0	0	0	1	21,4	21,4	6	6	**A39**	1	0	0	0	0	0	0	0	1	40,8	40,8	1	1
A11	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	39,5	-39,5	0	-2	**A40**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	27,4	-27,4	0	-2
A12	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0,0	0,0	0	0	**A41**	1	1	1	1	1	0	0	0	1	28,2	28,2	15	15
A13	1	0	0	0	0	0	0	0	-1	21,1	-21,1	1	1	**A42**	1	1	1	0	1	0	0	0	1	35,8	35,8	11	11
A14	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0,0	0,0	0	0	**A43**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	11,7	-11,7	0	-2
A15	0	0	0	0	0	0	1	0	-1	4,1	-4,1	0	-1	**A44**	1	0	0	0	0	0	0	0	1	27,3	27,3	1	1
A16	1	0	0	0	0	0	0	0	-1	7,2	-7,2	1	1	**A45**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	8,9	-8,9	0	-2
A17	1	1	1	0	0	0	0	0	1	28,5	28,5	6	6	**A46**	1	1	0	0	0	0	0	0	1	22,7	22,7	3	3
A18	0	0	0	0	0	0	0	1	1	5,7	5,7	0	-2	**A48**	1	1	0	0	0	0	0	0	1	12,1	12,1	3	3
A22	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	4,5	-4,5	0	-2	**A49**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	7,2	-7,2	0	-2
A23	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	21,9	-21,9	0	-2	**A50**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	17,9	-17,9	0	-2
A24	1	1	1	0	0	0	0	0	1	22,2	22,2	6	6	**A51**	1	0	0	0	0	0	0	0	1	25,1	25,1	1	1
A25	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	11,7	-11,7	0	-2	**A53**	1	1	0	0	0	0	0	0	1	19,9	19,9	3	3
A26	1	1	0	0	0	0	0	0	1	8,0	8,0	3	3	**A54**	1	1	0	0	1	0	0	0	1	20,2	20,2	8	8
A27	1	1	0	0	0	0	0	0	1	16,1	16,1	3	3	**A57**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	50,7	-50,7	0	-2
A28	1	1	1	0	1	0	0	0	1	71,2	71,2	11	11	**A58**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	32,6	-32,6	0	-2
A29	1	1	1	0	1	0	0	0	1	55,2	55,2	11	11	**A59**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	11,3	-11,3	0	-2
A30	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	9,4	-9,4	0	-2	**A60**	1	1	0	0	0	0	0	0	1	29,3	29,3	3	3
A32	1	0	0	0	0	0	0	0	1	15,6	15,6	1	1														

(b) Temperatura de 25°C

	Comportamentos														Comportamentos												
	Agressivos					Imobilid	Passivos								Agressivos					Imobilid	Passivos						
	PS	TC	AC	EB	B	I	ECP	F	Dir	Traj	Dir X Tra	Agress	CoefAg		PS	TC	AC	EB	B	I	ECP	F	Dir	Traj	Dir X Tra	Agress	CoefAg
A3	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	11,7	11,7	3	3	**A33**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	35,1	35,1	1	1
A4	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	11,1	11,1	1	1	**A34**	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	10,0	10,0	3	3
A5	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	27,9	27,9	0	-2	**A35**	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	27,9	27,9	0	-2
A6	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	42,9	42,9	3	3	**A36**	1	1	0	1	1	0	0	0	1,0	20,5	20,5	12	12
A7	0	0	0	0	0	1	0	0	0,0	0,0	0,0	0	0	**A37**	1	1	1	0	1	0	0	0	1,0	42,5	42,5	11	11
A9	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	6,7	6,7	1	1	**A38**	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	14,7	14,7	0	-2
A10	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	31,9	-31,9	0	-2	**A39**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	37,1	37,1	1	1
A11	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	16,5	-16,5	0	-2	**A40**	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	13,6	13,6	0	-2
A12	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	17,2	-17,2	0	-2	**A41**	1	0	0	0	0	0	1	0	1,0	13,1	13,1	1	1
A13	0	0	0	0	0	0	1	0	-1,0	10,8	-10,8	0	-1	**A42**	1	1	1	1	1	0	0	0	1,0	22,3	22,3	15	15
A14	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	32,2	32,2	0	-1	**A43**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	15,7	-15,7	0	-2
A15	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	28,3	28,3	0	-1	**A44**	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	15,6	15,6	3	3
A16	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	17,1	17,1	3	3	**A45**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	10,0	-10,0	0	-2
A17	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	41,3	41,3	3	3	**A46**	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	23,4	23,4	3	3
A18	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	6,4	-6,4	0	-2	**A48**	1	1	0	0	1	0	0	0	1,0	23,3	23,3	8	8
A22	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	8,5	-8,5	0	-2	**A49**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	16,0	-16,0	0	-2
A23	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	26,3	26,3	0	-1	**A50**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	15,2	-15,2	0	-2
A24	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	16,3	16,3	0	-2	**A51**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	14,1	-14,1	0	-2
A25	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	14,1	-14,1	0	-2	**A53**	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	25,2	25,2	3	3
A26	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	12,6	12,6	0	-1	**A54**	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	35,5	35,5	3	3
A27	0	0	0	0	0	0	1	0	-1,0	21,6	-21,6	0	-1	**A57**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	29,9	29,9	1	1
A28	1	1	1	0	0	0	0	0	1,0	28,2	28,2	6	6	**A58**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	56,5	-56,5	0	-2
A29	1	1	1	0	1	0	0	0	1,0	31,3	31,3	11	11	**A59**	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	8,2	8,2	3	3
A30	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	21,1	-21,1	0	-2	**A60**	1	1	1	0	0	0	0	0	-1,0	12,6	-12,6	6	6
A32	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	25,1	-25,1	0	-2														

(c) Temperatura de 30°C

	Comportamentos														Comportamentos												
	Agressivos					Imobilid	Passivos								Agressivos					Imobilid	Passivos						
	PS	TC	AC	EB	B	I	ECP	F	Dir	Traj	Dir X Tra	Agress	CoefAg		PS	TC	AC	EB	B	I	ECP	F	Dir	Traj	Dir X Tra	Agress	CoefAg
A3	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	35,3	35,3	3	3	**A33**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	10,8	-10,8	0	-2
A4	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	17,8	17,8	1	1	**A34**	1	1	1	0	0	0	0	0	1,0	32,3	32,3	6	6
A5	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	30,6	30,6	0	-2	**A35**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	16,8	16,8	1	1
A6	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	23,4	23,4	0	-2	**A36**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	46,7	46,7	1	1
A7	0	0	0	0	0	1	0	0	0,0	0,0	0,0	0	0	**A37**	1	1	1	0	1	0	0	0	1,0	56,2	56,2	11	11
A9	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	15,2	15,2	1	1	**A38**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	8,5	-8,5	0	-2
A10	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	6,1	-6,1	0	-2	**A39**	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	43,9	43,9	0	-2
A11	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	12,5	-12,5	0	-2	**A40**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	31,1	-31,1	0	-2
A12	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	12,5	-12,5	0	-2	**A41**	1	1	0	1	0	0	0	0	1,0	36,3	36,3	7	7
A13	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	4,0	4,0	0	-1	**A42**	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	43,2	43,2	3	3
A14	0	0	0	0	0	0	1	0	-1,0	8,0	-8,0	0	-1	**A43**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	31,6	31,6	1	1
A15	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	26,5	26,5	0	-1	**A44**	1	1	0	0	1	0	0	0	1,0	46,2	46,2	8	8
A16	1	0	0	0	0	0	0	0	-1,0	12,0	-12,0	1	1	**A45**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	12,3	-12,3	0	-2
A17	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	17,9	17,9	0	-2	**A46**	1	1	1	0	1	0	0	0	1,0	15,8	15,8	11	11
A18	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	12,4	-12,4	0	-2	**A48**	1	1	0	0	1	0	0	0	1,0	38,2	38,2	8	8
A22	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	5,0	5,0	0	-1	**A49**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	30,2	30,2	1	1
A23	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	23,2	23,2	0	-1	**A50**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	11,7	-11,7	0	-2
A24	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	21,0	21,0	0	-2	**A51**	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	19,3	19,3	0	-2
A25	1	1	0	0	1	0	0	0	1,0	38,8	38,8	8	8	**A53**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	14,6	-14,6	0	-2
A26	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	14,1	14,1	3	3	**A54**	1	1	0	0	1	0	0	0	1,0	87,3	87,3	8	8
A27	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	40,5	40,5	0	-2	**A57**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	12,5	-12,5	0	-2
A28	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	47,1	47,1	3	3	**A58**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	42,6	-42,6	0	-2
A29	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	19,0	19,0	3	3	**A59**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	28,4	28,4	1	1
A30	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	5,7	5,7	0	-2	**A60**	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	24,3	24,3	3	3
A32	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	49,4	49,4	0	-2														

(d) Temperatura de 35°C

	Comportamentos														Comportamentos												
	Agressivos					Imobilid	Passivos								Agressivos					Imobilid	Passivos						
	PS	TC	AC	EB	B	I	ECP	F	Dir	Traj	Dir X Tra	Agress	CoefAg		PS	TC	AC	EB	B	I	ECP	F	Dir	Traj	Dir X Tra	Agress	CoefAg
A3	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	44,6	44,6	0	-1	**A33**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	31,3	31,3	1	1
A4	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	5,5	5,5	1	1	**A34**	1	1	1	0	0	0	0	0	1,0	39,1	39,1	6	6
A5	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	16,4	-16,4	0	-2	**A35**	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	21,8	21,8	0	-2
A6	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	10,0	-10,0	0	-2	**A36**	1	1	0	1	1	0	0	0	1,0	34,2	34,2	12	12
A7	0	0	0	0	0	1	0	0	0,0	0,0	0,0	0	0	**A37**	1	1	0	0	1	0	0	0	1,0	40,2	40,2	8	8
A9	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	16,0	16,0	1	1	**A38**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	22,7	22,7	1	1
A10	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	23,4	-23,4	0	-2	**A39**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	10,0	-10,0	0	-2
A11	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	41,6	-41,6	0	-2	**A40**	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	33,1	33,1	0	-1
A12	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	21,2	-21,2	0	-2	**A41**	1	1	0	0	1	0	0	0	1,0	23,4	23,4	8	8
A13	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	10,0	10,0	0	-1	**A42**	1	1	1	0	1	0	0	0	1,0	50,0	50,0	11	11
A14	0	0	0	0	0	1	0	0	0,0	0,0	0,0	0	0	**A43**	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	38,2	38,2	0	-2
A15	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	19,0	-19,0	0	-2	**A44**	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	17,9	17,9	3	3
A16	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	13,0	13,0	1	1	**A45**	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	13,2	13,2	0	-1
A17	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	20,1	-20,1	0	-2	**A46**	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	15,2	15,2	3	3
A18	0	0	0	0	0	1	0	0	0,0	0,0	0,0	0	0	**A48**	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	33,4	33,4	3	3
A22	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	41,9	41,9	1	1	**A49**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	22,7	-22,7	0	-2
A23	0	0	0	0	0	1	0	0	0,0	0,0	0,0	0	0	**A50**	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	41,2	41,2	0	-2
A24	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	12,0	-12,0	0	-2	**A51**	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	37,4	37,4	0	-2
A25	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	26,0	26,0	0	-2	**A53**	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	8,5	8,5	0	-1
A26	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	10,2	10,2	0	-2	**A54**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	43,9	43,9	1	1
A27	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	20,4	20,4	3	3	**A57**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	20,4	20,4	1	1
A28	1	1	1	0	1	0	0	0	1,0	42,3	42,3	11	11	**A58**	0	0	0	0	0	0	0	1	-1,0	23,6	-23,6	0	-2
A29	1	0	0	0	1	0	0	0	1,0	41,8	41,8	6	6	**A59**	1	1	0	0	0	0	0	0	1,0	20,6	20,6	3	3
A30	0	0	0	0	0	0	1	0	1,0	29,8	29,8	0	-1	**A60**	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	22,4	22,4	1	1
A32	1	0	0	0	0	0	0	0	1,0	37,9	37,9	1	1														

APÊNDICE 2 – Dados morfológicos

	MASSA (gr)	SEXO	CRC (cm)	LOCALIDADE		MASSA (gr)	SEXO	CRC (cm)	LOCALIDADE
A3	25	0	48,5	Embu-Guaçu	**A33**	22	1	38	São Roque
A4	28	1	43	Vargem Gde Paulista	**A34**	20	1	42,5	Itapecerica da Serra
A5	30	1	43	Mairinque	**A35**	30	1	49	Santana do Parnaíba
A6	40	1	48	Sem procedência	**A36**	29	1	50	Santana do Parnaíba
A7	31	1	41,5	Cajamar	**A37**	12	1	34	Santana do Parnaíba
A9	19	0	37	Ibiúna	**A38**	46	0	51	Itu
A10	50	1	54,5	Piedade	**A39**	40	0	49	Embu das Artes
A11	26	1	37,5	Itapevi	**A40**	51	0	51	Embu -Guaçu
A12	20	1	42	Itapecerica da Serra	**A41**	23	1	41	Ibiúna
A13	16	1	37	Ibiúna	**A42**	25	0	43,5	São Paulo
A14	29	1	45,5	Santana do Parnaíba	**A43**	58	0	51,5	Osasco
A15	25	1	42,5	São Caetano do Sul	**A44**	20	1	40	Juquitiba
A16	50	0	46	Mairinque	**A45**	56	0	52,5	Santana do Parnaíba
A17	25	1	38	São Roque	**A46**	50	0	52,5	Cotia
A18	31	1	44,5	Cajamar	**A48**	42	1	49	São Paulo
A22	44	0	52	São Paulo	**A49**	95	0	57	Mairiporã
A23	49	1	60,5	Embu-Guaçu	**A50**	29	1	43	Embu das Artes
A24	29	1	49	Embu-Guaçu	**A51**	80	0	49,5	Itu
A25	31	1	44,5	Embu-Guaçu	**A53**	48	0	44	Vargem Gde Paulista
A26	49	0	53	Cotia	**A54**	25	0	41,5	Cotia
A27	29	0	40	Cotia	**A57**	90	0	50,5	São Paulo
A28	46	0	48,5	Itapevi	**A58**	75	0	59,5	Parelheiros
A29	53	0	52	Ibiúna	**A59**	70	1	59	Mairiporã
A30	61	1	61	Araçariguama	**A60**	30	1	54	São Bernardo do Campo
A32	21	1	39	São Bernardo do Campo					

APÊNDICE 3 – Dados referentes ao bote

Animal	Bote 20C				
	Altura (cm)	Distância (cm)	Duração (s)	Velocidade (cm/s)	CRC (cm)
A6	6,20	16,20	0,34	53,28	48,00
A9	5,00	15,00	0,46	32,89	37,00
A28	6,00	38,20	0,15	251,31	48,50
A29	5,00	36,40	0,38	95,78	52,00
A36	6,00	22,36	0,23	98,07	50,00
A41	4,00	13,41	0,15	88,22	41,00
A42	6,00	23,40	0,08	307,89	43,50
A54	3,00	8,90	0,15	58,55	41,50
média	5,15	21,73	0,24	123,25	45,19
desv.padr	1,15	10,69	0,13	100,25	5,20
erro padrão	0,41	3,78	0,05	35,44	1,84
Animal	**Bote 25C**				
	Altura (cm)	**Distância (cm)**	**Duração (s)**	**Velocidade (cm/s)**	**CRC (cm)**
A29	4,00	21,50	0,15	141,44	52,00
A36	5,00	10,70	0,23	46,92	50,00
A37	4,00	12,00	0,15	78,94	34,00
A42	4,00	12,00	0,08	157,89	43,50
A48	4,20	16,12	0,23	70,70	49,00
média	4,24	14,46	0,17	99,18	45,70
desv.padr	0,43	4,43	0,06	47,92	7,26
erro padrão	0,19	1,98	0,03	21,43	3,25
Animal	**Bote 30C**				
	Altura (cm)	**Distância (cm)**	**Duração (s)**	**Velocidade (cm/s)**	**CRC (cm)**
A25	8,00	10,19	0,23	44,69	44,50
A37	5,00	30,46	0,23	133,59	34,00
A44	4,00	24,00	0,23	105,26	40,00
A48	3,00	34,00	0,15	223,68	49,00
A54	6,00	46,60	0,15	310,66	41,50
média	5,20	29,05	0,20	163,58	41,80
desv.padr	1,92	13,38	0,04	104,50	5,55
erro padrão	0,86	5,98	0,02	46,73	2,48
Animal	**Bote 35C**				
	Altura (cm)	**Distância (cm)**	**Duração (s)**	**Velocidade (cm/s)**	**CRC (cm)**
A28	4,00	18,20	0,15	119,73	48,50
A29	3,00	29,73	0,08	391,18	52,00
A41	4,00	16,49	0,15	108,46	41,00
A42	6,00	17,20	0,23	75,43	43,50
média	4,25	20,41	0,15	173,70	46,25
desv.padr	1,26	6,26	0,06	146,20	4,94
erro padrão	0,63	3,13	0,03	73,10	2,47

APÊNDICE 4- Cálculo da média individual ajustada

	Temperaturas							Temperaturas			
Ind(n)	20C	25C	30C	35C	MI(n)	MMI = 1,45	Ind(n)	20C	25C	30C	35C
	CoefAg	CoefAg	CoefAg	CoefAg		Fc(n)		CoefAgAj	CoefAgAj	CoefAgAj	CoefAgAj
A3	3	3	3	-1	2,00	0,55	**A3**	2,45	2,45	2,45	-1,55
A4	10	1	1	1	3,25	1,80	**A4**	8,20	-0,80	-0,80	-0,80
A5	-2	-2	-2	-2	-2,00	-3,45	**A5**	1,45	1,45	1,45	1,45
A6	12	3	-2	-2	2,75	1,30	**A6**	10,70	1,70	-3,30	-3,30
A7	10	0	0	0	2,50	1,05	**A7**	8,95	-1,05	-1,05	-1,05
A9	15	1	1	1	4,50	3,05	**A9**	11,95	-2,05	-2,05	-2,05
A10	6	-2	-2	-2	0,00	-1,45	**A10**	7,45	-0,55	-0,55	-0,55
A11	-2	-2	-2	-2	-2,00	-3,45	**A11**	1,45	1,45	1,45	1,45
A12	0	-2	-2	-2	-1,50	-2,95	**A12**	2,95	0,95	0,95	0,95
A13	1	-1	-1	-1	-0,50	-1,95	**A13**	2,95	0,95	0,95	0,95
A14	0	-1	-1	0	-0,50	-1,95	**A14**	1,95	0,95	0,95	1,95
A15	-1	-1	-1	-2	-1,25	-2,70	**A15**	1,70	1,70	1,70	0,70
A16	1	3	1	1	1,50	0,05	**A16**	0,95	2,95	0,95	0,95
A17	6	3	-2	-2	1,25	-0,20	**A17**	6,20	3,20	-1,80	-1,80
A18	-2	-2	-2	0	-1,50	-2,95	**A18**	0,95	0,95	0,95	2,95
A22	-2	-2	-1	1	-1,00	-2,45	**A22**	0,45	0,45	1,45	3,45
A23	-2	-1	-1	0	-1,00	-2,45	**A23**	0,45	1,45	1,45	2,45
A24	6	-2	-2	-2	0,00	-1,45	**A24**	7,45	-0,55	-0,55	-0,55
A25	-2	-2	8	-2	0,50	-0,95	**A25**	-1,05	-1,05	8,95	-1,05
A26	3	-1	3	-2	0,75	-0,70	**A26**	3,70	-0,30	3,70	-1,30
A27	3	-1	-2	3	0,75	-0,70	**A27**	3,70	-0,30	-1,30	3,70
A28	11	6	3	11	7,75	6,30	**A28**	4,70	-0,30	-3,30	4,70
A29	11	11	3	6	7,75	6,30	**A29**	4,70	4,70	-3,30	-0,30
A30	-2	-2	-2	-1	-1,75	-3,20	**A30**	1,20	1,20	1,20	2,20
A32	1	-2	-2	1	-0,50	-1,95	**A32**	2,95	-0,05	-0,05	2,95
A33	-2	1	-2	1	-0,50	-1,95	**A33**	-0,05	2,95	-0,05	2,95
A34	6	3	6	6	5,25	3,80	**A34**	2,20	-0,80	2,20	2,20
A35	-2	-2	1	-2	-1,25	-2,70	**A35**	0,70	0,70	3,70	0,70
A36	11	12	1	12	9,00	7,55	**A36**	3,45	4,45	-6,55	4,45
A37	3	11	11	8	8,25	6,80	**A37**	-3,80	4,20	4,20	1,20
A38	-2	-2	-2	1	-1,25	-2,70	**A38**	0,70	0,70	0,70	3,70
A39	1	1	-2	-2	-0,50	-1,95	**A39**	2,95	2,95	-0,05	-0,05
A40	-2	-2	-2	-1	-1,75	-3,20	**A40**	1,20	1,20	1,20	2,20
A41	15	1	7	8	7,75	6,30	**A41**	8,70	-5,30	0,70	1,70
A42	11	15	3	11	10,00	8,55	**A42**	2,45	6,45	-5,55	2,45
A43	-2	-2	1	-2	-1,25	-2,70	**A43**	0,70	0,70	3,70	0,70
A44	1	3	8	3	3,75	2,30	**A44**	-1,30	0,70	5,70	0,70
A45	-2	-2	-2	-1	-1,75	-3,20	**A45**	1,20	1,20	1,20	2,20
A46	3	3	11	3	5,00	3,55	**A46**	-0,55	-0,55	7,45	-0,55
A48	3	8	8	3	5,50	4,05	**A48**	-1,05	3,95	3,95	-1,05
A49	-2	-2	1	-2	-1,25	-2,70	**A49**	0,70	0,70	3,70	0,70
A50	-2	-2	-2	-2	-2,00	-3,45	**A50**	1,45	1,45	1,45	1,45
A51	1	-2	-2	-2	-1,25	-2,70	**A51**	3,70	0,70	0,70	0,70
A53	3	3	-2	-1	0,75	-0,70	**A53**	3,70	3,70	-1,30	-0,30
A54	8	3	8	1	5,00	3,55	**A54**	4,45	-0,55	4,45	-2,55
A57	-2	1	-2	1	-0,50	-1,95	**A57**	-0,05	2,95	-0,05	2,95
A58	-2	-2	-2	-2	-2,00	-3,45	**A58**	1,45	1,45	1,45	1,45
A59	-2	3	1	3	1,25	-0,20	**A59**	-1,80	3,20	1,20	3,20
A60	3	6	3	1	3,25	1,80	**A60**	1,20	4,20	1,20	-0,80

APÊNDICE 5 - regressão linear multivariada para verificar a influência dos fatores sexo, massa e CRC

Foi observado que, para todas as temperaturas testadas, o valor de R^2 foi próximo de zero, o que indica um baixo grau de ajuste das variáveis - CRC (Comprimento Rostro-Cloacal), sexo, massa - ao modelo. Esta baixa adequação se confirma através do teste F, cujo valor da estatística está abaixo do crítico com confiança de 95%.

	Temperatura 20C								
Estatísticas	**CRC**	**sexo**	**massa**	**constante**	**R2**	**F**	**n**	**k**	**F Crítico**
Valor	-0,006	-2,413	-0,117	8,931	0,146	2,561	49	3	4,2
Erro padrão	0,166	1,675	0,064	6,225					
	Temperatura 25C								
Estatísticas	**CRC**	**sexo**	**massa**	**constante**	**R2**	**F**	**n**	**k**	**F Crítico**
Valor	0,075	-1,862	-0,086	2,153	0,074	1,204	49	3	4,2
Erro padrão	0,141	1,416	0,054	5,264					
	Temperatura 30C								
Estatísticas	**CRC**	**sexo**	**massa**	**constante**	**R2**	**F**	**n**	**k**	**F Crítico**
Valor	0,054	-1,165	-0,074	1,993	0,070	1,198	49	3	4,2
Erro padrão	0,127	1,280	0,049	4,759					
	Temperatura 35C								
Estatísticas	**CRC**	**sexo**	**massa**	**constante**	**R2**	**F**	**n**	**k**	**F Crítico**
Valor	0,050	-1,541	-0,073	2,383	0,074	1,198	49	3	4,2
Erro padrão	0,125	1,258	0,048	4,677					