

LETÍCIA RUIZ SUEIRO

**CUSTOS REPRODUTIVOS EM *CROTALUS DURISSUS*
(SERPENTES, VIPERIDAE) DO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação Interunidades em Biotecnologia USP/Instituto Butantan/IPT, para obtenção do Título de Doutor em Biotecnologia.

Área de concentração: Biotecnologia

Orientador: Prof. Dra. Selma Maria de Almeida-Santos

Versão original

São Paulo
2013

RESUMO

SUEIRO, L. R. **Custos reprodutivos em *Crotalus durissus* (Serpentes, Viperidae) do Estado de São Paulo, Brasil.** 2013. 103 f. Tese (Doutorado em Biotecnologia) – Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

A reprodução é custosa para ambos os sexos, mas a magnitude dos gastos e sua relação com o sucesso reprodutivo difere substancialmente entre machos e fêmeas. Os custos reprodutivos podem ser divididos em duas categorias: custos associados à sobrevivência e custos energéticos. Os custos associados à sobrevivência são aqueles que interferem na probabilidade de sobrevivência de organismos reprodutivos. Os custos associados à fecundidade influenciam a energia disponível para o futuro evento reprodutivo de um organismo. *Crotalus durissus* possui um ciclo reprodutivo sazonal, no qual o início da deposição de vitelo nos folículos ovarianos ocorre no fim do verão. A cópula ocorre no outono, a estocagem de espermatozoide se estende durante inverno, o término da deposição de vitelo nos folículos ovarianos e a fertilização acontecem na primavera e, por fim, a parturição é observada ao final no verão. Os machos exibem competição intraespecífica evidenciada em rituais de combate com a finalidade de acessar fêmeas receptivas que liberam partículas de feromônios (vitelogenina) no ar. A inferência de custos reprodutivos associados à sobrevivência foi realizada por meio de levantamentos das taxas de atividade entre machos e fêmeas como parâmetro indicativo de maior risco de mortalidade. Fêmeas requerem um investimento energético para darem início ao período reprodutivo. Os lipídeos provenientes do estoque de corpos de gordura abdominal são acumulados no fígado e consumidos durante o ciclo dos folículos ovarianos e esta é a fase mais custosa da reprodução, quando ocorre a transformação da gordura abdominal em vitelo. A variação da quantidade de gordura abdominal e dos substratos energéticos do fígado e dos rins foi avaliada para mensurar o custo energético da reprodução em *C. durissus*. Os resultados obtidos nesse trabalho revelam que as estratégias reprodutivas adotadas por fêmeas *C. durissus* exigem um alto investimento energético – evidenciado pelos maiores níveis de gordura abdominal e de lipídeos no fígado durante a fase vitelogênica, que são utilizados para custear a sinalização do estro na estação reprodutiva, a ovulação e durante toda a prenhez para nutrir os embriões. Além disso, o padrão de atividade diferenciada entre machos e fêmeas que as táticas reprodutivas exercidas pelos machos, durante o outono, elevam a taxa de avistamento, pois durante essa estação, os machos realizam a procura prolongada pela fêmea, combate e cópula. Para o padrão encontrado na primavera e verão, o maior número de fêmeas pode estar relacionado ao processo vitelogênico e a prenhez, fatores que incrementam a massa corpórea, aumentam a taxa de termorregulação, conseqüentemente, tornando-as menos hábeis para escapar de predadores, sendo então mais avistadas. Durante o inverno, o resultado pode ser atribuído às menores temperaturas recorrentes durante a estação, forçando, machos e fêmeas a permanecerem em abrigos para diminuir os gastos com deslocamentos, dada a condição ectotérmica dos répteis.

Palavras-chave: Serpentes. Custo reprodutivo. Sobrevivência. Gordura abdominal. Cascavéis.

ABSTRACT

SUEIRO, L. R. **Reproductive costs in *Crotalus durissus* (Serpentes, Viperidae) from São Paulo State, Brazil.** 2013. 103 p. Ph. D. thesis (Biotechnology) – Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

Reproduction is costly for both sexes, but the magnitude of spending and the relation to reproductive success differs substantially between males and females. Reproductive costs can be divided into two categories: costs associated with survival and energy costs. The costs associated with survival are those that affect the probability of survival of reproductive organisms. Costs associated with fertility influence the energy available for future reproductive event. *Crotalus durissus* has a seasonal reproductive cycle in which the beginning of the yolk deposition in ovarian follicles occur in the late summer, and mating occur in autumn, the sperm storage extends during winter the end of yolk deposition in ovarian follicles and fertilization occurs in spring. Finally, the birth is observed at the late summer. Males exhibit intraspecific competition evidenced in ritual combat with the purpose of access to receptive females release pheromones particles (vitellogenin) in the air. The inference of reproductive costs associated with survival was accomplished through surveys of activity rates between males and females, as na indicative of higher mortality risk. Females require a high energy investment to initiate the reproductive period. Lipids from the abdominal fat accumulates in the liver and are consumed during the cycle of ovarian follicles and this is the most costly phase of reproduction, when abdominal fat is shifted in yolk. The variation of the amount of abdominal fat and energetics substrates liver and kidneys were evaluated to measure the energy cost of reproduction in *C. durissus*. The results of this study shows that the reproductive strategies adopted by females *Crotalus durissus* require a high energy investment - evidenced by the higher levels of abdominal fat and lipids in the liver during vitellogenic phase, which are used to signal estrus in the reproductive season, ovulation and throughout pregnancy to nourish the embryos. Moreover, the pattern of activity differentiated between males and females reproductive tactics adopted by males during autumn, increase the rate of sighting, because during this season, the males perform a prolonged search by females, fighting and mating. For the pattern found in spring and summer, many females may be related to pregnancy and vitellogenic process, factors that increase body mass, and the thermoregulation rate, thus making them less able to escape predators, and then more sighted. During the winter, the result can be attributed to lower temperatures during this season, forcing males and females to remain in shelters to decrease moviments spending, given the ectothermic condition in reptiles.

Keywords: Snakes. Reproductive cost. Survival. Abdominal fat. Rattlesnakes.

CAPÍTULO 1 - CUSTO ENERGÉTICO DA REPRODUÇÃO EM *CROTALUS DURISSUS* (SERPENTES, VIPERIDAE), DO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL

1.1 Introdução

A ligação entre o balanço de energia e reprodução decorre do princípio unificador da biologia, a teoria sintética da evolução. Os mecanismos fisiológicos observados nas populações viventes são resultado da ação da seleção natural na variação genética aleatória das populações ancestrais. Assim, os mecanismos de controle do consumo e do armazenamento de energia existem porque estes mecanismos foram herdados e permitiram a sobrevivência dos organismos até a maturidade sexual, conferindo então uma vantagem reprodutiva (DERICKSON, 1976; SCHNEIDER, 2004).

Durante a evolução recente dos organismos, a habilidade de estocar quantidades significativas de energia dentro e fora do corpo, permitiu o engajamento em outras atividades que possibilitaram o sucesso reprodutivo. Assim, a habilidade de monitorar a energia externa (disponibilidade de presas) e interna (estoque de gordura abdominal, por exemplo) disponíveis são o elo central entre balanço energético e a reprodução. Tal habilidade permitiu aos animais priorizarem suas opções comportamentais de acordo com as flutuações das condições energéticas e reprodutivas (SCHNEIDER, 2004).

Sabe-se que em animais, os recursos para suprir as demandas das variações dos aspectos da história natural – crescimento, sobrevivência e reprodução - são estocados sob diferentes formas bioquímicas (POND, 1981; SANTOS; LLORENTE, 2004). Nos vertebrados, a forma mais recorrente de estocagem de energia é representada pela reserva de gordura, muito relevante também para hibernação e migração (SANTOS; LLORENTE, 2001, 2004).

Embora para muitos lagartos a cauda seja um importante órgão de armazenamento de gordura, como observado em *Mabuya dissimilis* e em *Morethia bouleneri* (CHAPPLE; SWAIN, 2002), para as serpentes, a forma mais ostensiva de reservas energéticas, é encontrada nos estoques de gordura abdominal. Os corpos de gordura abdominal possuem concentrações elevadas de lipídeos, os quais constituem biomoléculas de alto valor calórico (9 kcal/g), tornando-os eficientes fontes de reserva energética para subsidiar inúmeros processos metabólicos dentro os organismos (SCHERIDAN, 1994).

As serpentes, bem como outros animais ectotérmicos, são classificadas como “capital breeders” – não se reproduzem até acumularem energia suficiente para custear a reprodução;

ou seja, há uma dissociação temporal para a aquisição de energia e o período reprodutivo (BONNET et al., 1998).

Assim sendo, em muitas espécies de serpentes, as fêmeas requerem um investimento energético para darem início ao período reprodutivo (SIEGEL; FORD, 1987), e em viperídeos, a reprodução ocorre em anos alternados, e em alguns casos uma vez a cada três anos ou mais (ALMEIDA-SANTOS, 2000; DILLER; WALLACE, 1984).

Muitos pesquisadores têm questionado que bienalidade na reprodução das fêmeas de serpentes seja determinada geneticamente e sugeriram que a frequência reprodutiva ocorre em função reservas de gordura disponíveis (ALDRIDGE, 1979; BLEM, 1982; BROWN, 1991; MACARTNEY; GREGORY, 1988; WHITTIER; CREWS, 1990). Esse é o padrão descrito para as *Viperas aspis*, cuja frequência reprodutiva é determinada principalmente por uma combinação de fatores como a disponibilidade de alimentos, as reservas de gordura, duração da estação reprodutiva e estrutura populacional (BLEM, 1982; SEIGEL; FORD, 1987).

Em vertebrados ectotérmicos, a quantidade de gordura está relacionada ao metabolismo das gônadas. Os lipídeos provenientes do estoque de corpos de gordura abdominal são acumulados no fígado e consumidos durante o ciclo dos folículos ovarianos (BONNET, 2011; JANEIRO-CINQUINI et al., 1995; TELFORD, 1970) e esta é a fase mais custosa da reprodução, quando o vitelo é depositado nos folículos por meio da transformação da gordura do corpo mediada pela vitelogenina (CREWS; GARSTKA, 1982).

A utilização da gordura abdominal para a vitelogênese já foi relatada para várias espécies de serpentes (ALDRIDGE et al., 2003; BONNET, 2011; MATHIES, 2011; PRESTT, 1971; TINKLE, 1962). Essa mudança metabólica no tecido adiposo ocorre no fígado. Então há de se esperar que em espécies com ciclo reprodutivo sazonal, o fígado metabolize os lipídeos durante a fase reprodutiva (vitelogênica). E esse processo pode ser detectado pelas variações morfológicas do fígado evidenciado pela variação do número de vacúolos indicativos de deposição de lipídeos e um aumento da massa do fígado como foi observado antes da ovulação em *Trimeresurus flavoviridis* (YOKOYAMA; YOSHIDA, 1994).

Entretanto, em serpentes com período reprodutivo prolongado – aproximadamente nove meses de vitelogênese secundária, as alterações morfológicas do fígado são menos evidentes, provavelmente por que há produção de vitelo durante a maior parte do ano (FOWLER, 1989). Esse fenômeno foi observado também em *Waglerophis merremii*, *Xenodon newiedii* (PIZZATO; JORDÃO; MARQUES, 2008) e *Tomodon dorsatus*

(BIZERRA; MARQUES; SAZIMA, 2005) espécies que apresentam período vitelogênico prolongado.

A vitelogenina ainda é responsável pela sinalização do estro nas fêmeas. Essa lipofosfoproteína é disponibilizada na corrente sanguínea durante a fase vitelogênica e é permeada entre as escamas atuando como um feromônio para atrair e estimular os comportamentos sexuais dos machos. Logo após ecdise de fêmeas reprodutivas, essa sinalização torna-se mais evidente; fato comprovado pela observação de cópulas entre machos e fêmeas que trocaram de pele recentemente (ALDRIDGE; DUVALL, 2002; BROWN, 1995; MARQUES et al., 2009; SHUETT, 1992).

Madsen et al. (1993) relatam para *Vipera berus*, que o sucesso da cópula (número de cópula por machos) aumenta com a distância percorrida pelos machos. A taxa de movimentação dos machos durante o período reprodutivo aumenta em relação ao período não reprodutivo (PRESTT, 1971; SECOR, 2002). Esse esforço de procura pode ser custoso em termos energéticos para os machos (ALDRIDGE; DUVALL, 2002). Em *Coluber viridiflavus* o índice de condição corpórea (medida da gordura estocada) diminuiu drasticamente durante o período reprodutivo (BONNET; NAULLEAU, 1996).

Além dos custos energéticos impostos pela procura ativa de fêmeas, os machos também se alimentam menos durante a estação reprodutiva, como observado por Martin (1992) em *Crotalus horridus*. Dentro do repertório reprodutivo dos machos de algumas espécies de serpentes, há competição intrasexual, na forma de rituais de combate, fato que incrementa os custos energéticos e de sobrevivência dos machos associados ao período reprodutivo (ALDRIDGE; DUVALL, 2002; CARPENTER, 1984; PIZZATTO et al., 2006).

O ciclo reprodutivo masculino pode ser inferido pelo aumento do comprimento, do volume e da massa dos testículos, que reflete a intensa atividade espermatogênica (SCHUETT, 2002). Há relatos de que o gasto energético para a produção dos gametas masculinos não é trivial, refletido por uma considerável perda de massa corpórea durante o período de espermatogênese (OLSSON; MADSEN; SHINE, 1997).

Além da produção de gametas, machos de serpentes podem desenvolver caracteres sexuais secundários (ALDRIDGE; DUVALL, 2002). O mais evidente caracter sexual secundário é o segmento sexual renal (SSR), que constitui-se de uma parte dos túbulos contorcidos distais do néfron, presente em de répteis squamatas. Essa estrutura é estimulada por hormônios esteróides, que propiciam a síntese de grânulos de secreção eosinofílica (SEVER et al., 2002). Geralmente, a atividade espermatogênica é concomitante ao aumento do SSR durante a época reprodutiva (KROHMER, 2004; ROJAS; ALMEIDA-SANTOS,

2008). Entretanto, a avaliação das alterações do SSR e do volume testicular das cascavéis neotropicais nunca foram realizadas até então, deixando assim, uma lacuna na compreensão integrada do ciclo reprodutivo dos machos com as demandas energéticas requeridas durante o processo reprodutivo.

Tais exigências comportamentais e fisiológicas vivenciadas por machos e fêmeas de serpentes viperídeas requerem grande consumo de energia disponível em estoques de gordura adquiridos ao longo do período não reprodutivo, entretanto, essa hipótese tem recebido pouca atenção para as espécies tropicais (ALDRIDGE; DUVALL, 2002; ALDRIDGE et al., 2003; MATHIES, 2011).

Serpentes são modelos excelentes para analisar as implicações do estoque de gordura no metabolismo, pois para esse grupo de répteis, a evolução favoreceu a estocagem de gordura com “combustível” para o esforço reprodutivo. Além disso, serpentes apresentam uma plasticidade reprodutiva considerável, permitindo testar a dinâmica de lipídeos no contexto reprodutivo. (BEAUPRE; DUVALL, 1998; POUHG, 1980; SEIGEL; FORD, 1987).

A relação entre a quantidade de reserva energética (gordura abdominal) e o “output” reprodutivo é muito complexa e varia entre as espécies (AUBRET et al., 2002). No entanto, comparações dos estoques de gordura abdominal antes e depois da reprodução em serpentes têm sido relatadas na literatura mais recentemente (MADSEN; SHINE, 2000; SANTOS; LLORENTE, 2004; SHINE; MASON, 2005) e é óbvio que os organismos não podem reproduzir-se na ausência total de reservas energéticas (FRISH, 1978), porém o custo energético da reprodução ainda não foi pesquisado para nenhuma espécie neotropical.

A espécie *Crotalus durissus* neotropical apresentam-se como uma das espécies mais intensivamente estudadas sob o contexto ecológico e da história natural, destacando-se como um potencial modelo para as interpretações evolutivas das estratégias reprodutivas (ALMEIDA-SANTOS et al., 2004; ALMEIDA-SANTOS, 2005; BARROS; SUEIRO; ALMEIDA-SANTOS, 2012; BEAUPRE; DUVALL, 1998). As fêmeas de *Crotalus durissus* reproduzem por viviparidade e apresentam um ciclo reprodutivo marcadamente sazonal, no qual o início da deposição de vitelo nos folículos ovarianos ocorre no fim do verão. A cópula ocorre no outono, a estocagem de espermatozoides se estende durante inverno. O término da deposição de vitelo nos folículos ovarianos e a fertilização acontecem na primavera e, por fim, a parturição é observada ao final no verão (ALMEIDA-SANTOS, 2005). Esta sequência de eventos pode ser avaliada sazonalmente.

Dessa forma o objetivo desse trabalho é avaliar o ciclo de gordura, as alterações morfológicas do fígado, dos rins e a mensuração dos substratos energéticos utilizados durante

os principais eventos reprodutivos de *Crotalus durissus*. Além disso, disponibilizar pela primeira vez, dados fundamentais para a compreensão das necessidades energéticas de um dos aspectos mais relevantes da história de vida de serpentes.

3 CONCLUSÕES GERAIS

A reprodução é custosa para ambos os sexos, no entanto, os valores revelados por este trabalho sugerem que as fêmeas passam por processos reprodutivos mais dispendiosos energeticamente. Há uma mobilização dos substratos energéticos (gordura abdominal) para o fígado, o qual passa por alterações da massa e alterações histológicas que podem ser atribuídas ao processo vitelogênico. Essa mobilização ocorre na transição da vitelogênese primária para vitelogênese secundária, e posteriormente, dos folículos vitelogênicos para os embriões (APÊNDICE). Os índices lipossomático, hepatossomático e “renalssomático” mostraram-se estimadores precisos da mobilização dos substratos energéticos tanto para os machos como para as fêmeas, ao longo da estação reprodutiva, confirmando ser a extração lipídica uma ferramenta que pode ser utilizada para inferir a dinâmica de lipídeos nos diferentes tecidos de *C. durissus*.

Os machos estocam mais gordura abdominal durante o verão, estação que precede a cópula e outros eventos reprodutivos e é a estação na qual se observa o pico de espermatogênese. Além disso, a massa relativa dos rins e a concentração de lipídeos renais apresentaram significativamente maiores valores e a histologia do segmento sexual renal (SSR) apresentou um aumento visível da produção dos grânulos secretores no epitélio durante o outono, indicando dessa forma, que os comportamentos e as alterações fisiológicas associadas à reprodução em machos de *C. durissus* são energeticamente dispendiosos. Já nas fêmeas não foi detectado nenhuma região hipertrofiada dos rins, e a histologia renal não revelou variações ao longo do ano.

O padrão de atividade de machos de *C. durissus* é alterado em decorrência do repertório comportamental do sistema de acasalamento adotado, como procura prolongada por fêmeas e competição intraespecífica (rituais de combate), observadas no outono, levando-os a ficarem mais expostos e conseqüentemente mais avistados. E em consequência disso, machos maduros sexualmente causam mais acidentes crotálicos, observados durante o verão e o outono. Para fêmeas as variações do padrão de atividade provavelmente decorrem das alterações metabólicas e comportamentais observadas durante a vitelogênese secundária e da prenhez, já que uma maior proporção de fêmeas foi observada durante a primavera.

REFERÊNCIAS*

- ALDRIDGE, R. D. Seasonal spermatogenesis in sympatric *Crotalus viridis* and *Arizona elegans* in New Mexico. **Journal of Herpetology**, v. 13, n. 2, p. 187-192, 1979.
- ALDRIDGE, R. D. Environmental control of spermatogenesis in the rattlesnake *Crotalus viridis*. **Copeia**, v. 1, n. 3, p. 493-496, 1975.
- ALDRIDGE, R. D.; JELLEN, B. C.; SIEGEL, D. S.; WISNIEWSKI, S. S. The sexual segment of the kidney. In: ALDRIDGE, R. D.; SEVER, D. M. (Ed.). **Reproductive biology and phylogeny of snakes**. Enfield: Science Publishers, 2011. p. 477-509.
- ALDRIDGE, R. D.; DUVAL, D. Evolution of the mating season in the pitvipers of North America. **Herpetological Monographs**, v. 16, p. 1-25, 2002.
- ALDRIDGE, R. D. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. **Herpetologica**, v. 35, p. 256-261, 1979.
- ALDRIDGE, R. D.; BROWN, W. S. Male reproductive cycle, age at maturity, and cost of reproduction in the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*). **Journal of Herpetology**, v. 29, p. 399-407, 1995
- ALDRIDGE, R. D.; JELLEN, B. C.; SIEGEL, D. S.; WISNIEWSKI, S. S. Reproductive cycles of tropical snakes. In: ALDRIDGE, R. D.; SEVER, D. M. (Ed.). **Reproductive biology and phylogeny of snakes**. Enfield: Science Publishers, 2011. p. 477-510.
- ALMEIDA-SANTOS, S. M. ; M. ORSI. Ciclo reprodutivo de *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae): Morfologia e função do oviduto. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v. 26, n. 2, p. 109-112, 2002.
- ALMEIDA-SANTOS, S.M. ; SALOMÃO, M. G. Long-term sperm storage in the neotropical rattlesnake *Crotalus durissus terrificus* (Viperidae: Crotalinae). **Japanese Journal Herpetology**, v. 17, p. 46-52, 1997.
- ALMEIDA-SANTOS, S. M.; SALOMÃO, M. G. Reproductive strategies in tropical pitvipers, genus *Bothrops* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). In: SCHUETT, G.; HÖGGREN, M.; GREENE, H. W. (Ed.). **Biology of the vipers**. Carmel, Indiana, USA: Biological Sciences Press, 2002. p. 445-462.
- ALMEIDA-SANTOS, S. M. **Modelos reprodutivos em serpentes: estocagem de esperma e placentação de *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae)**. 2005. 204 f. Tese (Doutorado em Anatomia) - Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2005.

*De acordo com:

ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS E TÉCNICAS. **NBR 6023**: informação e documentação: referências: elaboração. Rio de Janeiro, 2002.

ALMEIDA-SANTOS, S. M.; LAPORTA-FERREIRA, I. L.; ANTONIAZZI, M. M.; JARED, C. Sperm storage in males of the snake *Crotalus durissus terrificus* (Crotalinae: Viperidae) in southeastern Brazil. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 139, p. 169-174, 2004.

ALMEIDA-SANTOS, S. M.; SALOMÃO, M. G.; PENETI, E. A.; SENA, P. S.; GUIMARÃES, E. S. Predatory combat and tail wrestling in hierarchical contexts of Neotropical Rattlesnakes *Crotalus durissus terrificus* (Serpentes: Viperidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 20, p. 88-96, 1999.

AUBRET, F.; BONNET, X.; SHINE, R.; LOURDAIS, O. Fat is sexy for females but not males: The influence of body reserves on reproduction in snakes (*Vipera aspis*). **Hormones and Behavior**, v. 42, p. 135-147, 2002.

BARROS, V. A.; SUEIRO, L. R.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. Reproductive biology of the neotropical rattlesnakes *Crotalus durissus* from northeastern Brazil: a test of phylogenetic conservatism of reproductive patterns. **Herpetological Journal**, v. 22, p. 97-104, 2012.

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

BEAUPRE, S. J.; DUVALL, D. J. Integrative biology of rattlesnakes. **BioSciences**, v. 48, p. 531-538, 1998.

BEHMER, A. O.; TOLOSA, E. M. C.; FREITAS NETO, A. G. **Manual techniques for normal and pathological histology**. São Paulo: Edart, 1976.

BELL, G. The costs of reproduction and Their Consequences. **American Naturalist**, v. 116, p. 45-76, 1980.

BETZ, T.W.. The ovarian histology of the diamond-backed watersnake, *Natrix rhombifera*, during the reproductive cycle. **Journal of Morphology**, v. 113, p. 245-260, 1963.

BIRCHARD, G.; BLACK, C.P; SCHUETT, G.; BLACK, V. Influence of pregnancy on oxygen consumption, heart rate and hematology in the garter snake: implications for the “cost of reproduction” in live bearing reptiles. **Comparative Biochemistry and Physiology**. v. 77A, n. 3, p. 519-523, 1984.

BIRKHEAD, T.; MOLLER, A. Female control of paternity. **Tree**, v. 8, n. 3, p. 100-104, 1993.

BISHOP, J. E. A histochemical and histological study of the Kidney tubule of the common garter snake, *Thamnophis sirtalis*, with special reference to the sexual segment in the male. **Journal of Morphology**, v.104, p. 307-357, 1959.

BIZERRA, A.; MARQUES, O. A. V.; SAZIMA, I. Reproduction and feeding in the colubrid snake *Tomadon dorsatus* from south-eastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 26, p. 33-38, 2005.

BLACKBURN, D. G. Standardized criteria for the recognition of developmental nutritional patterns in squamate reptiles. **Copeia**, v. 3, p. 925-935, 1994.

BLEM, C. R. Biennial reproduction in snakes: An alternative hypothesis. **Copeia**, v. 2, p. 961-963, 1982.

BOCHNER, R.; STRUCHINER, C. J. Epidemiologia dos acidentes ofídicos nos últimos 100 anos no Brasil: um revisão. **Cadernos de Saúde Pública**, v. 19, n. 1, p. 7-16. 2003.

BOGERT, C. M.; ROTH, V. D. Ritualistic combat of male gopher snakes, *Pituophis melanoleucus affinis* (Reptilia, Colubridae). **American Museum Novitates**, v. 2245, p. 1908-1992, 1996

BONNET X.; BRADSHAW, S. D.; SHINE, R. Capital versus income breeding: an ectothermic perspective. **Oikos**, v. 83, p. 333-342, 1998.

BONNET, X. E NAULLEAU, G. Are body reserves important for reproduction in male dark green snakes (colubridae: *Coluber virififlavus*)? **Herpetologica**, v. 52, p. 137-146, 1996.

BONNET, X. The evolution of Semelparity. In: ALDRIDGE, R. D.; SEVER, D. M. (Ed.) **Reproductive biology and phylogeny of snakes**. Enfield: Science Publishers, 2011. p. 645-674.

BONNET, X.; NAULLEAU, G.; MAUGET, R. The influence of body condition on 17 β -estradiol levels in relation to vitellogenesis in female *Vipera aspis*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 93, p. 424-437, 1994

BONNET, X.; NAULLEAU, G.; SHINE, R.; LOURDAIS, O. What is the appropriate timescale for measuring costs of reproduction in a 'capital breeder' such as the aspic viper? **Evolutionary Ecology**, v. 13, p. 485-497, 1999.

BRODIE, III. E. D. Behavioral modification as a means of reducing the cost of reproduction. **The American Naturalist**, v. 134, n. 2, p. 225-238, 1989.

BROWN, W.S. Female reproductive ecology in a northern population of timber rattlesnake, *Crotalus horridus*. **Herpetologica**, v. 47, p. 101-115, 1991.

BROWN, G.P.; SHINE, R. Reproductive ecology of a tropical natricine snake, *Tropidonophis mairii* (Colubridae). **Journal of Zoology**, v. 258, p. 63-72, 2002.

BURCHFIELD, P. D. Additions to the natural history of the crotalinae snake *Agkistrodon bilineatus taylori*. **Journal of Herpetology**, v. 16, p. 376-382, 1982.

CALE, W. G.; GIBBONS JR., J. W. Relationships between body size, size of the fat bodies, and total lipid content in the canebrake rattlesnake (*Crotalus horridus*) and the black racer (*Coluber constrictor*). **Herpetologica**, v. 28, p. 51-53, 1972

CAMPBELL, J. A.; LAMAR, W. W. **The venomous reptiles of the Western Hemisphere.** New York: Cornell University Press, 2004.

CARPENTER, C. C. Dominance in snakes. In: SEIGEL, R. A.; HUNT, L. E.; KNIGHT, J. L.; MALARET, L.; ZUSCHLAG, N. L. (Ed.). **Vertebrate ecology and systematics**, Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA, 1984. p. 195-2002.

CARPENTER, C. C.; GILLINGHAM, J. C. Postural responses to kingsnakes by Crotaline snakes. **Herpetology**, v. 31, n. 3, p. 293-302, 1975.

CHAPPLE, D.; SWAIN, R. Changes in reproductive investment following caudal autotomy in viviparous skinks (*Niveoscincus metallicus*): lipid depletion or energetic diversion? **Journal of Herpetology**, v. 36, p. 480–486, 2002.

CHARNOV, E. L. **The theory of sex allocation.** Princeton University Press, 1982.

CHIARAVIGLIO, M. The effects of reproductive condition on Thermoregulation in the argentina *Boa* (*Boa constrictor occidentalis*) (BOIDAE). **Herpetological Monographs**, v. 20, n. 1, p. 172-177, 2006.

CREWS, D.; GARSTKA, W. The ecological physiology of a garter snake. **American Scientific**, v. 247, p. 136-144, 1982.

DALRYMPLE, G. H.; STEINER, T. M.; NODELL, R. J.; BERNARDINO, J. S. Seasonal activity of the snakes of long pine key, Everglades National Park. **Copeia**, v. 1991, n. 2, p. 294-302, 1991.

DALY, M. The cost of mating. **The American Naturalist**, v. 112, n. 986, p. 771-774, 1978.

DERICKSON, W. K. Lipid storage and utilization in reptiles. **American Zoology**, v. 16, p. 711-723, 1976.

DERICKSON, W. K. Lipid deposition and utilization in the Sagebrush Lizard, *Sceloporus graciosus*: Its significance for reproduction and maintenance. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 49A, p. 267-272, 1974.

DESSAUER, H. C.; FOX, W. Changes in ovarian follicle composition with plasma levels of snakes during estrus. **American Journal Physiology**, v. 197, n. 2, p. 360-366, 1959.

DILLER, L. V.; WALLACE R. L. Reproductive biology of the northern pacific rattlesnake (*Crotalus viridis oreganus*) in northern Idaho. **Herpetologica**, v. 40, p. 182-193, 1984.

DUARTE M. R.; LAPORTA-FERREIRA, I. L. Some aspects of energetic reserves in Viperidae snakes (*Crotalus durissus terrificus* e *Bothrops jararaca*) with considerations about captivity maintenance. **Boletim de Fisiologia Animal**, v. 14, p. 87-98, 1990.

DUVALL, D.; ARNOLD, S. J.; SHUETT, G. W. Pitiviper mating systems: Ecological potential, sexual selection and microevolution. In: CAMPBELL, J. A.; BRODIE JR, E. D. (Ed.). **Biology of the pitvipers**. Tyler, Texas: Selva Press, 1992. p. 321-336.

DYKE, J. U. V.; BEAUPRE, S. J. Bioenergetic components of reproductive effort in viviparous snakes: Costs of vitellogenesis exceed costs of pregnancy. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular ; Integrative Physiology**, v. 160, n. 4, p. 504–515, 2011.

FITCH, H. Reproductive cycle of lizards and snakes: University of Kansas Publisher. Museum of Natural History. **Miscelanium Publications**, 1960. p. 1-247.

FITCH, H. Reproductive cycles in tropical reptiles. **Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas**, v. 96, p. 1-53, 1982.

FOLCH, J.; LESS, M.; STANLEY, G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. **Journal of Biological Chemistry**, v. 226, p. 497-503, 1957.

FOX, H. The urogenital system of reptiles. In: GANS, C.; PARSONS, T. S. (Ed.). **Biology of the Reptilia**. New York: Academic Press, 1977. v. 6, p. 1-157.

FOX, W. Seasonal variation in the male reproductive system of Pacific coast garter snakes. **Journal of Morphology**, v. 90, p. 481-553, 1952.

FRINGS, C. S.; FENDLY, T. W.; DUNN, R. T.; QUENN, C. A. Improved determination of total lipids by supra-phospho-vanillin reaction. **Clinical Chemistry**, v. 18, p. 673-674, 1972.

FRISCH RE Menarche and fatness: reexamination of the critical body composition hypothesis. **Science**, v. 200, p. 1509-1513, 1978.

FRYE, FL. **Reptile care: an atlas of diseases and treatments**. Neptune: TFH Publications, 1999.

GANS, C. The visceral organs. In: GANS, C.; GAUNT, A. S. (Ed.). **Biology of the reptilia**. Society for the Study of Amphibians and Reptiles London: Academic Press, 1998. 660 p.

GANSER, R. L.; HOPKINS, W. A.; O'NEIL, L.; HASSE, S.; ROE, J.; SEVER, D.M. Liver histopathology of the Southern Watersnake, *Nerodia fasciata fasciata*, following chronic exposure to trace element-contaminated prey from a coal ash disposal site. **Journal of Herpetology**. v. 37, p. 219-226, 2003.

GARDNER-SANTANA, L. C.; BEAUPRE, C. S. Timber Rattlesnakes (*Crotalus horridus*) exhibit elevated and less variable body temperatures during pregnancy. **Copeia**, p. 363–368, 2009.

GELLER, A.; PETROVIC. L. M. **Biopsy Interpretation of the Liver**. 2nd ed. Philadelphia, Lippincott Williams, 2009.

GERVASI, V.; BRUNBERG, S.; SWENSON, J. E. An individual-based method to measure animal activity levels: a test on brown bears. **Wildlife Society Bulletin**, v. 34, n. 5, p. 1314-1319, 2006.

GIBBONS, J. W.; SEMLITSCH, R. D. Activity patterns. In: SEIGEL, R. A.; COLLINS, J. T.; NOVAK, S. S. (Ed.). **Snakes: ecology and evolutionary biology**. New York: McGraw-Hill Publishing Company, 1987. p. 396-421

GIBBONS, J. W. Reproduction, growth and sexual dimorphism in the canebreak rattlesnake (*Crotalus horridus*). **Copeia**, v. 197, p. 222-226, 1972.

GILLINGHAM, J. C.; CARPENTER, C. C.; MURPHY, J. B. Courtship, male combat and dominance in the western diamondback rattlesnake, *Crotalus atrox*. **Journal of Herpetology**, v. 17, n. 3, p. 265-270, 1983.

GLAUDAS, X.; RODRÍGUEZ-ROBLES, J. A. Vagabond males and sedentary females: spatial ecology and mating system of the Speckled Rattlesnake (*Crotalus mitchellii*). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 103, p. 681-695, 2011

GOLDBERG, S. R. Reproductive cycle of the ovoviviparous iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. **Herpetologica**, v. 27, p. 123-131, 1971.

GOMES, C. A.; MARQUES, O. A. V. Food habits, reproductive biology, and seasonal activity of the dipsadid snake, *Echinanthera undulata* (Wied, 1824), from the atlantic forest in southeastern Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 7, n. 3, p. 233-240, 2012.

GRAVES, B. M.; DUVALL, D. Reproduction, rookery use, and thermoregulation in free-ranging, pregnant *Crotalus v. viridis*. **Journal of Herpetology**, v. 27, p. 33-41, 1993.

GREGORY, P.; MACARTNEY, J.; LARSEN, K. Spatial patterns and movements. In: SEIGEL, R.; COLLINS, J.; NOVAK, S. (Ed.). **Snakes: ecology and evolutionary biology**. New York: MacMillan Publ. Comp., 1987. p. 366-395.

GREGORY, P. T. Reptilian hibernation. In: GANS, C.; POUGH, F.H. (Ed.). **Biology of the Reptilia**. London: Academic Press, 1982. p. 53-154.

GREGORY, P. T.; CRAMPTON, L. H.; SKEBO, M. K. Conflicts and interactions among reproduction, thermoregulation and feeding in viviparous reptiles: are gravid snakes anorexic? **Journal of Zoology**, v. 248, p. 231-241, 1998.

HACK, M. H.; HELMY, F. M. Analysis of melanoprotein from *Amphiuma* liver and from a Nhuman liver melanoma. **Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine**, v. 116, n. 2, p. 348-350, 1964.

HAHN, W. E.; TINKLE, D. W. Fatbody cycling and experimental evidence for its adaptative significance to ovarian follicle development in the lizard *Uta stansburiana*. **Journal Experimental Zoology**, v. 158, p. 79-86, 1965.

HARTMANN, M.T.; DEL GRANDE, M.; GONDIM, M.G.C.; MENDES, M. C.; MARQUES, O.A.V. Reproduction and Activity of the Snail-Eating Snake, *Dipsas albifrons*

(Colubridae), in the Southern Atlantic Forest in Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 37, n. 2, p. 111-114, 2002.

HERSEK, M. J.; OWINGS, D. H.; HENNESSY, D. F. Combat between Rattlesnakes (*Crotalus viridis oreganus*) in the Field. **Journal of Herpetology**, v. 26, n. 1, p. 105-107, 1992.

HO, S. M.; KLEISS, S.; MACPHERSON, R.; HEISERMANN, J.; CALLARD, I. P. Regulation of vitellogenesis in reptiles. **Herpetologica**, v. 38, p. 40-50, 1982.

HOLMES, K.M.; A. CREE. Annual reproduction in females of a viviparous skink (*Oligosoma maccanni*) in a subalpine environment. **Journal of Herpetology**, v. 40, p. 141-151, 2006.

HOUSTON, D. L; SHINE, R. Population demography of Arafurae filesnakes (Serpentes: Acrochordidae) in tropical Australia. **Journal of Herpetology**, v. 28, p. 273-280, 1994.

HUBERT, J. The origin and development of oocytes. In: GANS, C.; BILLET, F.; MADERSON, P. F. A. (Ed.). **Biology of the Reptilia**, New York: Willey, 1985. v.14, p. 41-74.

JANEIRO-CINQUINI, T. R. F. Variação anual do sistema reprodutor de fêmeas de *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae). **Iheringia**, v. 94, n. 3, p. 325-328, 2004.

JI, X.; WANG, P. C. The efect of temperature on food intake and assimilation and efficiency of the gecko *Gekko japonicus*. **Journal. Hangzhou Normal College**, v. 90, n. 6, p. 90-94, 1990.

JONSSON, K. I. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. **Oikos**, v. 78, p. 57-66, 1997.

JUNQUEIRA L. C. U.; CARNEIRO, J.. **Histologia básica**. 10. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 432 p.

KELLEWAY, L. G. Competition for mates and food items in *Vipera berus* (L.). **Br. J. Herpetology**, v. 6, p. 225-230, 1982.

KING, M. B.; DUVALL, D. Praire rattlesnake seasonal migrations: episodes of moviment, vernal foraging and sex differences. **Animal Behavior**, v.39, p. 924-935, 1990.

KLAUBER, L. M. **Rattlesnakes, their habits, life histories and influence on manking** Berkley: University of California Press for the Zoological Society of San Diego, 1972.

KLIMSTRA, W. D. Some observations on snake activities and populations. **Ecology**, v. 39, p. 232-239, 1958.

KOKKO, H.; WONG, B. B. M. What determines sex roles in mate searching? **Evolution**, v. 61, p. 1162-1175, 2007.

KROMER, R. W. Variation in seasonal ultrastructure of sexual granules in the renal sexual segment of the northern water snake, *Nerodia sipedon sipedon*. **Journal of Morphology**, v. 261, 70-80, 2004.

LANDRETH, H. F. Orientation and behavior of the Rattlesnake *Crotalus atrox*. **Copeia**, v. 1, p. 26-31, 1973.

LANGLADA, F. Ciclo sexual bienal de serpentes *Crotalus* do Brasil - Comprovação. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 36, p. 67-72, 1972.

LILLYWHITE, H. B. Temperature, energetics and physiological ecology. In: SEIGEL, R. A.; COLLINS, J. T.; NOVAK, S. S. (Ed.). **Snakes: ecology and evolutionary biology**. New York: Macmillan, 1987. p. 422-477.

LOURDAIS, O.; BONNET, X.; SHINE, R.; TAYLOR, E. When does a reproducing female viper “decide” on her litter size? **Journal of Zoology**, v. 259, p. 123-129, 2003.

LOWRY, O. H.; ROSENBROUGH, N. J.; FARR, A. L.; RANDALL, R. J. Protein measuramet whit the folin phenol reagent. **Journal of Biological Chemistry**, v. 193, p. 265-275, 1951.

LUISELLI, L. The mating strategy of the European adder, *Vipera berus*. **Acta Oecology**, v. 16, p. 375-388, 1995.

MACARTNEY, J. M.; GREGORY, P. Reproductive biology of female rattlesnakes (*Crotalus viridis*) in British Columbia. **Copeia**, v. 1, p. 47-57, 1988.

MADSEN, T.; SHINE, R. Costs of reproduction in a population of European adders. **Oecologia**, v. 94, p. 488-495, 1993.

MADSEN, T.; SHINE, R. Rain, fish and snakes climatically driven population dynamics of Arafura filesnakes in tropical Australia. **Oecologia**, v. 124, p. 208-215, 2000.

MADSEN, T.; SHINE, R. Temporal variability in sexual selection acting on reproductive tactics and body size in male snakes. **The American Naturalist**, v. 141, n. 1, p. 167-171, 1993.

MARINHO, P. S. **Variação sazonal da temperatura corpórea de *Crotalus durissus* em cativeiro semi-extensivo: Fêmeas prenhes mantém temperaturas mais altas?** 2012. 87 f. Monografia (Trabalho Conclusão de Curso) - Universidade Nove de Julho, São Paulo, 2012.

MARINHO, C. E.; ALMEIDA-SANTOS, S. M.; CARNEIRO, S. M.; YAMASAKI, S. C.; SILVEIRA, P. F. Peptidase activities in *Crotalus durissus terrificus* semen. **Reproduction**, v. 136, p. 767-776, 2008.

MARQUES, O. A. V.; ALMEIDA-SANTOS, S. M.; RODRIGUES, M. G.; CAMARGO, R. Mating and reproductive cycle in Neotropical colubrid snake *Chironius bicarinatus*. **South American Journal of Herpetology**, v. 4, n. 1, p. 76-80, 2009.

MARQUES, O. A. V.; ALMEIDA-SANTOS, S. M.; RODRIGUES, M.; CAMARGO, R. Mating and reproductive cycle in the neotropical colubrid snake *Chironius bicarinatus*. **South American Journal Herpetology**, v. 4, p. 76–80, 2009.

MARQUES, O. A. V. Reproduction, seasonal activity and growth of the *Micrurus corallinus* (Serpentes, Elapidae). **Amphibia Reptilia**, v. 17, p. 277-285, 1996.

MARQUES, O. A. V.; ETEROVIC, A.; ENDO, W. Seasonal activity of snakes in the Atlantic forest in southeastern Brazil. **Amphibia Reptilia**, v. 20, p. 103-111, 2001.

MARQUES, O. A. V.; PUORTO, G. Feeding, reproduction and growth in the crowned snake *Tantilla melanocephala* (Colubridae), from southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 19, p. 311-318, 1998.

MARQUES, O. A. V.; PIZZATTO, L.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. Reproductive strategies of New World Coral Snakes, Genus *Micrurus*. **Herpetologica**, v. 69, n. 1, p. 58-66, 2013.

MARTIN, W. H. Phenology of the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in an unglaciated section of the Appalachian mountains. In: CAMPBELL J. A; BRODIE, JR. E. D. (Ed.). **Biology of the Pitvipers**. Tyler, Texas: Selva, 1992. p. 259-277.

MASON, R. T.; ROCKWELL, M. P. Social behavior and pheromones **Journal Comparative Physiology**, v. 196, p. 729–749, 2010.

MATHIES, T. Reproductive cycles of tropical snakes. In: ALDRIDGE R. D.; SEVER, D. M. (Ed.). **Reproductive biology and phylogeny of snakes**. Enfield: Science Publishers, 2011. p. 511–550.

MATHIES, T.; CRUZ, J. A.; LANCE, V. A.; SAVIDGE, J. A. Reproductive biology of male brown tree snakes (*Boiga irregularis*) on Guam. **Journal of Herpetology**, v. 44, p. 209-221, 2010.

MAY, P. G.; FARRELL, T. M.; HEULETT, S. T.; PILGRIM, M. A.; BISHOP, L. A.; SPENCE, D. J.; RABATSKY, A. M.; CAMPBELL, M. G.; AYCRIGG, A. D.; RICHARDSON, W.E II. Seasonal Abundance and Activity of a Rattlesnake (*Sistrurus miliarius barbouri*) in Central Florida. **Copeia**, v. 2, p. 389-401, 1996.

MEDEIROS, C. R.; HESS, P. L.; NICOLETI, A. F.; SUEIRO, L. R.; DUARTE, M. R.; ALMEIDA-SANTOS, S. M.; FRANÇA, F. O. S. Bites by the colubrid snake *Philodryas patagoniensis*: A clinical and epidemiological study of 297 cases **Toxicon**, v. 56, p. 1018–1024, 2010.

MILLAR, J. S. Tactics of energy partitioning in breeding *Peromyscus*. **Canadian Journal Zoology**, v. 53, p. 967-976, 1987.

MILLIGAN, C. L.; GIRARD, S. S. Lactate metabolism in rainbow trout. **Journal of Experimental Biology**, v. 180, p. 175-193, 1993.

MUNIZ-DA-SILVA, D. F. **Ciclo reprodutivo da caninana, *Spilotes pullatus* (Linnaeus, 1758) (SERPENTES: COLUBRIDAE)**. 2012. 135 f. Dissertação (Mestrado em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres) - Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2012.

NILSON, G. Ovarian cycle and reproductive dynamics in the female adder, *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae) **Amphibia-Reptilia**, v. 2, p. 63-82, 1981.

NILSON, G.; ANDRÉN, C. Function of renal sex secretion and male hierarchy in the adder *Vipera berus*. **Hormones and Behavior**, v. 16, p. 404-413, 1982.

NOGUEIRA, C., SAWAYA, R. J.; MARTINS, M.. Ecology of the pitviper, *Bothrops moojeni*, in the Brazilian Cerrado. **Journal of Herpetology**, v. 37, p. 653-659, 2003.

OLIVEIRA, 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**, v. 8, n. 2, p.101–110, 2001.

OLSSON, M.; MADSEN, T.; SHINE, R. Is sperm really so cheap? Costs of reproduction in male adders, *Vipera berus*. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 264, p. 455–459, 1997.

PARANJAPE, S. Y. The anatomy of the garden lizard (*Calotes versicolor*, Bouln.). University of Poona. **Zoological Monograph**, Poona University Press, Poona-7, India. 1974.

PARKER, M. R.; MASON, R. T. Pheromones in snakes: history, patterns and future research directions. In: ALDRIDGE, R. D.; SEVER, D. M. (Ed.). **Reproductive biology and phylogeny of snakes**. Enfield, NH: Science Publishers/CRC Press, 2011. p. 551-572

PIZZATO, L.; MANFIO, R. H.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. Male-male ritualized combat in the Brazilian rainbow boa, *Epicrates cenchria crassus*. **Herpetological Bulletin**, v. 95, p. 16-20, 2006.

PIZZATTO, L.; JORDÃO, R. S.; MARQUES, O. A. V. Overview of reproductive strategies in Xenodontini (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae) with new data for *Xenodon newwiedii* and *Waglerophis merremii*. **Journal of Herpetology**, v. 42, p. 153-162, 2008.

PIZZATTO, L.; MARQUES, O. A. V. Reproductive biology of the false coral snake *Oxyrhopus guibei* from southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 23, p. 495-504, 2002.

PLEGUEZUELOS, J. M.; FERICHE, M. Reproductive ecology of the horseshoe whip snake (*Coluber hippocrespis*) in the Iberian Peninsula. **Journal of Herpetology**, v. 33, p. 202-207, 1999.

PLUMMER, M. Annual variation in store lipids and reproduction in green snakes (*Opheodrys aestivus*). **Copeia**, p. 741-745, 1983.

POND, C. M. Storage. In: TOWNSEND, C. R.; CALOW, P. (Ed.). **Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use**. Blackwell: Oxford, 1971. p. 190-219.

POUGH, F. H.; ANDREWS, R. M.; CADLE, J. E.; CRUMP, M. C. **A vida dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 1981.

PRESTT, I. An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. **Journal of Zoology London**, v. 164, p. 272-418, 1971.

RIVAS, J. A.; BURGHARDT, G. M. Snake mating systems, behavior, and evolution: the revisionary implications of recent findings. **Journal of Comparative Psychology**, v. 119, n. 4, p. 447-454, 2005.

ROBERT T. MASON, R. T.; PARKER, M. R. Social behavior and pheromonal communication in reptiles. **Journal Comparative Physiology A**, v. 196, p. 729-749, 2010.

ROJAS, C. A.; BARROS, V. A.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. The reproductive cycle of the male sleep snake *Sibynomorphus mikanii* (Schlegel, 1837) from Southeastern Brazil. **Journal of Morphology**, v. 274, p. 215-228, 2013.

ROJAS, C. A.; ALMEIDA-SANTOS, S.M. Influência do ciclo do segmento sexual renal na determinação do acasalamento em *Sibynomorphus mikanii* (Serpentes, Dispsadinae). **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v. 28, p. 54-56, 2008.

SAINT GIRONS, H. Reproductive cycle of male snakes and their relationship whit climate and female reproductive cycle. **Herpetologica**, v. 8, p. 5-16, 1982.

SALOMÃO, M. G. ; ALMEIDA-SANTOS, S. M. The reproductive cycle of male neotropical Rattlesnakes (*Crotalus durissus terrificus*). In: HÖGGREN, M.; SCHUETT, G. W.; GREENE, H.; DOUGLAS, M. E. (Ed.). **Biology of the Vipers**. Eagle Mountain: Eagle Mountain Publishing, 2002. p. 507-514.

SALOMÃO, M. G.; ALMEIDA-SANTOS, S. M.; PUORTO, G. Activity patterns of *Crotalus durissus* (Viperidae, Crotalinae): Feeding, Reproduction and Snakebite. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 30, n. 2, p. 101-106, 1995.

SANTOS, L. R.; MOURA, A. L. Q.; BELLETI, M. E.; VIEIRA, L. G.; ORPINELLI, S. R. T.; DE SIMONE, S. B. S. Morphological aspects of the liver of the freshwater turtle *Phrynops geoffroanus* Schweigger, 1812 (Testudines, Chelidae). **Brazilian Journal of Morphology Science**, v. 26, n. 3-4, p. 129-134, 2009.

SANTOS, X.; LLORENTE, G. A. Lipid dynamics in the viperine snake, *Natrix maura*, from the Ebro Delta (NE Spain). **Oikos**, v. 105, p. 132-140, 2004.

SANTOS, X.; LLORENTE, G. A. Seasonal variation in reproductive traits of the oviparous water snake, *Natrix maura*, in the Ebro Delta of Northeastern Spain. **Journal of Herpetology**, v. 35, p. 653-660, 2001.

SANTOS, X.; LLORENTE, G. A.; FERICHE, M.; PLEGUEZUELOS, J. M.; CASALS, F. E SOSTOA, A. Food availability induces geographic variation in reproductive timing of an aquatic oviparous snake (*Natrix maura*). **Amphibia-Reptilia**, v. 26, p. 183-191, 2005.

SANYAL, M. K.; PRASAD, M. R. N. Sexual segment of the kidney of the Indian House lizard, *Hemidactylus flaviviridis* Ruppell. **Journal of Morphology**, v. 118, p. 511–528, 1996.

SCHAFFNER, F. The liver. In: GANS, C. (Ed.). **Visceral organs**. Philadelphia: Saunders, 1998. p. 485-531.

SCHENEIDER, J. E. Energy balance and reproduction. **Physiology and Behavior**, v. 81, p. 289-317, 2004.

SCHERIDAN, M. A. Regulation of lipid metabolism in poikilothermic vertebrates. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 107, p. 495-508, 1994.

SCHUETT, G. W.; CARLISLE, S. L.; HOLYCROSS, A. T.; O'LEILE, J. K.; HARDY, D. L.; VAN KIRK, E. A.; MURDOCH, W.J. Mating system of male Mojave rattlesnakes (*Crotalus scutulatus*): seasonal timing of mating, agonistic behavior, spermatogenesis, sexual segment of the kidney, and plasma sex steroids. In: SCHUETT, G. W.; HÖGGREN, M.; DOUGLAS, M. E.; GREENE, H. W. (Ed.). **Biology of the vipers**. Carmel Indiana: Eagle Mountain, 2002. p. 515-532.

SCHUETT, G. W. Is long-term sperm storage an important component of the reproductive biology of temperate pitvipers? In: CAMPBELL, J. A.; BRODIE, E. D. (Ed.). **Biology of Pitvipers**. Tyller: Selva, 1992. p. 199-216.

SCOTT, D. E.; FISHER, R. U.; CONGDON, J. D.; BUSA, S. P. Whole body lipid dynamics and reproduction in the cottenmouth *Agkistrodon piscivourous*. **Herpetologica**, v. 51, p. 472-487, 1995.

SECOR, S. M. A preliminary analysis of the movement and home range size of the sidewinder, *Crotalus cerastes*. In: SCHUETT, G. W.; HOGGREN, M.; DOUGLAS, M. E.; GREENE, H. W. (Org.). **Biology of the Vipers**. Carmel: Indiana, 2002. p. 389-394.

SEIGEL, R. A.; FORD, N. B. Reproductive Ecology. In: R.A. SEIGEL, J. T.; COLLINS, (Ed.). **Snakes: ecology and evolutionary biology**. New York: MacMillan, 1987. p. 210-252.

SEVER, D. M.; STEVENS, R. A.; RYAN, T. J.; HAMLETT, W. C. Ultrastructure of the reproductive system of the black swamp snake (*Seminatrix pygaea*). III. Sexual segment of the male kidney. **Journal of Morphology**, v. 252, p. 238-254, 2002.

SHAFER, W. M. Selection for optimal life-histories: the effects of age structure. **Ecology**, v. 55, p. 291-303, 1974.

SHAW, C. E. Male combat in American colubrid snakes with remarks on combat in other colubrid and elapid snakes. **Herpetologica**, v. 7, p. 149-168, 1951.

SHINE, R. "Costs" of reproduction in reptiles. **Oecologia**, v. 46, p. 92-100, 1980.

SHINE, R. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? **Evolution**, v. 46, p. 828-833, 1992.

SHINE, R. Reproductive strategies in snakes. **Royal Society Publishing**, v. 270, p. 995-1004, 2003.

SHINE, R. Sexual Size Dimorfism in Snakes Revisited. **Copeia**, v. 2, p. 325-346, 1994.

SHROMA, H. Follicular growth and fat body cycle of female habus, *Trimeresurus flavoviridis*, in the Okinawa Islands. **Japanese Journal of Herpetology**, v. 15, n. 2, p. 53-58, 1993.

SMYTH, M. Changes in the fat stores of the skinks, *Morethia boulengeri* and *Heriergis peronii* (Lacertilia). **Australian Journal. Zoology**, v. 22, p. 135-145, 1975.

STARCK, J. M., CRUZ NETO, A. P.; ABE, A. S. Physiological and morphological responses to feeding in broad-nosed caiman (*Caiman latirostris*). **Journal of Experimental Biology**, v. 210, p. 2033-2045, 2007.

STARCK, M. J.; BEESE, K. Structural flexibility of the small intestine and liver of garter snakes in response to feeding and fasting. **Journal of Experimental Biology**, v. 205, p. 1377-1388, 2002.

STERNS, S. C. Life-history tactics: a review of ideas. **The Quarterly Review of Biology**, v. 51, p. 3-47, 1976.

STEWART, J. R. Placental structure and nutritional provision to embryos in predominantly lecithotrophic viviparous reptiles. **American Zoology**, v. 32, p. 303-312, 1992.

SUEIRO, L. R.; ROJAS, C. A.; RISK, J. Y.; ALMEIDA-SANTOS, S. M. Anomalias cromáticas em *Bothrops jararaca* (Serpentes, Viperidae): Xantismo interfere na sobrevivência? **Biotemas**, v. 23, n. 1, p. 155-160, 2010.

TELEMENCO, R. S.; BAIRD, T. Capital energy drives production of multiple clutches whereas income energy fuels growth in females collared lizard *Crotaphytus collaris*. **Oikos**, v. 120, p. 915-921, 2011

TELFORD JR, S. R. Seasonal fluctuations in liver and kidney weights of the Japanese lacertid *Tachydromus tachydromoides*. **Copeia**, p. 681-689, 1970.

TINKLE, D. W. Reproductive potential and cycles in female *Crotalus atrox* from Northwestern Texas. **Copeia**, p. 306-313, 1962.

TORRELLA-VIERA, N. F.; ARAÚJO, D. P.; BRAZ, H. B. Annual and daily activity patterns of the snail-eating snake *Dipsas bucephala* (Serpentes, Dipsadidae) in southeastern Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 73, p. 252-258, 2012.

TOZETTI, A. M. **Uso do ambiente, atividade e ecologia alimentar da cascavel (*Crotalus durissus*) em área de Cerrado na região de Itirapina-SP.** 2006. 93 f. Tese (Doutorado em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 2006.

TRIVERS, R. L. Parental investment and sexual selection. In: CAMPBELL, B. (Ed). **Sexual selection and the descent of man.** Chicago: Aldine-Atherton, 1972. p. 136-179.

TURNER, F. B. The dynamics of populations of Squamates, Crocolians by a desert lizard (*Uta stansburiana*). US/IBP. **Biomedical Monographs**, v. 1. p. 57-69, 1976.

VAINIO, I. Zur verbreitung und biologie der Kreuzotter, in Finland. **Animale Societé**, v. 12, p. 1-19, 1931.

VOLSOE, H. Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera bevus* (L.). **Spolia Zoology Museumm Hauniensis**, v. 5, p. 1-159, 1944.

WHARTON, C. H. Reproduction and growth in the cottonmouths, *Agkistrodon piscivorous* Lacepede, of Cedar Keys, Florida. **Copeia**, p. 149-161, 1996

WHITE, M. E. Oogenesis and early embriogenesis, In: ALDRIDGE, R.D.; SEVER, D.M. (Ed.). **Snakes reproductive biology and philogeny.** Enfield: Science Publishers, 2011. p. 97-118.

WHITTIER, J. M.; CREWS, D. Body mass and reproduction in female Red-Sided Garter Snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*). **Herpetologica**, v. 46, n. 2, p. 219-226, 1992.

WILLIAMS, G. C. **Sex and evolution.** Princeton, N.J.: Princeton University Press, 1975.

WINNE, C. T.; WILSON, J. D.; GIBBONS, J. W. Income breeding allows na aquatic snake *Seminatrix pygaea* to reproduce normally following prolonged drought induced aestivation, **Journal of Animal Ecology**, v. 75, p. 1352-1360, 2006.

YOKOYAMA, F; YOSHIDA, H. The reproductive cycle of the female habu, *Tnimeresurus flavoviridis*. **Journal of Herpetology**, v. 28, p. 54-59, 1994.

ZACARIOTTI, R. L.; DURRANT, B. Assisted reproduction in snakes. **CRES Report**, v. 1, p. 32-35, 2006.