

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

**Ecologia da cascavel (*Viperidae, Crotalus durissus*) no Cerrado
brasileiro**

María Adelaida Hoyos Argáez

Brasília

2006

Ao meu filho, família brasileira e
em memória da minha mãe

Agradecimentos

Ao meu filho e a minha família brasileira especialmente a Fabricia e Fernando, pela paciência e apoio incondicional.

Ao meu orientador Guarino Rinaldi Colli pela chance dada para a elaboração deste trabalho.

A todos os colegas da sala, especialmente Daniel Mesquita, Gabriel Horta, Gustavo, Ana Paula, Adrian, Mariana Mira, Mariana Zatz, Leonora, Davi, Frederico, Gabriel Costa, Fernanda e Daniel Velho, pelo apoio e colaboração com a realização do trabalho.

Às Coleções Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB), Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), Centro de Estudos e Pesquisas Biológicas da Universidade Católica de Goiás (UCG), e Instituto Butantã (IB) pela contribuição com o material de estudo examinado.

Ao Diretor do Programa do Cerrado, Conservação Internacional, Ricardo B. Machado pela contribuição com as informações climáticas e elaboração dos mapas.

Ao Tony Gamble pelo envio de livros, artigos e separatas.

Ao Prof. Antonio Sebben pelas fotos das cascavéis.

Aos Professores Selma Almeida-Santos, Maria da Graça Salomão, Jader Marinho-Filho e Miguel Ângelo Marini pela contribuição ao trabalho através das conversas e artigos.

Aos meus amigos Renato, Kátia, Mariana Ines, Tomás, Santos, Alex, Nirvana, Dominique, Raquel pela força e atenção emprestada.

À CAPES e ao programa de Pós-graduação em Biologia Animal pelo apoio financeiro.

ÍNDICE

Resumo-----	1
Introdução -----	2
Materiais e Métodos-----	5
<i>Morfologia</i> -----	6
<i>Reprodução</i> -----	7
<i>Dieta</i> -----	8
<i>Análise de Variação Geográfica</i> -----	8
<i>Análises estatísticas</i> -----	8
Resultados -----	9
<i>Morfologia</i> -----	9
<i>Reprodução</i> -----	10
<i>Dieta</i> -----	10
<i>Análise de Variação Geográfica</i> -----	11
Discussão -----	11
<i>Morfologia</i> -----	11
<i>Reprodução</i> -----	14
<i>Dieta</i> -----	17
<i>Análise de Variação Geográfica</i> -----	19
Referências Bibliográficas -----	20

Resumo

Foi estudada a ecologia da cascavel *Crotalus durissus* no Cerrado brasileiro a partir de informações morfológicas (morfometria e folidose), biologia reprodutiva e dieta, investigando a existência de variação geográfica e a influência relativa das condições ambientais sobre esses parâmetros. *Crotalus durissus* apresentou um marcado dimorfismo sexual na forma do corpo, com machos exibindo corpos, caudas e listras paravertebrais relativamente mais longas que as fêmeas, enquanto que as fêmeas apresentaram corpos relativamente mais largos. Baseado no número de embriões, o tamanho médio da ninhada foi de 11,11 e houve uma correlação significativa com o comprimento rostro-cloacal. O ciclo reprodutivo nas fêmeas ocorreu no período entre o final da estação seca e início da chuvosa coincidindo com uma maior atividade de pequenos mamíferos e nos machos ocorreu ao longo de todo o ano. Não foi detectada variação ontogenética na dieta, a qual foi constituída principalmente por roedores, fato relacionado a um padrão ancestral do grupo. Não foi detectada uma estruturação climática associada as variáveis ecológicas, atribuída provavelmente à uniformidade na marcha estacional da temperatura e precipitação no Cerrado.

Palavras chaves: *Crotalus durissus*, morfologia, reprodução, dieta, variação geográfica, Cerrado.

Introdução

Variações nos padrões de história de vida dos organismos podem decorrer de variações nas condições ambientais, determinadas principalmente pelo clima, topografia ou pela combinação dos mesmos, como também de processos históricos (Brown e Gibson, 1983). A variação na história de vida dos répteis Squamata é bem conhecida para várias espécies, principalmente lagartos (Dunham, 1982; Tinkle e Dunham, 1986), mas é pouco conhecida em espécies de serpentes (Beaupre, 1995).

A reprodução é um dos principais aspectos no estudo da história de vida das serpentes (Seigel e Ford, 1987). Na cascavel *Crotalus viridis oreganus*, existe uma relação entre o ciclo reprodutivo das fêmeas (número de ninhadas) e as condições climáticas, com redução no número de ninhadas com o aumento da latitude. Esta evidência é explicada em parte pelo pequeno tamanho do corpo em algumas das populações (Fitch, 1949; Diller e Wallace, 1984). Em *C. durissus* na Costa Rica a cópula ocorre na estação seca, enquanto os neonatos aparecem na estação chuvosa, indicando uma forte relação entre a variação sazonal da temperatura e precipitação e o ciclo reprodutivo (Solórzano e Cerdas, 1988). De maneira similar, o ciclo reprodutivo de *Bothrops pubescens* está associado à variação climática, principalmente da temperatura e umidade do ar, com poucos indivíduos ativos durante os meses frios (Hartmann, Marques *et al.*, 2004).

A dieta é outro fator que influencia a história de vida de serpentes. Por exemplo, em *Crotalus viridis*, o estado nutricional é o principal fator regulador da frequência reprodutiva das fêmeas (Diller e Wallace, 1984; 1996). Por outro lado, uma maior disponibilidade de presas pode promover um aumento no número de neonatos (Greene, 1997). Entretanto, discussões sobre as possíveis relações entre disponibilidade de presas e periodicidade reprodutiva são ainda especulativas (Valdujo, Nogueira *et al.*, 2002).

Em serpentes, de uma maneira geral, existe variação na dieta de acordo com a ontogenia (Klauber, 1982; Arnold, 1993). Por exemplo, machos e fêmeas adultas de *Bothrops moojeni* e *B. neuwiedi* se alimentam principalmente de mamíferos e aves, enquanto que jovens se alimentam principalmente de lagartos e anfíbios, sendo este padrão possivelmente associado a um aumento ontogenético no tamanho das presas (Valdujo, Nogueira *et al.*, 2002; Nogueira, Sawaya *et al.*, 2003). Similarmente, em *Crotalus enyo* foi observada uma preferência dos jovens por lagartos e dos adultos por mamíferos (Taylor, 2001). Entretanto, esta variação pode também estar relacionada à variação na abundância e disponibilidade das presas (Wallace e Diller, 1990) como resposta a variações temporais em diferentes fatores ambientais (Kephart e Arnold, 1982; Garcia e Drummond, 1988; King, 1993; Martin, 1993).

Poucas espécies de serpentes foram adequadamente estudadas para determinar se existe variação geográfica na dieta, no ciclo reprodutivo e na morfologia (Macartney, 1989; King, 1993). Serpentes do gênero *Crotalus* são consideradas um bom modelo para estudos relacionados à ecologia e variação geográfica, devido à sua ampla distribuição que abrange diversos tipos de habitats, incluindo desertos, até ambientes alagados e florestais (Norman, 1994; Beaupre, Duvall *et al.*, 1998; Place e Abramson, 2004). O gênero é originário da América do Norte, mas se distribuindo também na América Central e do Sul (Echeverrigaray, Grazziotin *et al.*, 2000). São conhecidas atualmente 30 espécies, sendo que a maior diversidade ocorre no México e nos Estados Unidos (Ernst, 1992; Campbell e Lamar, 2004). Existe grande variação no tamanho corporal e nos padrões de coloração entre as espécies de *Crotalus*. As espécies menores normalmente possuem ninhadas que variam de 5 a 8 filhotes e, as maiores, de 15 a 40 filhotes.

A dieta das cascavéis geralmente consiste de vertebrados, sendo que as espécies menores se alimentam basicamente de lagartos e, as maiores, de lagartos quando jovens e pequenos mamíferos e aves quando adultas (Klauber, 1982). Indivíduos adultos de *Crotalus horridus* de várias regiões dos Estados Unidos (Clark, 2002), assim como de *C. viridis* do sudeste de Idaho (Diller e Wallace, 1996) e *C. willardi* do Norte do México (Holtcross e Goldberg, 2001), alimentam-se principalmente de aves e pequenos mamíferos, enquanto que em *C. vegandris* da Venezuela (Pifano e Rodriguez-Acosta, 1996), *C. pricei* e *C. lepidus* de regiões do México e Estados Unidos (Holtcross, Painter *et al.*, 2002; Prival, Goode *et al.*, 2002), lagartos, serpentes e centopéias constituem uma porção significativa da dieta. Por outro lado, foram detectadas diferenças na composição da dieta entre duas populações de *C. lepidus* no Big Bend National Park, Texas (Beaupre, 1995). Da maneira similar, a dieta de *C. viridis oregonus* na Califórnia é mais diversa que na Colúmbia Britânica, principalmente pela maior importância de presas ectotérmicas (Macartney, 1989). Esses resultados indicam a existência de variação inter e intra-específica na dieta das cascavéis.

Duas espécies de *Crotalus* estão restritas à América Latina, *C. simus* e *C. durissus* (Campbell e Lamar, 2004), sendo que a última ocorre no México, América Central e na América do Sul, da Colúmbia até a Argentina (Vanzolini, Ramos-Costa *et al.*, 1980). No Brasil, *C. durissus* ocorre em todos os estados, exceto, aparentemente, no Acre e Espírito Santo, sendo conhecidas populações isoladas na Floresta Amazônica, nos estados do Amazonas, Roraima, Pará e Amapá (Campbell e Lamar, 1989). Algumas populações de *C. durissus* exibem considerável variação ecológica (dieta e reprodução) e morfológica, sendo que até populações adjacentes podem diferir drasticamente umas das outras (Campbell e Lamar, 2004). No sudeste da Guiana Francesa, indivíduos de *C. durissus* provenientes de

florestas são maiores e de coloração mais escura que aqueles de áreas savânicas (Allen e Neill, 1957). Vanzolini e Callefo (2002a; 2002b) indicaram que são poucos os estudos com *C. durissus* no Brasil, sendo urgentes mais investigações sobre a espécie. O objetivo deste trabalho é caracterizar a morfologia (foliose e morfometria), biologia reprodutiva e dieta de *C. durissus* no Cerrado brasileiro, investigando a existência de variação geográfica e a influência relativa das condições ambientais (longitude, latitude, altitude, temperatura média anual, precipitação média anual) sobre esses parâmetros ecológicos.

Materiais e Métodos

Foram examinados 507 espécimes, 228 machos e 279 fêmeas de *Crotalus durissus* provenientes de diferentes localidades do Cerrado brasileiro dos estados do Distrito Federal (DF), Goiás (GO), Mato Grosso (MT), Mato Grosso do Sul (MS) e Tocantins (TO) (Fig. 1; Apêndice 1), depositados na Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB), na Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), no Centro de Estudos e Pesquisas Biológicas da Universidade Católica de Goiás (UCG), e no Instituto Butantã (IB). É importante ressaltar que vários dos espécimes examinados foram mantidos em cativeiro por tempo prolongado, principalmente os depositados nas coleções da UCG e do IB, motivo pelo qual existiu limite da amostragem nos dados, basicamente no parâmetro da dieta.

O Cerrado cobre cerca de 1.500.000 km² no Brasil, o que representa cerca de 18% do território brasileiro (Ferri, 1977). O clima da região é marcadamente sazonal, recebendo anualmente cerca de 1.500 a 2.000 mm de precipitação, praticamente restrita ao período de Outubro a Abril. A temperatura média anual fica em torno de 20 a 22 °C (Nimer, 1989). A vegetação do Cerrado apresenta fisionomias florestais, com a predominância de espécies

arbóreas, e savânicas, onde predominam árvores e arbustos espalhados sobre um estrato graminoso e campestre (Oliveira- Filho e Ratter, 2002).

Morfologia

De cada indivíduo foram tomadas diversas medidas do corpo e da cabeça (Tabela 1, Fig. 2), com um paquímetro digital Mitutoyo® (0.01mm), exceto o comprimento rostro-cloacal, que foi medido com uma régua. Também foram registradas diversas contagens de escamas (Tabela 3). Antes das análises estatísticas, foram identificados “outliers” univariados, considerados aqueles onde $|z| > 3,29$ ($p < 0,001$), e multivariados, considerados aqueles onde o módulo do escore padronizado do primeiro componente principal das variáveis morfométricas ou de folidose (consideradas em separado) foi maior que 3,29 ($p < 0,001$). Com isso, 35 “outliers” univariados foram removidos do conjunto de dados morfométricos sendo que não foi detectado nenhum “outlier” multivariado, enquanto que 22 “outliers” univariados e só um multivariado foram removidos do conjunto de dados de folidose.

Para separar a variação morfométrica entre tamanho e forma, o tamanho do corpo foi definido como uma variável isométrica, como escores de um vetor isométrico, com valores de $p^{-0.5}$, onde p é o número de variáveis (Jolicoeur, 1963). Os escores do vetor foram obtidos pela multiplicação da matriz $n \times p$ dos dados padronizados, onde n é o número de observações, pelo vetor isométrico $p \times 1$ (Rohlf e Bookstein, 1987). Para remover o efeito do tamanho do corpo sobre as outras variáveis examinadas, foram calculados os resíduos das regressões entre o tamanho do corpo e cada uma das variáveis examinadas. Para detectar diferenças entre os sexos nas variáveis morfométricas (tamanho e forma) e de folidose, foram realizadas análises uni e multivariadas de variância. Para determinar quais

variáveis melhor explicam as diferenças entre os sexos foi realizada uma análise discriminante por passos.

Reprodução

O sexo dos indivíduos foi determinado pelo exame direto das gônadas. A condição reprodutiva foi determinada nas fêmeas pela presença e número de embriões encapsulados nos ovidutos e de folículos vitelogênicos e, nos machos, pelo grau de enovelamento dos ductos deferentes e pelo comprimento e largura dos testículos, considerando reprodutivos aqueles que apresentavam ductos enovelados e testículos dilatados. O comprimento rostro-cloacal do menor indivíduo reprodutivo de cada sexo foi considerado como aquele da maturidade sexual.

Para investigar a existência de ciclo reprodutivo, foi analisada a distribuição mensal dos indivíduos de cada sexo, de acordo com a condição reprodutiva. Também foi estimado o volume de cada testículo com a fórmula do elipsóide:

$$V = \left(\frac{4}{3}\right)\pi\left(\frac{l}{2}\right)^2\left(\frac{c}{2}\right),$$

onde l = largura do testículo e c = comprimento do testículo. Para remover a influência do comprimento rostro-cloacal sobre o volume do testículo, foram calculados os resíduos de uma regressão entre o comprimento rostro-cloacal e o volume do testículo, analisando-se a distribuição mensal das médias ajustadas do volume ao longo do ano.

Dieta

Os estômagos foram dissecados e seu conteúdo analisado, sendo as presas identificadas no menor nível taxonômico possível. Foi calculada a porcentagem de ocorrência de cada categoria de presa (número de estômagos contendo a categoria, dividido pelo número total de estômagos) X 100.

Análise de Variação Geográfica

Foram calculadas as médias dos indivíduos por localidade para cada uma das variáveis examinadas, investigando a associação entre os parâmetros ambientais (longitude, latitude, altitude, temperatura média anual e precipitação média anual, (Hijmans, Cameron *et al.*) sobre os caracteres morfológicos (morfométricos e de foliose) e parâmetros reprodutivos de *Crotalus durissus* no Cerrado, verificada através de uma Análise de Correspondência Canônica (CCA), um tipo de ordenação multivariada feita de modo a maximizar a correlação entre dois conjuntos de variáveis (ambientais vs. ecológicas) (Ter Braak, 1986). A significância da associação é testada através de métodos de Monte Carlo.

Análises estatísticas

A CCA foi feita com o programa CANOCO v. 4.5 (Ter Braak e Smilauer, 1998) utilizando os seguintes parâmetros: symmetric scaling, biplot scaling, do not transform, do not use forward selection, both above tests with 9999 permutation, reduced model, unrestricted permutations, e set seeds. As demais análises foram conduzidas com os programas SAS v. 8, adotando um nível de significância de 5% para rejeitar as hipóteses nulas.

Resultados

Morfologia

O menor indivíduo jovem macho mediu 263 mm de comprimento rostro-cloacal e a menor fêmea mediu 256 mm. O maior indivíduo adulto macho mediu 1,625 mm de comprimento rostro-cloacal, e a maior fêmea mediu 1,606 mm. Não foi detectada diferença significativa entre os sexos no tamanho do corpo (Tabela 1). Entretanto, foram encontradas diferenças significativas nas variáveis de forma do corpo, tomadas simultaneamente (MANOVA; Wilks' Lambda = 0,66; $P < 0,0001$). A análise discriminante por passos selecionou nove variáveis como mais importantes para discriminar os sexos, classificando corretamente 80% dos indivíduos (Tabela 2). A primeira variável selecionada foi o comprimento da cauda, classificando corretamente 76% dos indivíduos, seguida do comprimento da listra paravertebral e da largura do corpo. A adição das demais variáveis ao modelo, após a inclusão do comprimento da cauda, contribuiu pouco para o aumento de seu poder de discriminação. Para determinar se alguma variável não foi incluída no modelo por ser correlacionada ao comprimento da cauda, essa última variável foi excluída e a análise foi repetida. Isso levou a seleção de 10 variáveis, onde o comprimento rostro-cloacal foi considerado o mais importante para separar os sexos, classificando corretamente 56,61% dos indivíduos. Ao realizar novamente a análise sem os comprimentos da cauda e corpo, a listra paravertebral foi selecionada primeiro, classificando corretamente 56,32% da amostra. Os resultados mostram que o comprimento da cauda é a variável de forma mais importante para diferenciar os sexos de *Crotalus durissus*, com machos exibindo maiores valores que as fêmeas, independentemente do tamanho corporal. Não foram detectadas diferenças significativas entre fêmeas e machos nas variáveis de forma tomadas simultaneamente (MANOVA; Wilks' Lambda = 0,97; $P = 0,53$), apesar de existir diferença

significativa no número de escamas supralabiais, com as fêmeas apresentando um maior número (Tabela 3).

Reprodução

O menor macho reprodutivo mediu 607 mm de comprimento rostro-cloacal, enquanto que a menor fêmea reprodutiva mediu 627 mm (Fig. 3). Com base na contagem de folículos vitelogênicos, o tamanho da ninhada foi de $9,07 \pm 6,40$ (amplitude = 1-21, $N = 13$) e não houve uma correlação entre o tamanho da ninhada e o comprimento rostro-cloacal ($r = -0,02$; $P = 0,92$). Baseado no número de embriões, o tamanho da ninhada foi de $11,11 \pm 5,18$ (amplitude = 4-20, $N = 9$) e houve correlação significativa com o comprimento rostro-cloacal ($r = 0,75$; $P = 0,01$) (Fig. 4). Combinando as duas estimativas, o tamanho da ninhada foi de $10,30 \pm 1,26$ (amplitude = 1-21, $N = 23$) e não houve uma correlação com o comprimento rostro-cloacal ($r = 0,29$; $P = 0,16$). As estimativas do tamanho da ninhada baseadas nesses dois parâmetros reprodutivos não diferiram significativamente ($t_{26} = -2,024$; $P = 0,053$).

A reprodução nas fêmeas ocorreu principalmente no período entre o final da estação seca e início da chuvosa, de agosto a novembro (Fig. 5). Nos machos ocorreu ao longo de todo o ano (Fig. 5), não tendo sido registradas diferenças no volume ajustado do testículo entre os meses (ANOVA $F = 1,73$; $P = 0,07$; Fig. 6). Não houve correlação entre as porcentagens mensais de indivíduos reprodutivos dos dois sexos ($r = 0,12$; $P = 0,70$).

Dieta

Foram encontrados 21 itens alimentares em 19 estômagos que continham algum alimento. Aproximadamente 96% (488) dos estômagos encontravam-se vazios, sendo que

grande maioria eram indivíduos de cativeiro que não foram incluídos nesta análise. Foram identificadas 3 categorias de presas, sendo a dieta constituída principalmente por roedores, a categoria mais freqüente (84,21%), seguida de mamíferos não identificados (15,78%) e por marsupiais e répteis (5,26%) com a mesma percentagem para cada um dos itens (Tabela 4).

Análise de Variação Geográfica

Baseado em 9.999 simulações do teste de Monte Carlo, não foi detectada uma associação entre as condições ambientais e os caracteres morfológicos da morfometria (autovalor do primeiro eixo canônico = 0,002; $F = 4,216$; $P = 0,243$) e da folidose (autovalor do primeiro eixo canônico = 0,005; $F = 3,942$; $P = 0,627$). Similarmente, não foi detectada a existência de associação entre os parâmetros ambientais e os parâmetros reprodutivos (autovalor do primeiro eixo canônico = 0,310; $F = 5,316$; $P = 0,515$). Dado o grande número de estômagos vazios, não foi possível estabelecer a existência de associação entre os parâmetros ambientais e a dieta.

Discussão

Morfologia

Não foi encontrado dimorfismo sexual no tamanho do corpo em *Crotalus durissus* do Cerrado, porém machos possuem corpos e caudas relativamente mais longos que fêmeas, enquanto que essas possuem corpos relativamente mais largos. Ainda, machos possuem listras paravertebrais significativamente mais longas que as fêmeas, independentemente do tamanho do corpo.

Em muitas das espécies de crotalíneos, fêmeas possuem corpos mais longos que machos (Campbell e Lamar, 2004). Entretanto, na maioria das cascavéis os machos são mais longos, com exceção de duas espécies, *Crotalus cerastes* e *Sistrurus miliarius* (Fitch, 1981; Klauber, 1982; Shine, 1994; Beaupre, Duvall *et al.*, 1998). Nos casos onde machos são maiores que as fêmeas, a competição intra-sexual através de rituais de combate para determinar relações de dominância (Carpenter, Gillingham *et al.*, 1976) é considerada como o maior agente seletivo que favorece machos maiores (Shine, 1978; 1994). Esse padrão foi também observado em *Vipera berus*, onde o sucesso reprodutivo dos machos está fortemente relacionado ao tamanho do corpo (Madsen, Shine *et al.*, 1993).

O dimorfismo sexual no comprimento da cauda em cascavéis é similar ao observado, de um modo geral, para muitas espécies de serpentes (Goin, Goin *et al.*, 1978; Shine, 1993; Greene, 1997). Porém, em *Crotalus durissus*, o comprimento relativo da cauda foi considerado também como uma das variáveis mais importantes para diferenciar os sexos. Esse padrão se deve ao fato de que, internamente na região proximal da cauda (adjacente à cloaca), estão acomodados os hemipênis com seus respectivos músculos retratores (Goddard, 1984; Thorpe, 1989; King, 1997), de tal forma que a cauda dos machos tende a ser ampla na base, apresentando um estrangulamento diferente das fêmeas onde a cauda tende a ser cônica e pontiaguda (Klauber, 1982; Thorpe, 1989; Bishop, Farrell *et al.*, 1996).

A largura do corpo também foi selecionada como um caractere importante para separar os sexos em *Crotalus durissus*, com fêmeas mais largas que machos. Os répteis aparentemente têm a capacidade de armazenar gordura na cavidade abdominal, principalmente para a reprodução (Blem, 1982; Brown, 1991). Então, é provável que nas serpentes esse armazenamento esteja relacionado com a formação e desenvolvimento

folicular durante a vitelogênese. Entretanto, a relação entre esses fatores mencionados é ainda motivo de controvérsias (Schuett, 1992; Naulleau, Bonnet *et al.*, 1999). De um modo geral nas serpentes, as fêmeas exibem corpos mais robustos (Seigel e Ford, 1987), proporcionando vantagens, principalmente no momento de carregar os ovos ou embriões (Thorpe, 1989). Este padrão, provavelmente estaria associado ao incremento na fecundidade, com fêmeas maiores produzindo ninhadas maiores (Fitch, 1981; Shine, 1993), como também associado ao consumo de presas com tamanhos maiores (Shine, 1986).

As listras paravertebrais nos machos foram significativamente mais longas que nas fêmeas, sendo que aparentemente nenhum estudo prévio registrou essa diferença entre os sexos em cascavéis. O dimorfismo sexual em serpentes, como o tamanho e forma do corpo (Shine, 1978; 1994), folidose (King, 1997) e coloração (Thorpe, 1989), é normalmente associado à seleção sexual (Shine, 1993). Entretanto, apesar de existirem muitos exemplos de diferenças na coloração em serpentes, seu significado biológico é difícil de ser determinado (Shine, 1993).

Ao comparar grupos de organismos pertencentes a diferentes ambientes, freqüentemente é detectada uma variabilidade morfológica (Jaramillo, 2000). As espécies e populações podem ser confundidas quando os caracteres são estudados individualmente, mas tornam-se entidades próprias quando são considerados muitos caracteres em conjunto (Jaramillo e Dujardin, 2002). As análises morfométricas multivariadas, permitem extrair a partir de matrizes de distâncias, informação sobre a variação morfológica dos organismos, separando a variação morfométrica em variação de tamanho e de forma (Hoyos, Otero *et al.*, 2003). A partir de um conjunto de medidas entre pontos de referência, este tipo de análise permite obter variáveis novas resumindo os dados iniciais em poucas dimensões (componentes) sem perder a informação inicial, representando da melhor forma os objetos

de estudo e suas relações em função dos caracteres estudados (Pimentel, 1992). Com essa informação, é possível então descrever o tamanho e a forma, relacionando esses componentes morfométricos aos aspectos biológicos significativos dos organismos (Jaramillo e Dujardin, 2002).

Reprodução

Com base na contagem de folículos vitelogênicos, não houve correlação entre o tamanho da ninhada e o comprimento rostro-cloacal e baseado no número de embriões, o tamanho da ninhada foi correlacionado significativamente com o comprimento rostro-cloacal. As estimativas do tamanho da ninhada baseadas nesses dois parâmetros não diferiram significativamente. A reprodução nas fêmeas ocorreu principalmente no período entre o final da estação seca e início da chuvosa, de agosto a novembro e nos machos ao longo de todo o ano. Não houve correlação entre as porcentagens mensais de indivíduos reprodutivos entre os machos e as fêmeas e não foram observadas diferenças no volume ajustado do testículo entre os meses, indicando que foi similar ao longo do ano.

De um modo geral, em serpentes a fecundidade está diretamente relacionada ao tamanho corporal (Klauber, 1982; Seigel e Ford, 1987; Shine, 1994). Nas cascavéis, as serpentes que apresentam um comprimento rostro-cloacal pequeno exibem menor tamanho de ninhada, como é o caso de *Crotalus lepidus* (2-5, $\bar{x} = 3.6$) (Beaupre, 1995), *C. pricei* (3-8, $\bar{x} = 5.3$) (Fitch, 1985) e *C. willardi* (2-9, $\bar{x} = 5.4$) (Holycross e Goldberg, 2001). Nas espécies que apresentam um comprimento rostro-cloacal similar ou maior que *C. durissus* o tamanho da ninhada é maior, como em *C. atrox* (6-25, $\bar{x} = 14.3$) e *C. horridus* (10-16, $\bar{x} = 12.6$) (Diller e Wallace, 1984; Fitch, 1985; Holycross e Goldberg, 2001).

Em *Crotalus durissus*, o tamanho de ninhada baseado no número de embriões foi positivamente correlacionado com o comprimento rostro-cloacal (Salomão, Almeida-Santos *et al.*, 1995), sendo registrados no México tamanhos de ninhadas de 10-47 (Fitch, 1985) e na Costa Rica de 23 (Norman, 1994). No Brasil, na região da Caatinga, já foram observados tamanhos de ninhadas de 21-31 (Vanzolini, Ramos-Costa *et al.*, 1980) e, no sul do Brasil, de 10-15 (Norman, 1994), semelhante ao encontrado para *C. durissus* do Cerrado. Em termos gerais, esse padrão poderia ser explicado já que geralmente o volume abdominal aumenta com o cubo do comprimento rostro-cloacal, sendo esperado que o tamanho da ninhada aumente com o comprimento rostro-cloacal materno (King, 2000). A forte correlação entre a fecundidade e o comprimento das fêmeas, indica que o potencial reprodutivo aumenta com a maturidade sexual (Diller e Wallace, 1984).

Muitos crotalíneos apresentam um padrão de reprodução bienal sazonal (Almeida-Santos e Salomão, 2002; Almeida-Santos, Abdalla *et al.*, 2004). Estudos de biologia reprodutiva em cascavéis brasileiras (Langlada, 1972; Salomão, Almeida-Santos *et al.*, 1995; Salomão e Almeida-Santos, 2002; Almeida-Santos, Abdalla *et al.*, 2004) sugerem que, em *Crotalus durissus*, o ciclo reprodutivo aparentemente é bienal, de maneira similar a outros membros do gênero das regiões nórdicas, como *C. atrox*, *C. pricei*, *C. scutulatus*, *C. mitchellii*, *C. tigris* e *C. willardi* (Almeida-Santos, Abdalla *et al.*, 2004; Campbell e Lamar, 2004). Em nosso estudo, não foi possível determinar se o ciclo reprodutivo de *C. durissus* no Cerrado é bienal, mas a reduzida porcentagem de fêmeas reprodutivas (8.25% de 279), é compatível com um ciclo que aparentemente não é anual, evidência também observada para outras populações brasileiras e aparentemente associado a uma condição ancestral do grupo (Almeida-Santos, Abdalla *et al.*, 2004).

No sudeste brasileiro, a cópula em *Crotalus durissus* ocorre no outono, seguida de armazenamento de esperma no trato reprodutivo das fêmeas no inverno, da ovulação e fertilização na primavera e do nascimento dos filhotes no verão (Salomão e Almeida-Santos, 2002). Almeida-Santos et al. (2004), estudando populações da mesma região, encontraram que a época de acasalamento coincide com a vitelogênese e a ovulação é restrita aos meses de setembro e outubro (início da primavera), seguida pelo período de gestação (4 meses) (Langlada, 1972) e por último os nascimentos dos filhotes ocorrendo no verão, durante a estação chuvosa. Na Caatinga, o período preferencial de nascimento em *C. durissus* é em torno de dezembro (Vanzolini, Ramos-Costa et al., 1980), enquanto que, no sul do Brasil, as cascavéis dão à luz entre novembro e março (Norman, 1994).

Em *Crotalus durissus* do Cerrado, a atividade reprodutiva nas fêmeas ocorreu principalmente entre o final da estação seca e início da chuvosa, de agosto a novembro, se considerando esse tipo de ciclo como sazonal. Diferentes fatores, incluindo a variação no tempo e disponibilidade de recursos alimentares, influenciam o ciclo reprodutivo (Vitt, 1983). No Cerrado, a transição da estação seca para chuvosa é influenciada por um tipo de clima intermediário, no qual a temperatura ainda não é extrema e a precipitação é pouco frequente (Nimer, 1989). Essas condições climáticas são favoráveis para a reprodução das fêmeas e nascimento dos filhotes, coincidindo com a época onde as cascavéis apresentam alimentação intensiva (Almeida-Santos, 2005). Na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, foi registrada uma maior abundância de pequenos mamíferos, principalmente de roedores, as presas preferidas de *C. durissus* (Norman, 1994), no mesmo período no qual elas estiveram reprodutivas (Ribeiro e Marinho-Filho, 2005). A associação entre variações sazonais da temperatura, precipitação e disponibilidade dos recursos alimentares com o ciclo reprodutivo está de acordo com o sugerido por Seigel e Ford

(1987), existindo uma hipótese previamente estabelecida para esta evidência, onde serpentes tropicais que dependem de uma presa sazonalmente variável, apresentam uma tendência ao ciclo reprodutivo sazonal. Oliveira (Oliveira e Martins) sugeriu que em *Bothrops atrox* na Amazônia brasileira, o efeito da chuva altamente correlacionado à umidade do ar é considerado como um dos fatores sazonais determinantes da atividade destas serpentes e de suas presas.

Nos machos de *Crotalus durissus* do Cerrado não foi detectada uma variação mensal no volume do testículo. Em serpentes tropicais, por motivo da falta de informação detalhada no ciclo reprodutivo dos machos, alguns autores sugerem que provavelmente eles exibem reprodução contínua (Seigel e Ford, 1987). Entretanto a reprodução contínua pode ocorrer como resultado das condições climáticas e disponibilidade e abundância dos recursos alimentares (Vitt, 1983; Seigel e Ford, 1987). No Brasil, no sudeste brasileiro, os machos de *C. durissus* apresentam reprodução anual (Salomão, Almeida-Santos *et al.*, 1995), ao contrário das fêmeas onde a reprodução é bienal ou trienal (Langlada, 1972). A espermiogênese ocorre no verão e o maior armazenamento de espermatozoides ocorre durante o verão e outono, coincidindo com o período de receptividade sexual das fêmeas, caracterizando um ciclo reprodutivo pós-nupcial (Almeida-Santos, Ferreira-Laporta *et al.*, 2004). Em *C. durissus* do Cerrado, entretanto, os machos aparentemente estão reprodutivos durante todo o ano. Entretanto, estudos histológicos detalhados são necessários para confirmar nossos resultados preliminares baseados no volume dos testículos.

Dieta

Em *Crotalus durissus* do Cerrado, a dieta foi constituída principalmente por roedores, seguidos de mamíferos não identificados, marsupiais e répteis. Em Crotalinae,

alguns gêneros como *Agkistrodon*, *Atropoides*, *Bothriechis*, *Bothrops* e *Ophryacus* exibem variação ontogenética na dieta, enquanto que *Bothriopsis*, *Bothrocophias*, *Cerrophidion*, *Lachesis* e *Porthidium* não apresentam essa variação (Campbell e Lamar, 2004). A grande maioria das cascavéis exibe variação ontogenética na dieta, mudando de presas ectotérmicas para endotérmicas, mas existem evidências de alimentação baseada exclusivamente em presas endotérmicas em algumas espécies, incluindo *C. durissus* (Salomão, Almeida-Santos *et al.*, 1995) e *C. molossus* (Clark, 2002). Klauber (1982) agrupou *C. molossus*, *C. durissus*, *C. horridus* e *C. basiliscus* no “grupo durissus”, caracterizado por extrema especialização em presas endotérmicas, provavelmente uma característica ancestral do grupo (Clark, 2002). Fato corroborado por Castoe (Castoe e Parkinson), que combinando dados morfológicos e moleculares, indicou na filogenia a disposição topológica de *C. molossus*, *C. basiliscus* e *C. durissus* dentro de um mesmo clado, o qual sugere a existência de um ancestral comum especializado em presas endotérmicas.

Os roedores são a presa dominante de *C. durissus*, entretanto aves (Vanzolini, Ramos-Costa *et al.*, 1980; Salomão, Almeida-Santos *et al.*, 1995) e lagartos teiúdeos (*Ameiva*) podem também fazer parte da dieta (Almeida-Santos e Germano, 1996). Em *C. durissus* do Cerrado, tanto os indivíduos jovens como adultos se alimentam principalmente de roedores, padrão atribuído por Salomão *et al.* (1995) à grande disponibilidade de roedores a longo do ano. No Cerrado, são reconhecidas 194 espécies de mamíferos dentro das quais 51 são roedores e 17 marsupiais (Marinho-Filho, Rogrigues *et al.*, 2002). Estudos sobre comunidades de pequenos mamíferos no Cerrado indicaram que 27 espécies de roedores e 12 de marsupiais foram encontrados em 11 regiões diferentes, com uma maior diversidade de roedores nas áreas amostradas (Marinho-Filho, Reis *et al.*, 1994). De um

modo geral, os roedores são provavelmente a presa mais ativa ao longo de todo o ano no Cerrado (Marinho-Filho, comn. pessoal), o que, associado ao padrão ancestral da dieta do grupo (Clark, 2002), é responsável pelo grande consumo dessas presas por *C. durissus* no Cerrado.

Análise de Variação Geográfica

A análise de correspondência canônica mostrou uma ausência de associação entre as condições ambientais e os parâmetros morfológicos (morfometria e folidose) e reprodutivos (tamanho da ninhada) de *Crotalus durissus* no Cerrado. A variação geográfica está intimamente associada às características ecológicas das espécies (Futuyma, 1986). De um modo geral, a variação no tamanho do corpo e em caracteres reprodutivos resulta da ação de condições ambientais locais e diferenças genéticas entre as populações (Ralls, 1985; Seigel, Collins *et al.*, 1993). Indivíduos de populações ocidentais da cascavel *Crotalus viridis* na América do Norte possuem corpos menores em ambientes mais frios e sazonais, sendo a sazonalidade o fator determinante da variação no tamanho do corpo (Ashton, 2001).

Os parâmetros climáticos influenciam freqüentemente a reprodução nas serpentes (Vitt, 1983). Flutuações climáticas, entre outros fatores ambientais, podem ocasionar mudanças no tamanho da ninhada, gerando efeitos marcantes que algumas vezes podem resultar em variação geográfica. Em diversas espécies de cascavéis existe variação geográfica no tamanho da ninhada associada a diferenças na altitude entre as regiões (Fitch, 1985). Aparentemente, em maiores altitudes, onde o clima é relativamente mais frio, com dias e períodos de atividade sazonal mais curtos, as serpentes produzem ninhadas maiores em períodos mais curtos de tempo.

O clima do Cerrado, quente e semi-úmido com 4 a 5 meses secos, é bastante homogêneo, o que é reforçado pela uniformidade do sistema de circulação atmosférica, produzindo uma quase total uniformidade na marcha estacional da temperatura e precipitação (Nimer, 1989). Provavelmente por esse motivo não houve variação sensível nos parâmetros climáticos que tenha provocado respostas nos parâmetros morfológicos e reprodutivos de *Crotalus durissus* no Cerrado.

Referências Bibliográficas

- Allen, E. R. e W. T. Neill. Some interesting rattlesnakes from Southern British Guiana. Herpetologica, v.13, p.67-74. 1957.
- Almeida-Santos, S. M. Modelos reprodutivos em serpentes: Estocagem de esperma e placentação em *Crotalus durissus* e *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae). Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2005.
- Almeida-Santos, S. M., F. M. F. Abdalla, *et al.* Reproductive cycle of the Neotropical *Crotalus durissus terrificus*: I. Seasonal levels and interplay between steroid hormones and vasotocinase. General and Comparative Endocrinology, v.139, p.143-150. 2004.
- Almeida-Santos, S. M., I. L. Ferreira-Laporta, *et al.* 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. e V. J. Germano. *Crotalus durissus* (Neotropical Rattlesnake) Prey. Herpetological Review, v.27, n.3, p.143. 1996.

- Almeida-Santos, S. M. e M. Salomão. Reproduction in Neotropical pitvipers, with emphasis on species of the genus *Bothrops*. In: G. W. Schuett, M. Höggren, *et al* (Ed.). Biology of the Vipers: Eagle Mountain Publishing, 2002. Reproduction in Neotropical pitvipers, with emphasis on species of the genus *Bothrops*
- Arnold, S. J. Foraging theory and prey-size-predator-size relations in snakes. New York. 1993
- Ashton, K. G. Body size variation among mainland populations of the Western Rattlesnake (*Crotalus viridis*). Evolution, v.55, n.12, p.2523-2533. 2001.
- Beaupre, S. T. Comparative ecology of the Mottled Rock Rattlesnake, *Crotalus lepidus*, in Big Bend National Park. Herpetologica, v.51, n.1, p.45-56. 1995.
- Beaupre, S. T., D. Duvall, *et al*. Ontogenetic variation in growth and sexual size dimorphism in a Central Arizona population of the Western Diamondback Rattlesnake (*Crotalus atrox*). Copeia, v.1, p.40-47. 1998.
- Bishop, L. A., T. M. Farrell, *et al*. Sexual dimorphism in a Florida population of the rattlesnake *Sistrurus miliarius*. Herpetologica, v.52, n.3, p.360-364. 1996.
- Blem, C. R. Biennial reproduction in snakes: An alternative hypothesis. Copeia, v.4, p.961-963. 1982.
- Brown, J. H. e A. C. Gibson. Biogeography. United States of America: The C. V. Mosby Company. 1983
- Brown, W. S. Female reproductive ecology in a Northern population of the Timber Rattlesnake, *Crotalus horridus*. Herpetologica, v.47, n.1, p.101-115. 1991.
- Campbell, J. A. e W. W. Lamar. The venomous reptiles of Latin America. New York: Cornell University 1989

- _____. The venomous reptiles of the Western Hemisphere. New York: Cornell University, v.I,II. 2004
- Carpenter, C. C., J. C. Gillingham, *et al.* The combat ritual of the Rock Rattlesnake (*Crotalus lepidus*). Copeia, v.4. 1976.
- Castoe, T. A. e C. L. Parkinson. Bayesian mixed models and phylogeny of pitvipers (Viperidae: Serpentes). Molecular phylogenetics and evolution, v.39, p.91-110. 2006.
- Clark, R. W. Diet of the Timber Rattlesnake, *Crotalus horridus*. Journal of Herpetology, v.36, n.3, p.494-499. 2002.
- Diller, L. V. e R. L. Wallace. Reproductive biology of the Northern Pacific Rattlesnake (*Crotalus viridis oregonus*) in Northern Idaho. Herpetologica, v.40, n.2, p.182-193. 1984.
- _____. Comparative ecology of two snake species (*Crotalus viridis* and *Pituophis melanoleucus*) in Southwestern Idaho. Herpetologica, v.52, n.3, p.343-360. 1996.
- Dunham, A. E. Demographic and life-history variation among populations of the iguanid lizard *Urosaurus Ornatus*: Implications for the study of life-history phenomena in lizards Herpetologica, v.38, n.1, p.208-221. 1982.
- Echeverrigaray, S., G. Grazziotin, *et al.* Random amplified polymorphisms between two South American subspecies of rattlesnakes (*Crotalus durissus collilineatus* and *Crotalus durissus terrificus*). Brazilian Archives of Biology and Technology, p.313-317. 2000.
- Ernst, C. H. Venomous Reptiles of North America. United States of America: Smithsonian Institution Press 1992

- Fitch, H. S. Study of snake populations in Central California Am. Mid. Nat., v.41, p.513-579. 1949.
- _____. Sexual size differences in reptiles. Miscellaneous Publication Museum of Natural History, v.70, p.1-72. 1981.
- _____. Variation in clutch and litter size in New World reptiles. Miscellaneous Publication Museum of Natural History, v.76, p.1-76. 1985.
- Futuyma, D. J. Evolutionary Biology. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. 1986
- Garcia, C. M. e H. Drummond. Seasonal and ontogenetic variation in the diet of the Mexican Garter Snake, *Thamnophis eques*, in the Lake Tecocomulco, Hidalgo. Journal of Herpetology, v.22, n.2, p.129-134. 1988.
- Goddard, P. Morphology, growth, food habits and population characteristics of the Smooth Snake *Coronella austriaca* in Southern Britain. J. Zool. Lond., v.204, p.241-257. 1984.
- Goin, C. J., O. B. Goin, *et al.* Introduction to Herpetology. New York: W. H. Freeman and Company. 1978
- Greene, H. W. Snakes: The Evolution of Mystery in Nature. California: University of California Press. 1997
- Hartmann, M. T., O. A. Marques, *et al.* Reproductive biology of the Southern Brazilian Pitviper *Bothrops neuwiedi pubescens* (Serpentes, Viperidae). Amphibia-Reptilia, v.25, p.77-85. 2004.
- Hijmans, R. J., S. Cameron, *et al.* Worldclim.
- Holycross, A. e S. Goldberg. Reproduction in northern populations of the Ridgenose Rattlesnake *Crotalus willardi* (Serpentes:Viperidae). Copeia, v.2, p.473-481. 2001.

- Holycross, A., C. H. Painter, *et al.* Diet of *Crotalus lepidus klauberi* (Banded Rock Rattlesnake). Journal of Herpetology, v.36, n.4, p.589-597. 2002.
- Hoyos, M. A., R. Otero, *et al.* Divergencia morfométrica entre *Bothrops atrox* y *Bothrops asper* (Serpentes: Viperidae). Actual. Biol., v.25, n.79, p.157-165. 2003.
- Jaramillo, N. Partición en tamaño y forma de los caracteres y su interés en los estudios poblacionales aplicados a los triatomine. Corporación de Ciencias Básicas Biomédicas, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia, 2000. 125 p.
- Jaramillo, N. e J. P. Dujardin. Análisis morfométrico: Significado biológico del tamaño y la conformación. Proceedings Fourth International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae. Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia: CIMPAT, 2002. 151-166 p.
- Jolicoeur, P. The multivariate generalization of the allometry equation. Biometrics, v.19, p.497-499. 1963.
- Kephart, D. G. e S. J. Arnold. Garter snake diets in a fluctuating environment: a 7- year study. Ecology, v.63, p.1232-1236. 1982.
- King, R. B. Microgeographic, historical, and size-correlated variation in Water Snake diet composition. Journal of Herpetology, v.27, n.1, p.90-94. 1993.
- _____. Variation in Brow Snake (*Storeria dekayi*) morphology and scalation: Sex, family, and microgeographic differences. J. Zool. Lond., v.31, n.3, p.335-346. 1997.
- _____. Analyzing the relationship between clutch size female body size in reptiles. Journal of Herpetology, v.34, n.1, p.148-150. 2000.
- Klauber, L. M. Rattlesnakes, their habits, life histories and influence on mankind. California: Berkeley California Univ. Press. 1982

- Langlada, F. Ciclo sexual bienal de serpentes *Crotalus* do Brasil - Comprovação. Mem. Inst. Butantan, v.36, p.67-72. 1972.
- Macartney, J. M. Diet of the Northern Pacific Rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*, in British Columbia. Herpetologica, v.45, n.3, p.299-304. 1989.
- Madsen, T., R. Shine, *et al.* Determinants of mating success in male adders, *Vipera berus*. Anim. Behav., v.45, p.491-499. 1993.
- Marinho-Filho, J., M. L. Reis, *et al.* Diversity standars and small mammal numbers: Conservation of the Cerrado biodiversity. An. Acad. bras. Ci., v.66, n.1. 1994.
- Marinho-Filho, J., F. H. Rogrigues, *et al.* The Cerrado Mammals: Diversity, Ecology, and Natural history. In: O. P. S. e R. J. Marquins (Ed.). The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. New York: Columbia University Press, 2002. The Cerrado Mammals: Diversity, Ecology, and Natural history, p.266-284
- Martin, W. H. Reproduction of the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) in the Appalachian Mountains. Journal of Herpetology, v.27, n.2, p.133-143. 1993.
- Naulleau, G., X. Bonnet, *et al.* Does less-than-annual production of offspring by female vipers (*Vipera aspis*) mean less-than annual mating? Journal of Herpetology, v.33, n.4, p.688-691. 1999.
- Nimer, E. Climatologia do Brasil. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1989
- Nogueira, C., R. J. Sawaya, *et al.* Ecology of the pitviper, *Bothrops moojeni*, in the Brazilian Cerrado. Journal of Herpetology, v.37, n.4, p.653-659. 2003.
- Norman, D. R. Anfibios y Reptiles del Chaco Paraguayo. San José: Rare Center, v.1. 1994

- Oliveira- Filho, A. T. e J. A. Ratter. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: P. S. Oliveira e R. J. Marquins (Ed.). The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of Neotropical Savanna: Columbia University Press, New York, 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome., p.91-120
- Oliveira, M. e M. Martins. 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.
- Pifano, F. e A. Rodriguez-Acosta. Ecological niche and redescription of *Crotalus vegrandis* (Serpentes: Crotalidae) in Venezuela. Brenesia, v.45-46, p.169-175. 1996.
- Pimentel, R. A. An introduction to ordination, principal component analysis and discriminant analysis. In: S. J. T. e R. Footit (Ed.). Ordination in the Study of Morphology, Evolution and Systematics of Insects: Applications and Quantitative Genetic Rationals. Amsterdam: Elsevier Science Publishers B V, 1992. An introduction to ordination, principal component analysis and discriminant analysis, p.11-28
- Place, A. J. e C. I. Abramson. A quantitative analysis of the ancestral area of rattlesnakes. Journal of Herpetology, v.38, n.1, p.151-156. 2004.
- Prival, D. B., M. J. Goode, *et al.* Natural history of a northern population of twin-spotted rattlesnakes, *Crotalus pricei*. Journal of Herpetology, v.36, n.4, p.598-607. 2002.
- Ralls, K. Geographic variation in size and sexual dimorphism of North American weasels. Biological journal of the linnean society, v.25, p.119-167. 1985.

- Ribeiro, R. e J. Marinho-Filho. Estrutura da comunidade de pequenos mamíferos (Mammalia, Rodentia) da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Distrito Federal, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia, v.22, n.4, p.898-907. 2005.
- Rohlf, F. J. e F. L. Bookstein. A comment on shearing as a method for "size correction". Syst. Zool., v.36, p.356-367. 1987.
- Salomão, M. e S. M. Almeida-Santos. The reproductive cycle of male Neotropical rattlesnake. In: G. W. Schuett, M. Höggren, *et al* (Ed.). Biology of the Vipers: Eagle Mountain Publishing, 2002. The reproductive cycle of male Neotropical rattlesnake
- Salomão, M., S. M. Almeida-Santos, *et al*. Activity pattern of *Crotalus durissus* (Viperidae, Crotalinae): Feeding, reproduction and snakebite. Studies on Neotropical Fauna and Environment, v.30, n.2, p.101-106. 1995.
- Schuett, G. W. Is a long-term sperm storage an important component of the reproductive biology of temperate pitvipers? In: J. A. Campbell e J. Brodie (Ed.). Biology of the Pitvipers. Texas: Selva, Tyler 1992. Is a long-term sperm storage an important component of the reproductive biology of temperate pitvipers?, p.169-170
- Seigel, R. A., J. T. Collins, *et al*. Snakes: Ecology and evolutionary biology. New York: Macmillan 1993
- Seigel, R. A. e N. B. Ford. Reproductive ecology. In: R. A. Seigel, J. T. Collins, *et al* (Ed.). Snakes: Ecology and Evolutionary Biology. New York: MacMillan, 1987. Reproductive ecology., p.210-252
- Shine, R. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. Oecologia, v.33, p.269-277. 1978.

- _____. Sexual differences in morphology and niche utilization in an aquatic snake, *Acrochordus arafurae*. Oecologia, v.69, p.260-267. 1986.
- _____. Sexual dimorphism in snakes. In: R. A. Seigel e J. T. Collins (Ed.). Snakes: Ecology and Behavior. New York: McGraw-Hill, Inc. , 1993. Sexual dimorphism in snakes., p.49-86
- _____. Sexual size dimorphism in snakes revisited. Copeia, v.2, p.326-346. 1994.
- Solórzano, A. e L. Cerdas. Biología reproductiva de la cascabel Centroamericana *Crotalus durissus durissus* (Serpentes: Viperidae) en Costa Rica. Revista Biología Tropical, v.36, n.2A, p.221-226. 1988.
- Taylor, E. N. Diet of the Baja California rattlesnake, *Crotalus enyo* (Viperidae). Copeia, n.2, p.553-555. 2001.
- Ter Braak, C. J. F. Canonical correpondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology, v.67, p.1167-1179. 1986.
- Ter Braak, C. J. F. e P. Smilauer. CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (version 4). M. Power: Ithaca, New York 1998.
- Thorpe, R. S. Pattern and function of sexual dimorphism: A biometric study of character variation in the grass snake (*Natrix natrix*, Colubridae) due to sex and its interaction with geography. Copeia, v.1, p.53-63. 1989.
- Tinkle, D. W. e A. E. Dunham. Comparative life histories of two syntopic Sceloporine lizards. Copeia, n.1, p.1-18. 1986.
- Valdujo, P. H., C. Nogueira, *et al.* Ecology of *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. Journal of Herpetology, v.36, n.2, p.169-176. 2002.

- Vanzolini, P. E. e M. E. V. Caleffo. On some aspects of the reproductive biology of Brazilian Crotalus (Serpentes, Viperidae): Biologia Geral Experimental. 2002a
- _____. A taxonomic bibliography of the South American snakes of the *Crotalus durissus* complex (Serpentes, Viperidae). Anais da Academia Brasileira de Ciências, v.74, p.37-83. 2002b.
- Vanzolini, P. E., A. M. Ramos-Costa, *et al.* Répteis das Caatingas. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências. 1980
- Vitt, L. J. Ecology of an anuran-eating-guild of terrestrial tropical snakes. Herpetologica, v.39, n.1, p.52-66. 1983.
- Wallace, R. L. e L. V. Diller. Feeding ecology of the rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*, in Northern Idaho. Journal of Herpetology, v.24, n.3, p.246-253. 1990.

Tabela 1. Média, desvio-padrão e comparações entre os sexos de variáveis morfométricas de *Crotalus durissus* do Cerrado. Entre parênteses o tamanho da amostra. Valores brutos na primeira linha de cada célula e valores ajustados pelo tamanho do corpo na segunda linha. Todos os valores em milímetros.

Medida	Fêmeas	Machos	F	p
Tamanho do corpo	306.66 ± 101.14 (279)	320.19 ± 94.47 (228)	2.38	0.12
Comprimento do losango mediano	27.03 ± 11.01 (278)	26.68 ± 10.11 (228)		
	(0.65 ± 6.79)	(-0.79 ± 7.08)	5.44	0.02
Largura do losango mediano	24.22 ± 10.36 (278)	26.62 ± 11.34 (228)		
	(-0.57 ± 6.24)	(0.70 ± 8.11)	4.01	0.04
Comprimento rostro-cloacal	841.84 ± 305.05 (279)	861.47 ± 269.35 (228)		
	(8.58 ± 67.74)	(-10.50 ± 66.30)	10.15	0.001
Distância entre os cantos posteriores dos olhos	15.02 ± 3.62 (279)	15.46 ± 3.24 (227)		
	(-0.01 ± 1.98)	(0.01 ± 1.52)	0.04	0.83
Distância entre os cantos anteriores dos olhos	13.40 ± 3.51 (279)	13.81 ± 3.61 (227)		
	(-0.007 ± 1.82)	(0.009 ± 2.41)	0.01	0.92
Distância entre as bordas posteriores das narinas	6.75 ± 1.64 (279)	6.76 ± 1.41(227)		
	(0.07 ± 1.05)	(-0.09 ± 0.77)	3.80	0.05

Distância entre as bordas anteriores das narinas	7.49 ± 1.90 (279)	7.58 ± 1.76 (227)		
	(0.05 ± 1.02)	(-0.06 ± 1.04)	1.75	0.18
Distância entre as bordas posteriores das supraoculares	11.43 ± 7.17 (279)	11.11 ± 2.60 (227)		
	(0.29 ± 6.66)	(-0.35 ± 1.62)	2.06	0.15
Distância entre as bordas anteriores das fossetas	11.79 ± 3.18 (279)	12.06 ± 2.60 (227)		
	(0.01 ± 2.30)	(-0.01 ± 1.38)	0.03	0.86
Distância entre as bordas mais anteriores dos ossos quadrados	21.57 ± 6.84 (279)	21.99 ± 6.26 (227)		
	(0.14 ± 4.19)	(-0.17 ± 3.32)	0.83	0.36
Distância entre a borda posterior da fosseta e a borda posterior da escama supraocular	10.92 ± 2.91 (279)	11.09 ± 2.41(227)		
	(0.04 ± 2.05)	(-0.06 ± 1.34)	0.48	0.48
Distância da borda mais anterior do osso quadrado à borda anterior da escama rostral (tamanho da cabeça)	36.71 ± 10.15 (279)	36.76 ± 8.42 (227)		
	(0.47 ± 5.58)	(-0.58 ± 3.81)	5.92	0.01
Distância da borda anterior da escama supraocular à borda anterior da escama rostral	7.25 ± 2.00 (279)	7.30 ± 1.97 (227)		
	(0.06 ± 1.38)	(-0.07 ± 1.46)	1.24	0.26
Distância da borda posterior da supraocular à borda anterior da rostral	15.53 ± 3.78 (279)	16.25 ± 10.60 (227)		
	(-0.12 ± 2.17)	(0.15 ± 10.07)	0.21	0.64

Largura do corpo (na porção mediana do corpo)	35.78 ± 20.46 (279)	34.69 ± 12.27 (228)		
	(1.15 ± 16.83)	(-1.41 ± 7.22)	4.63	0.03
Altura do corpo (na porção mediana do corpo)	29.57 ± 12.91 (279)	30.54 ± 12.48 (228)		
	(0.15 ± 8.86)	(-0.18 ± 8.08)	0.20	0.83
Comprimento da cauda (da primeira escama após a cloacal até o início do chocalho)	56.38 ± 22.07 (277)	75.61 ± 29.38 (228)		
	(-7.30 ± 13.95)	(8.87 ± 15.89)	148.27	<0.0001
Comprimento da listra paravertebral	88.14 ± 39.49 (259)	100.80 ± 47.81(228)		
	(-4.12 ± 31.21)	(5.14 ± 37.94)	8.39	0.004

Tabela 2. Análise discriminante das variáveis morfométricas, isentas do efeito do tamanho corporal, entre machos e fêmeas de *Crotalus durissus* do Cerrado. O erro indica a estimativa da probabilidade posterior de erro baseada em validação cruzada. Vide texto para detalhes.

Passo	Variável	R^2	Wilks' Lambda	$P <$	Erro
1	Comprimento da cauda	0.235	0.76	0.0001	0.24
2	Comprimento da listra paravertebral	0.031	0.74	0.0001	0.23
3	Largura do corpo	0.023	0.72	0.0001	0.21
4	Escama rostral a osso quadrado	0.016	0.71	0.0001	0.21
5	Largura do losango	0.016	0.70	0.0001	0.22
6	Comprimento do losango	0.009	0.69	0.0001	0.22
7	Altura do corpo	0.008	0.69	0.0001	0.20
8	Borda posterior das narinas	0.006	0.68	0.0001	0.19
9	Escama supraocular a escama rostral	0.004	0.68	0.0001	0.20

Tabela 3. Média, desvio-padrão e resultados da análise de variância de variáveis da folidose para machos e fêmeas de *Crotalus durissus* do Cerrado. Entre parênteses o tamanho da amostra.

Variável	Fêmeas	Machos	F	p
Escamas dorsais em fileira transversal no pescoço	24.84 ± 3.40 (278)	25.21 ± 2.93 (228)	1.60	0.20
Escamas dorsais em fileira transversal no meio do corpo	26.15 ± 2.52 (279)	26.20 ± 2.30 (228)	0.05	0.82
Escamas dorsais em fileira transversal perto da cauda	19.39 ± 2.52 (279)	19.51 ± 2.00 (228)	0.33	0.56
Escamas ventrais	154.18 ± 21.37 (279)	155.88 ± 16.07 (228)	0.99	0.32
Escamas no redor da cauda	14.09 ± 2.78 (278)	13.87 ± 2.99 (228)	0.74	0.39
Escamas subcaudais	22.50 ± 4.69 (277)	22.54 ± 3.72 (228)	0.01	0.92
Escamas pós-oculares	2.05 ± 1.11 (279)	1.96 ± 0.25 (228)	1.37	0.24
Escamas interoculares	2.11 ± 1.72 (279)	2.98 ± 0.63 (228)	1.06	0.30
Escamas suboculares	1.84 ± 0.81 (279)	1.79 ± 0.63 (228)	0.71	0.39
Escamas supralabiais	14.05 ± 1.21(279)	13.80 ± 1.23 (228)	4.96	0.02
Escamas infralabiais	15.04 ± 1.30 (279)	14.92 ± 1.19 (228)	1.08	0.29
Número de losangos	16.74 ± 3.61(279)	16.97 ± 3.76 (227)	0.48	0.48

Tabela 4. Composição da dieta de *Crotalus durissus* do Cerrado (n = 19).

Categorias de presas	Ocorrência	
	f	f%
Mamíferos		
Rodentia	16	84,21
Didelphimorpha	1	5,26
Não identificadas	3	15,78
Répteis		
<i>Ameiva ameiva</i>	1	5,26

LEGENDA DAS FIGURAS

Figura 1. Procedência dos exemplares estudados de *Crotalus durissus* do Cerrado

brasileiro. 1. Água Fria de Goiás, 2. Aiuruoca, 3. Alexânia, 4. Alfenas, 5. Alto Boa Vista, 6. Alto Paraíso de Goiás, 7. Anápolis, 8. Andradas, 9. Aparecida de Goiânia, 10. Aragoiânia, 11. Araguari, 12. Arenópolis, 13. Barra do Garças, 14. Bela Vista, 15. Belo Horizonte, 16. Bonfinópolis, 17. Bom Jesus, 18. Brasília, 19. Bueno Brandão, 20. Cáceres, 21. Caçu, 22. Caldas Novas, 23. Camanducaia, 24. Cambuquira, 25. Campanha, 26. Cássia, 27. Chapada dos Guimarães, 28. Cocalzinho, 29. Conquista, 30. Corumbá, 31. Corumbá, 32. Cristianópolis, 33. Crixás, 34. Cuiabá, 35. Damolandia, 36. Dianópolis, 37. Dianópolis, 38. Dourados, 39. Edéia, 40. Formosa, 41. Goianésia, 42. Goiânia, 43. Gurupi, 44. Hidrolândia, 45. Iaciara, 46. Inconfidentes, 47. Indiara, 48. Inhumas, 49. Ipameri, 50. Itaberaí, 51. Itapegipe, 52. Itauçu, 53. Itumbiara, 54. Jandaia, 55. Jataí, 56. João Pinheiro, 57. Juscimeira, 58. Lajeado, 59. Luziânia, 60. Machado, 61. Madeiros, 62. Mato Verde, 63. Minaçu, 64. Mineiros, 65. Miracema do Norte, 66. Monte Sião, 67. Mundo Novo, 68. Muzambinho, 69. Natividade, 70. Nerópolis, 71. Niquelândia, 72. Nobres, 73. Nortelândia, 74. Nova Veneza, 75. Nova Xavantina, 76. Olhos d'Água, 77. Orizona, 78. Ouro Fino, 79. Ouro Verde, 80. Ouvidor, 81. Palmas, 82. Palmeiras de Goiás, 83. Paracatu, 84. Patos de Minas, 85. Perdões, 86. Piracanjuba, 87. Pirenópolis, 88. Pires do Rio, 89. Planaltina, 90. Planura, 91. Poço Fundo, 92. Poços de Caldas, 93. Pontes e Lacerda, 94. Pouso Alegre, 95. Pouso Alto, 96. Rio Verde, 97. Sacramento, 98. Santa Cruz, 99. Santa Juliana, 100. Santa Rosa, 101. Santa Terezinha, 102. São Luís dos Montes Belos, 103. São Domingos, 104. São Gonçalo de Sapucaí, 105. São Gonçalo do Rio Preto, 106. São João da Aliança, 107. São Miguel do Passa Quatro, 108. São Sebastião Bela Vista, 109. Senador José Bento, 110. Serranópolis, 111. Silvânia, 112. Sinop, 113. Santa Isabel do Morro, 114. Santa Rita do

Sapucaí, 115. Tapaciguara, 116. Tapurah, 117. Toledo, 118. Três Lagoas, 119. Trindade, 120. Uberlândia, 121. Unaí, 122. Urutaí, 123. Varjão, 124. Vazante, 125. Vianópolis, 126. Vila das Almas.

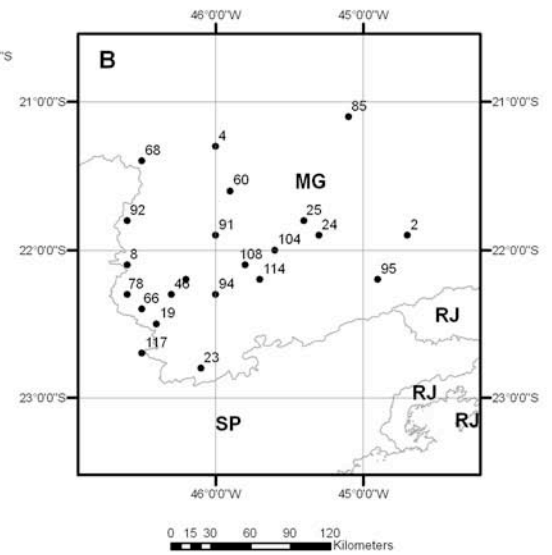
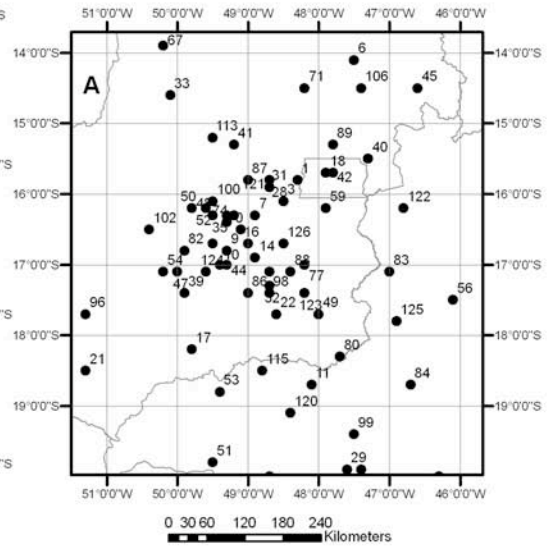
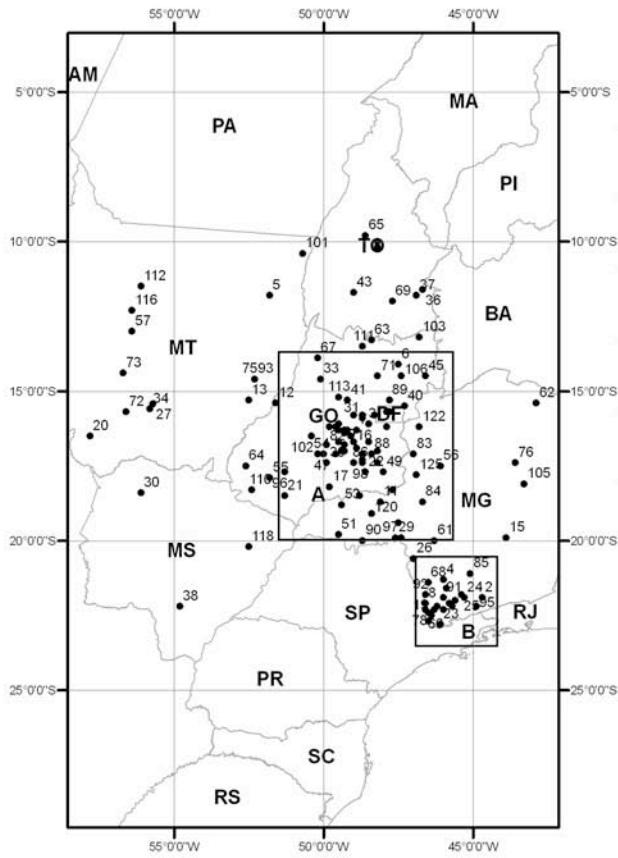
Figura 2. Caráteres morfométricos da cabeça em *Crotalus durissus*: a) distância da borda posterior da fosseta e borda posterior da supraocular, b) distância da borda anterior do osso quadrado à borda anterior da rostral, c) distância entre as bordas anteriores das narinas, d) distância entre as bordas posteriores das narinas, e) distância entre os cantos anteriores dos olhos, f) distância da borda posterior da supraocular à borda anterior da rostral, g) distância entre os cantos posteriores dos olhos, h) distância entre as bordas posteriores das supraoculares, i) distância da borda mais anterior do osso quadrado à borda anterior da rostral (tamanho da cabeça), j) distância da borda anterior da supraocular à borda anterior da rostral, k) distância entre as bordas mais anteriores dos ossos quadrados.

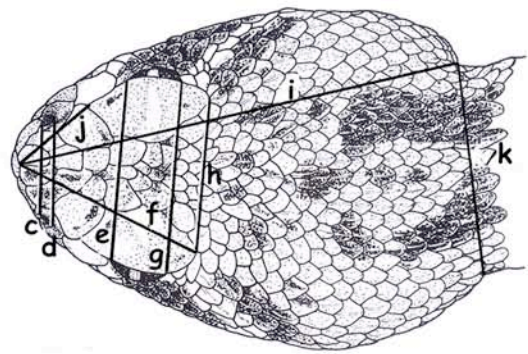
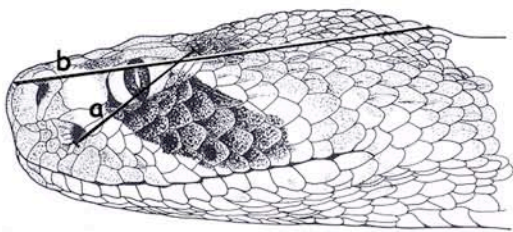
Figura 3. Distribuição de frequência de indivíduos machos e fêmeas de *Crotalus durissus* do Cerrado de acordo com o comprimento rostro-cloacal e a condição reprodutiva.

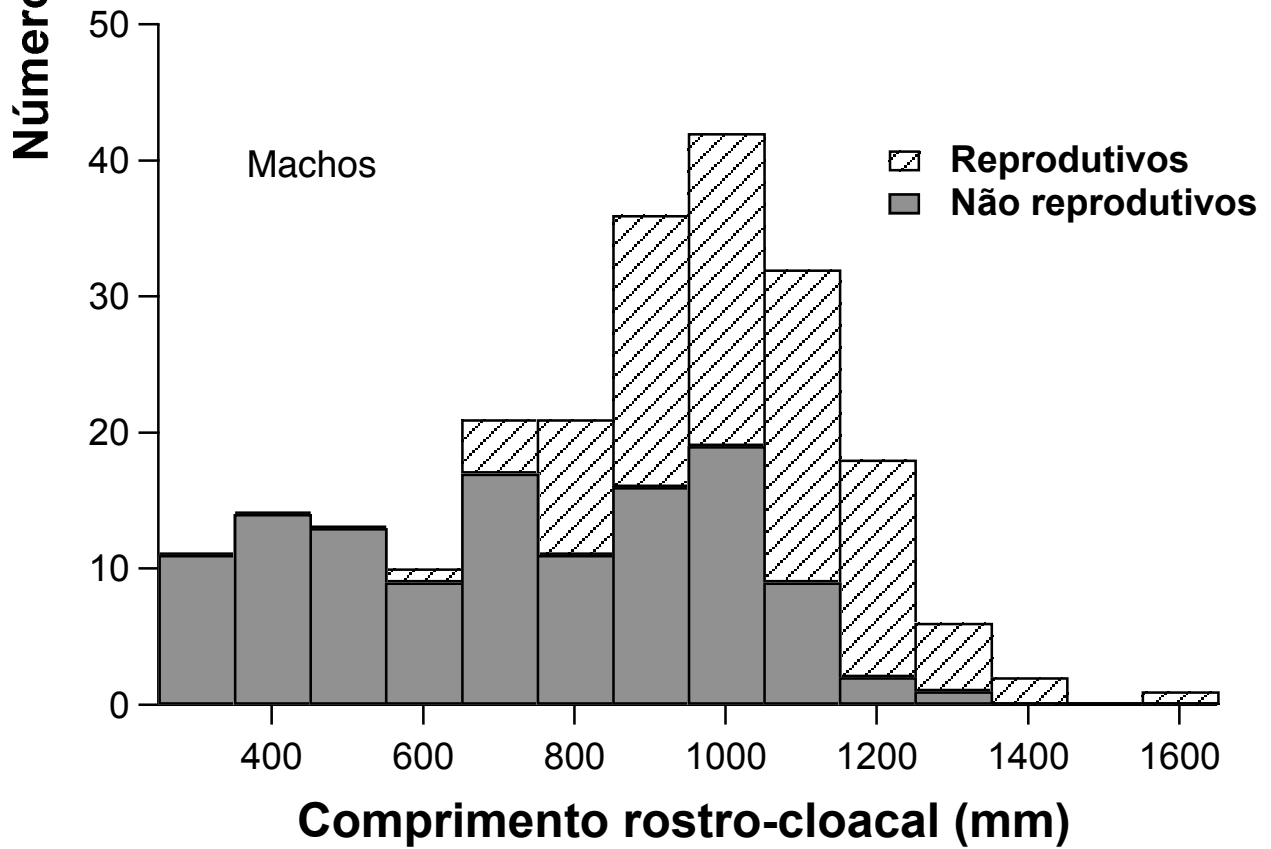
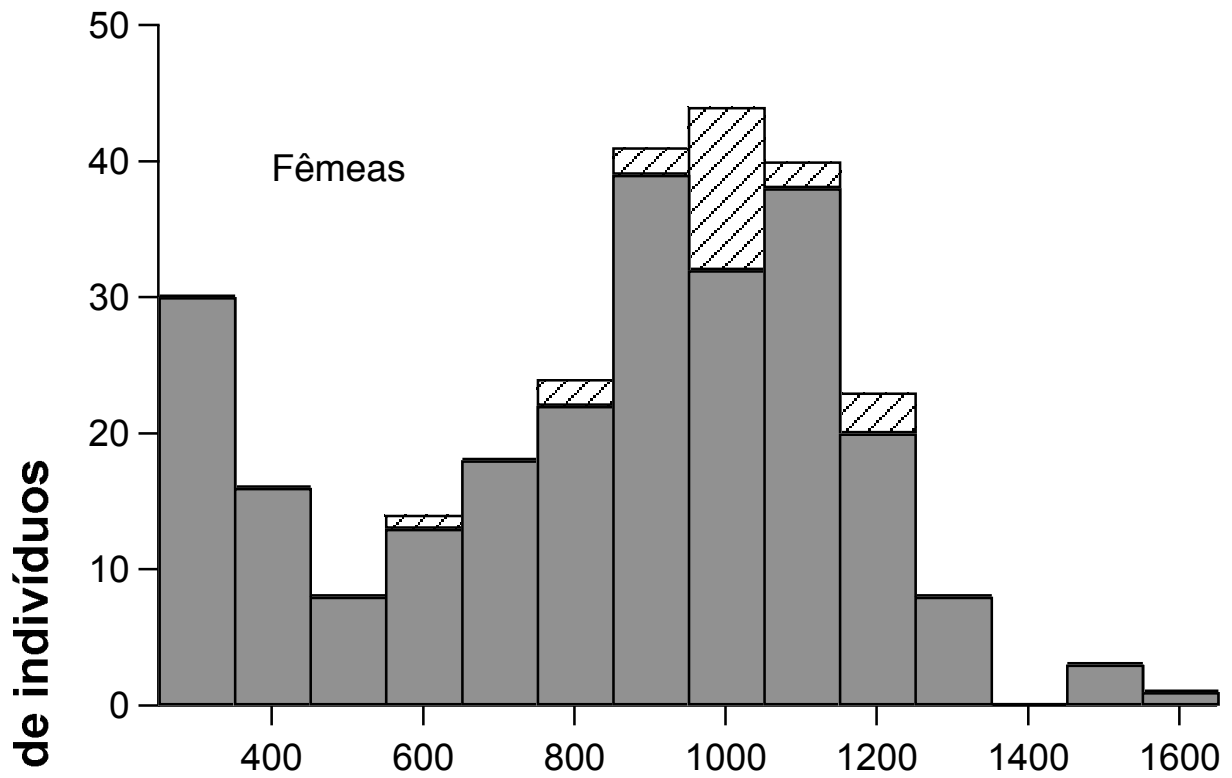
Figura 4. Relação entre o tamanho da ninhada baseada no número de embriões das fêmeas de *Crotalus durissus* do Cerrado.

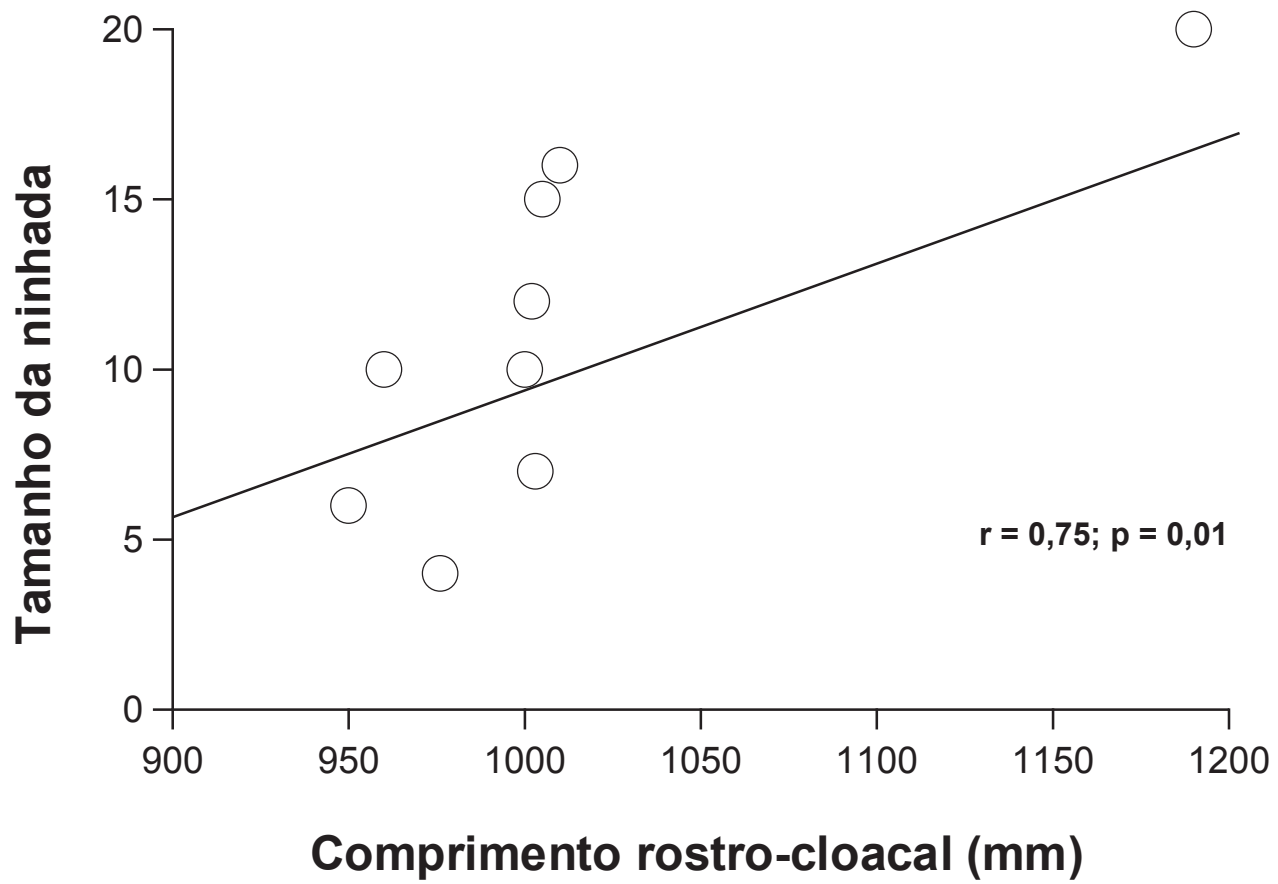
Figura 5. Porcentagem de *Crotalus durissus* do Cerrado reprodutivos. O tamanho da amostra indicado acima das barras.

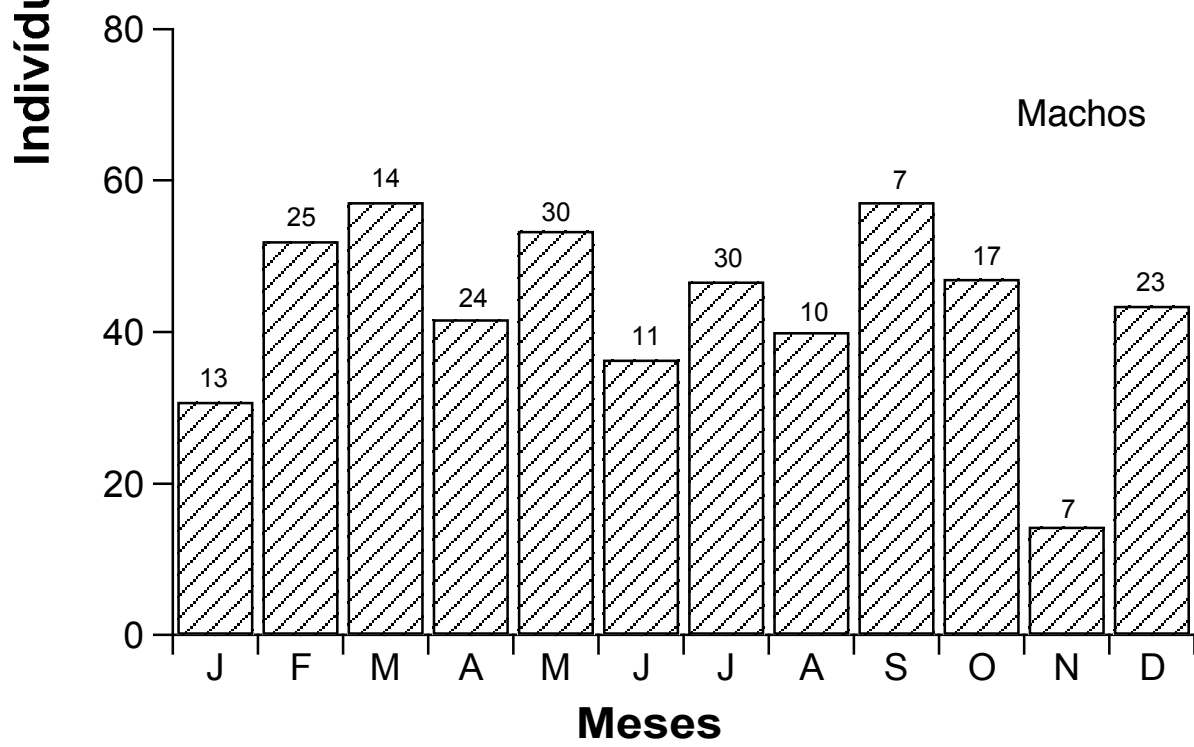
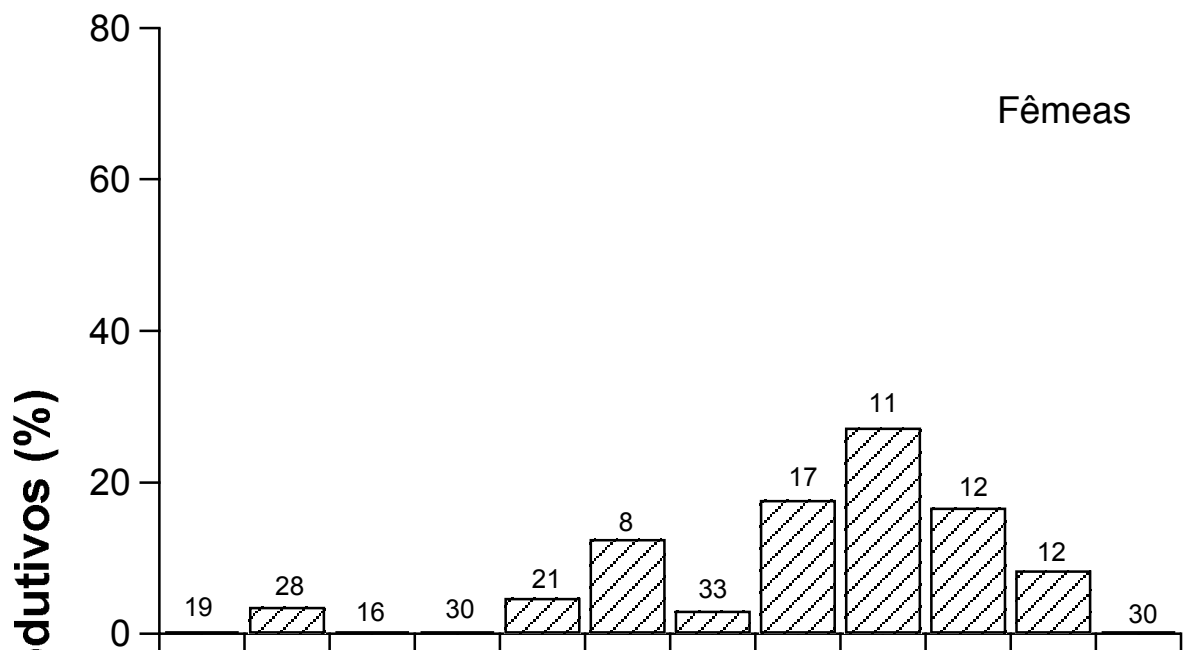
Figura 6. Variação mensal do volume ajustado dos testículos de *Crotalus durissus* do Cerrado.

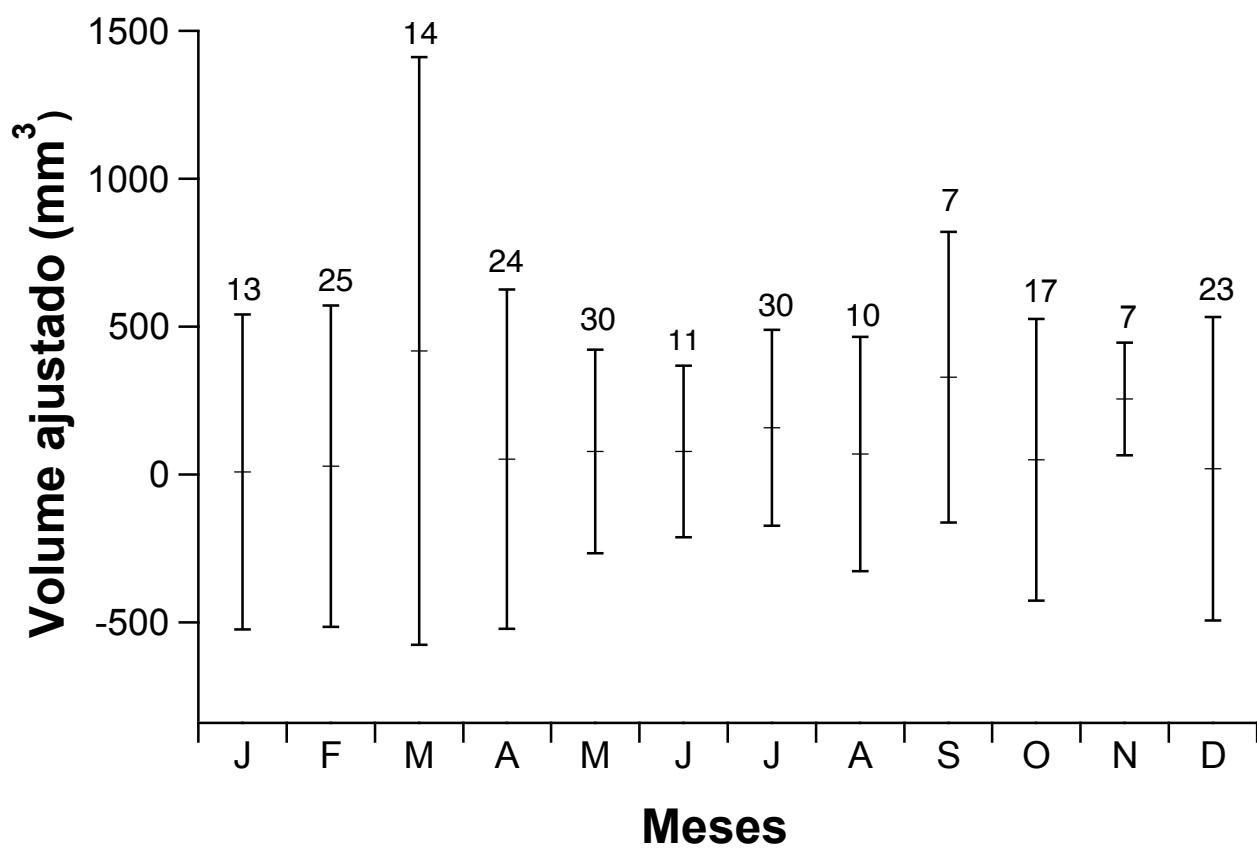












Apêndice 1. Procedência dos exemplares estudados de *Crotalus durissus* no Cerrado brasileiro. CHUNB, Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília; IB, Instituto Butantã; UCG, Universidade Católica de Goiás; UFMT, Universidade Federal do Mato Grosso.

DISTRITO FEDERAL: Brasília. IB 18567, 20504-5, 20601, 21589, 27089, 34118 34263.
CHUNB 5439, 5441, 5445-6, 5452, 5456, 10190, 20435, 20457, 20466, 20473-4, 20477, 22100, 24599, 29762.

GOIÁS: Água Fria de Goiás, UCG 2729. Alexânia, CHUNB 20432, 20452, 20459, 20462, 20478. Alto Paraíso de Goiás, CHUNB 20436-7, 20440, 20445, 20461, 20464. Anápolis, UCG 2743, 2811, 2849, 2873, 3673, 3709, 3810. Aparecida de Goiânia, UCG 3804. Aragoiânia, UCG 2404. Arenópolis, UCG 1839. Bela Vista, UCG 2740, 2885, 3699. Bom Jesus, UCG 2898, 3719. Bonfinópolis, UCG 2872. Caçu, UCG 2814. Caldas Novas, UCG 2871, 3713, 4272-3. Cocalzinho, UCG 3520-1. Corumbá, UCG 2865, 3790. Cristianópolis, UCG 3782. Crixás, UCG 3801. Damolândia, UCG 3807, 3562, 3565, 3569. Edéia, UCG 1557. Formosa, CHUNB 20470. Goianésia, UCG 3666, 3671-2, 3717, 3779, 3780-1, 3783-5, 3788-9, 3791-2, 3806. Goiânia, UCG 3611, 3668, 3670, 3681, 3684, 3698. Hidrolândia, UCG 2702, 2732, 2739, 2741. Iaciara, CHUNB 544-4. Indiara, UCG 2875. Inhumas, UCG 2707, 2712, 2720-1, 2728, 2733, 2735-6, 274-9, 2751, 2761, 2766-7, 2773, 2779, 2838-9, 2842, 3793. Ipameri, UCG 2708, 2710, 2716, 2718, 272-3, 2734, 2745-7, 2750, 2818, 2828, 3715, 3794. Itaberaí, UCG 3680. Itauçu, UCG 2809. Itumbiara, UCG 1819, 3811. Jandaia, UCG 3685. Jataí, UCG 2700, 2709, 2711, 2713, 2715, 2719, 2726-7, 2753-4,

2756, 2832, 2837, 2841, 2843, 3694, 3704, 3718. Luziânia, CHUNB 5448, 20434, 20438, 20442, 20443, 20450, 20453, 20455, 20458, 20468-9, 20471. Minaçu, CHUNB 5453. Mineiros, CHUNB 10958. Nerópolis, UCG 1632. Niquelândia, UCG 2725, 3797. Nova Veneza, UCG 3678. Orizona, UCG 3787. Ouro Verde, UCG 3502, 3505, 3786. Ouvidor, UCG 2929, 2931, 3687. Palmeiras de Goiás, UCG 3795. Piracanjuba, UCG 2930, 3683. Pirenópolis, UCG 2882, 3710, 3800. Pires de Rio, UCG 3809, 3667, 3682, 3686, 3688, 3692-3, 3700, 3706. Planaltina, CHUNB 20439, 20444, 20446-7, 20456, 20463, 20467, 20472. Rio Verde, UCG 2714, 2737, 2755, 2869. Santa Cruz, UCG 2866-7, 3675-6, 3689, 3690, 3695-7, 3701, 3813. Santa Isabel do Morro, UCG 3712. Santa Rosa, UCG 2771, 2729, 2870, 2886. São Domingos, CHUNB 15498-9. São João da Aliança, CHUNB 20441. São Luís dos Montes Belos, UCG 2810, 3716, 3802. São Miguel de Passa Quatro, UCG 3798. Mundo Novo, IB 54823. Serranópolis, UCG 2805, 3669, 3674, 3679. Silvânia, UCG 2731, 2742, 2744, 3805. Trindade, UCG 2820, 2874, 3707-8. Unaí, CHUNB 20433, 20448-9, 20451, 20454, 20460, 20465, 20475, 24379, 24387, 24449, 29450-1. Varjão, UCG 2947. Vazante, IB 48336, 52332, 52334-5, 52337-8, 52340, 52347, 52349, 52773, 53023, 53025-9, 53030, 53481, 53589, 53595, 54509. Vila das Almas, UCG 3803.

MINAS GERAIS: Aiuruoca, IB 18490. Alfenas, IB 22591. CHUNB 6144. Andradas, IB 46756. Araguari, IB 12680. Belo Horizonte, IB 46244. Bueno Brandão, IB 67172. Camanducaia, IB 67005. Cambuquira, IB 44320, 47183. Campanha, IB 18077. Cássia, IB 22103, 22161. Conquista, IB 18078. Dianópolis, IB 64173. Inconfidentes, IB 24448. Itapegipe, IB 60127, 60129. João Pinheiro, IB 52437, 52641. Machado, IB 53645. Madeiros, IB 64863, 67151. Mato Verde, IB 12845. Monte Sião, IB 66826-9, 66830-4, 66836-9. Muzambinho, IB 24288. Olhos d'Água, IB 19410. Orvalho, IB 14284. Ouro Fino, IB 15497, 63543, 67153. Paracatu, IB 48703, 53237. Patos de Minas, IB 18056, 18057.

Perdões, IB 15534. Planura, IB 66738, 67173. Poço Fundo, IB 66916, 66917. Poços de Caldas, IB 13612-9, 13620-1, 13623, 13625-6, 14316, 15363. Pouso Alegre, IB 60289, 60291. Pouso Alto, IB 61329, 61330, 61332-3. Sacramento, IB 15367. Santa Juliana, IB 52643. São, Gonçalo de Rio Preto, 68844. São Gonçalo de Sapucaí, IB 67078. Santa Rita do Sapucaí, IB 24317. São Sebastião da Bela Vista, IB 61334. Senador José Bento, IB 66902-4. Tapaciguara, IB 52771-2. Toledo, IB 61335. Uberlândia, IB 15524, 15536, 52436. Urutaí, UCG 3181, 3702. Vianópolis, UCG 3677, 3680, 3712, 3796, 3799, 3803, 3814.

MATO GROSSO: Alto Boa Vista, IB 58307. Barra do Garças, IB 23937, 45658. Cáceres, IB 24054, 24302, 26763, 27554-5, 28987. Chapada dos Guimarães, UFMT 137, 257, 2183. CHUNB 5442, 5447. Corumbá, IB 24315. Cuiabá, IB 51764. UFMT 135. Dourados, IB 26802. Juscimeira, UFMT 1762. Nobres, IB 54959. UFMT 1648. Nortelândia, IB 23974, 24100, 24169. Nova Xavantina, IB 10091, 52594, 52964, 55412, 55618-9, 55620. Pontes e Lacerda, IB 54695-6, 55663. Santa Terezinha, IB 52276. Sinop IB 52775. Tapurah, IB 55851-9, 55860. Três Lagoas, IB 24892.

TOCANTINS: Dianópolis, IB 28012. Gurupi, IB 42710, 45954. Lajeado, IB 65071. Miracema do Norte, IB 32306. Natividade, IB 55861. Palmas, IB 55915, 65782. CHUNB 14683, 14690, 15238, 21963, 21977-8.