



UNIVERSIDADE FEDERAL DO OESTE DO PARÁ - UFOPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOCÊNCIAS - PPGBio

ANTONIO SAMUEL GARCIA DA SILVA

VARIAÇÃO MORFOMETRICA DA CABEÇA DE *Bothrops atrox*:
ASPECTOS COMPARATIVOS ENTRE ESPÉCIMES DE DIFERENTES
HÁBITATS DA REGIÃO OESTE DO PARÁ

SANTARÉM, PARÁ

2019

ANTÔNIO SAMUEL GARCIA DA SILVA

**VARIAÇÃO MORFOMETRICA DA CABEÇA DE *Bothrops atrox*:
ASPECTOS COMPARATIVOS ENTRE ESPÉCIMES DE DIFERENTES
HÁBITATS DA REGIÃO OESTE DO PARÁ**

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Oeste do Pará - UFOPA como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biociências, junto ao programa de Pós-graduação em Biociências.

Área de Conhecimento: Zoologia.

Orientador (a): Prof. Dra. Rosa Helena Veras Mourão.

Coorientador (a): Dra. Valéria Mourão de Moura.

Santarém, Pará

2019

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Sistema Integrado de Bibliotecas – SIBI/UFOPA**

- S586v Silva, Antônio Samuel Garcia da
Variação morfométrica da cabeça de *Bothrops atrox*: aspectos comparativos entre espécimes de diferentes habitats da Região Oeste do Pará / Antônio Samuel Garcia da Silva. - Santarém, 2019.
29 f. : il., color.
- Orientadora: Dra. Rosa Helena Veras Mourão, Co-orientadora: Dra. Valéria Mourão de Moura.
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Oeste do Pará, Programa de Pós-graduação em Biociências.
1. Jararaca 2. Morfologia. 3. Florestas inundáveis. 4. Florestas não inundáveis. I. Mourão, Rosa Helena Veras, *orient.* II. Moura, Valéria Mourão de, *co-orient.* III. Título.

CDD: 23. ed. 597.963

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Jeová Deus, por todas as bênçãos que permitiram tudo que conseguir até hoje, sem ele nada é possível.

Agradeço muito a minha família que sempre me apoiaram, minha mãe Gilcelia Garcia, irmão Daniel Garcia, meu Pai José Ison, meus queridos tios Carlos e Zé Garcia, minhas tias Maria José e Aldilene e meu avó Antônio Garcia, mas em especial minha mãe Gilcelia (Dona Nega) que sempre acreditou em mim, e sempre me apoiou nas horas que precisei, obrigado mãe, por tudo. Não poderia esquecer meus avós *in memoriam* Marlucci Félix, Pedro Silva e Maria (Gitóca), que apesar de não estarem mais entre nós, também fazem parte dessa vitória.

Agradeço muito às minhas queridas orientadoras Dra. Rosa Mourão e Dra. Valéria Mourão, por toda ajuda e paciência para o desenvolvimento deste trabalho, sempre a disposição e sempre acreditando em meu potencial. Assim aproveito para agradecer ao Laboratório de Bioprospecção e Biologia experimental (LabBBEX) pelas portas estarem sempre abertas quando necessário, assim como todos os amigos que formei neste local de cunho científico mas também familiar, só quem já fez parte do LabBBEX pode entender essa boa energia desse local comandado pela professora Rosa Mourão, obrigado por tudo.

Agradeço em especial ao meu amigo Hipócrates Chalkidis pela ajuda sempre que necessário. Grande porcentagem do profissional que me tornei foi com ajuda desse cara. Agradeço também pela disponibilização do Laboratório de Pesquisas Zoológicas (LPZ) para as análises dos espécimes, laboratório este que ajudou a me moldar na graduação, e fez parte também do agora do mestrado, sou eternamente grato ao LPZ por tudo.

Agradeço a uma pessoa especial na minha vida que está comigo desde o início do mestrado, me ajudando com a coleta dos dados, me apoiando de todas maneiras possíveis, aturando meus estresses durante esse período, sempre dando uma palavra de força para lembrar de minha capacidade e o quanto acreditava que eu era capaz, minha namorada Rosiana Vasconcelos, obrigado por tudo.

Agradeço ao Dr. Rafael de Fraga pela ajuda com as análises estatísticas, e pelas sugestões no manuscrito, pois foram de grande importância para melhoria deste trabalho.

Agradeço a agência de fomento CAPES pela concessão de bolsa, pois todo mestrando necessita desse apoio financeiro para desenvolver com maior tranquilidade seu trabalho. Assim como a Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA) através do programa de pós-graduação em Biociências pela vaga para conquistar mais essa importante etapa na minha vida, que é o mestrado.

Agradeço a todos os meus amigos que de direta e indiretamente me ajudaram nesta etapa, Francisco Ishiguro, Grazi dos Anjos, Alice Lemos e muitos outros, ninguém é nada sem boas amizades.

I´ m blessed

RESUMO

Bothrops atrox (Viperidae) é uma serpente peçonhenta predominantemente noturna, generalista na sua dieta e uso do habitat. Essa espécie é amplamente distribuída por toda a Amazônia, habitando diversos tipos de habitats como áreas de várzea, florestas primárias e secundárias, savanas, e áreas degradadas. Estudos têm mostrado variação na composição do veneno em espécimes de florestas inundadas de várzea, o que possivelmente é uma adaptação para tipos de presas nessas áreas. A disponibilidade e a composição de presas também são esperadas como causadoras de variações morfométricas, especialmente determinadas por caracteres que são medidos na cabeça. Desta forma, este estudo teve por objetivo analisar as características morfométricas da cabeça e glândulas de veneno de *Bothrops atrox*, entre espécimes de diferentes habitats da região Oeste do Pará. Foram utilizados para análises espécimes de área de várzea coletados na comunidade Igarapé do Costa, comunidade de Urucurituba e Santa Maria do Tapará em Santarém, Pará, além de espécimes de áreas não alagadiças provenientes da Floresta Nacional do Tapajós em Belterra (Florestal), área de Alter-do-Chão (Savana), Santarém e comunidade do Jatuarana (Degradada) em Oriximiná, Pará. Foram analisados 107 espécimes adultos de *Bothrops atrox*, sendo 54 machos e 53 fêmeas, compreendendo 53 espécimes de várzea e 54 de florestas não inundadas. A coleta de dados foi realizada por meio de fotos da região dorsal e lateral direito da cabeça de todos os espécimes, e analisadas a partir do software ImageJ 1.46. Além disso, as glândulas de veneno foram pesadas em balanças de precisão de maneira individual. As variáveis (exceto o peso da glândula) foram representadas pelos resíduos de modelos de regressão linear, usados para reduzir os efeitos do tamanho do corpo (comprimento rostro-cloacal) das serpentes. Uma análise não paramétrica de Kruskal-Wallis, complementada com o teste *post hoc* de Dunn foi usada com o objetivo de analisar as diferenças morfométricas apresentadas pelos espécimes de *B. atrox* entre os habitats, enquanto uma Análise de Componentes Principais (PCA) foi realizada para diminuir a dimensionalidade dos dados, produzindo um número menor de variáveis para representar as variações entre os grupos. As análises morfométricas na cabeça das *B. atrox* deste estudo apresentaram diferenças significativas em sete das 14 variáveis analisadas. Diferenças significativas na largura e área da cabeça e glândulas de veneno foram mostradas, assim como diferenças de peso das glândulas de veneno. Todas as variações foram entre espécimes de várzea e áreas não inundáveis. Esses achados estão possivelmente relacionados a diferentes tipos de presas disponíveis nesses habitats, apesar da escassez de estudos sobre dieta dessa espécie em áreas de várzea. Portanto, neste estudo as jararacas de várzea apresentaram menor tamanho cabeça, assim como glândulas de veneno menores e mais leves em relação aos espécimes dos outros habitats amostrados (Florestal, Savana e Degradada), demonstrando uma variação intraespecífica na morfologia da cabeça entre espécimes de *B. atrox* de diferentes habitats da região Oeste do Pará.

Palavras-chave: Jararaca. Morfologia. Florestas inundáveis. Florestas não inundáveis.

ABSTRACT

Bothrops atrox (Viperidae) is a nocturnal venomous snake in its diet and habitat use. This species is widely distributed throughout the Amazon, inhabiting diverse habitat types such as floodplain areas, primary and secondary forests, savanas, and degraded areas. Studies have shown variation in the composition of venom in flooded forest specimens of floodplain, which is possibly an adaptation to types of prey in these areas. The availability and composition of prey are also expected to cause morphometric variations, especially determined by characters that are measured in the head. The objective of this study was to analyze the morphometric characteristics of *Bothrops atrox* venom head and glands among specimens of the different habitats of the western region of Pará. Specimens of várzea area collected in the Igarapé do Costa community were used for analysis Urucurituba and Santa Maria do Tapará in Santarém, Pará, and specimens of non-flooded areas from the Floresta Nacional do Tapajós in Belterra (Florestal), Alter do Chão (Savana), Santarém and Jatuarana (Degradada) communities in Oriximiná, Pará. We analyzed 107 adult specimens of *Bothrops atrox*, 54 males and 53 females, comprising 53 specimens of várzea and 54 of non - flooded forests. Data collection was carried out by means of photos of the dorsal region and right side of the head of all the specimens, and analyzed from the ImageJ 1.46 software. In addition, venom glands were weighed on precision scales individually. The variables (except gland weight) were represented by the residuals of linear regression models, used to reduce the effects of body size (face-cloacal length) of snakes. A non-parametric Kruskal-Wallis analysis, complemented with Dunn's *post hoc* test, was used to analyze the morphometric differences presented by *B. atrox* specimens among habitats, while a Principal Component Analysis (PCA) was performed for decrease the dimensionality of the data, producing a smaller number of variables to represent the variations between the groups. The morphometric analyzes in the head of *B. atrox* of this study showed significant differences in seven of the 14 variables analyzed. Differences in the width and area of the head and venom glands were shown, as well as differences in weight of venom glands. All variations were between wetland and non-wetland specimens. These findings are possibly related to the different types of prey available in these habitats, despite the scarcity of studies on the diet of this species in lowland areas. Therefore, in this study, flooded forests pitviper presented smaller head size, as well as smaller and lighter venom glands in relation to the specimens of the other sampled habitats (Forest, Savanna and Degraded), demonstrating an intraspecific variation in head morphology among specimens of *B. atrox* of different habitats of the western region of Pará.

Keywords: Pitviper. Morphology. Flooded forests. Non-flooded forests.

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	7
2.	OBJETIVOS	10
2.1	OBJETIVO GERAL	10
2.2	OBJETIVOS ESPECIFICOS	10
3.	MATERIAL E MÉTODOS	11
3.1	ÁREA DE ESTUDO	11
3.2	COLETA DE DADOS	12
3.2.1	Marcos anatômicos para análise em vista dorsal	13
3.2.2	Marcos anatômicos para análise em vista lateral	13
3.2.3	Análise de glândulas	14
3.3	ANÁLISE DE DADOS	14
4.	RESULTADOS	15
4.1	VARIAÇÕES MORFOMÉTRICAS E INTENSIDADE DAS RELAÇÕES DOS ESPÉCIMES COM OS HÁBITATS	15
4.2	VARIAÇÕES MORFOMÉTRICAS EXTERNAS DA CABEÇA	15
4.3	VARIAÇÕES MORFOMÉTRICAS DAS GLÂNDULAS DE VENENO	17
5.	DISCUSSÃO	21
6.	CONSIDERAÇÕES FINAIS	25
	REFERÊNCIAS	26
	APÊNDICE	30

1. INTRODUÇÃO

A família Viperidae é representada mundialmente por 344 espécies, das quais 31 ocorrem no Brasil (UETZ e HOŠEK, 2018). Os viperídeos brasileiros se distribuem em duas espécies para o gênero *Bothrocophias*, 27 para *Bothrops*, um para *Crotalus* e um para *Lachesis* (COSTA e BÉRNILS, 2018).

No gênero *Bothrops* existem quatro espécies com maior ocorrência para a Amazônia brasileira, sendo *Bothrops atrox* Linnaeus, 1758 (comboia; jararaca-do-norte; Surucucu em algumas áreas de várzea), *Bothrops bilineatus* Wied-Neuwied, 1821 (cobra papagaio; jararaca verde), *Bothrops brazili* Hoge, 1945 (jararaca vermelha) e *Bothrops taeniatus* Wagler, 1824 (jararaca cinza, jararaca-pintada, jararaca-estrela) (UETZ e HOŠEK, 2018). As espécies *B. bilineatus* e *B. taeniatus* possuem hábitos arbóreos e semi-arbóreos, tanto para juvenis quanto para adultos, enquanto, *B. atrox* e *B. brazili* possuem hábitos terrícolas com alguns casos de espécimes adultos empoleirados, com exceção de indivíduos jovens que podem ser encontrados com frequência sobre a vegetação em florestas não inundáveis, buscando maior proteção contra possíveis predadores (MARTINS e OLIVEIRA, 1998; TURCI et al., 2009; SANTOS-COSTA et al., 2015). Porém, durante coletas de campo em áreas de várzea, têm-se observado indivíduos de todas as faixas etárias de *B. atrox* sobre as árvores durante o inverno amazônico, período em que ocorrem as cheias dos rios e lagos, demonstrando um tipo de adaptação para sobrevivência nesse habitat.

Bothrops atrox é uma serpente endêmica da região Amazônica, possui reprodução vivípara com gestação de 4 a 5 meses (SILVA, 2015). As fêmeas apresentam ciclo reprodutivo considerado estendido, sendo registrados nascimentos em todos os meses do ano (não apresentando um período específico para reprodução). Por outro lado, os machos apresentam ciclo reprodutivo sazonal semi-crônico, pois apesar de apresentarem atividade testicular ao longo de todo o ano, a espermiogênese (etapa final da espermatogênese) só acontece no período chuvoso. Assim, a cópula de *B. atrox* em habitats naturais ocorre durante o inverno amazônico, porém a fecundação do óvulo, desenvolvimento embrionário e nascimento dos filhotes podem variar de acordo com a pluviosidade e escore corporal das fêmeas que podem fazer estocagem de espermatozoides (SANTOS-COSTA et al., 2015; SILVA, 2015).

A maioria dos indivíduos de *B. atrox* tem atividade noturna, porém encontros ocasionais com espécimes durante o dia são considerados normais. Possui alimentação generalista, no entanto, variação ontogênica na alimentação tem sido documentada. Jovens tendem a pregar em sua maioria animais ectotérmicos, enquanto, indivíduos adultos se

alimentam principalmente de animais endotérmicos (MARTINS e OLIVEIRA, 1998; OLIVEIRA, 2003; BISNETO, 2017; SILVA et al., 2017a). Tais características generalistas na alimentação permitem que *B. atrox* ocupe diversos tipos de habitats, o que pode facilitar a expansão da distribuição geográfica mesmo ao longo de paisagens heterogêneas (OLIVEIRA, 2003; SILVA et al., 2017a). De fato, *B. atrox* é amplamente distribuída por toda a Bacia Amazônica, e tende a ocupar uma ampla variedade de habitats com diferentes níveis de perturbação antropogênica, embora, densidades de indivíduos possam ser localmente limitadas por gradientes ambientais (FRAGA et al., 2013).

Devido sua ampla distribuição e abundância pela Amazônia, *B. atrox* é a serpente peçonhenta responsável pela maioria dos acidentes ofídicos na região Norte do Brasil, tendo o estado do Pará com maior número de casos (OLIVEIRA e MARTINS, 2001; BERNADES, 2011; BERNADES e GOMES, 2012; BRASIL, 2019). Por ser uma serpente de interesse médico, o veneno de *B. atrox* tem sido estudado de forma mais detalhada durante os últimos anos, apresentando variações intraespecíficas em sua composição quando comparado espécimes de várzea e de habitats não alagadiços (CALVETE et al., 2011; FREITAS-DE-SOUSA et al., 2015; SOUSA et al., 2017). A diferença na composição do veneno é relacionada principalmente a possíveis adaptações para predação de presas disponíveis em habitats de várzea, visto que variações sazonais alteram a composição de presas disponíveis entre áreas de florestas inundáveis e não inundáveis (PEREIRA et al., 2013; WALDEZ et al., 2013; DEBIEN, 2014).

A composição e a densidade de presas (pequenos mamíferos, répteis squamatas e anfíbios) varia ao longo da distribuição geográfica de *B. atrox* como resposta a fatores ecológicos e biogeográficos (MARTINS e OLIVEIRA, 1998; OLIVEIRA, 2003; BISNETO, 2017). Dessa forma, é esperado que essas serpentes possam evoluir caracteres morfológicos relacionados à caça, no sentido de otimizar o uso de recursos local ou regionalmente disponíveis. Em serpentes, a disponibilidade de presas tem sido identificada como determinante de variação em caracteres como tamanho da cabeça e tamanho da boca (SHINE, 1991; FORSMAN e SHINE, 1997; KING, 1997; MORAES, 2008; REIS et al., 2015).

Diferenças no tamanho da cabeça e da boca podem indicar relações ecomorfológicas importantes para as dinâmicas de populações e comunidades. Por exemplo, o tamanho da cabeça e a abertura total da boca podem limitar o tamanho de presas ingeridas, o que afeta relações de custo-benefício de forrageio, e potencialmente tem impacto direto sobre a funcionalidade desses predadores em escala de ecossistemas (SHINE, 1991; SILVA et al., 2017b; SILVA et al., 2017c). Essas diferenças morfométricas são esperadas para as jararacas

deste estudo, visto que a disponibilidade de habitats não alagados é consideravelmente reduzida nas áreas de várzea durante o inverno amazônico, o que força *B. atrox* a assumir um hábito de vida mais arborícola com possíveis adaptações morfológicas na cabeça para ingestão de presas disponíveis sobre as árvores durante o inverno amazônico (PEREIRA et al., 2013; WALDEZ et al., 2013).

Especificamente sobre serpentes peçonhentas, não se sabe se as glândulas de veneno também têm a morfologia alterada para adaptação a disponibilidade de presas, ou se a adaptação ocorre apenas em nível celular. Sabe-se que serpentes do gênero *Bothrops* apresentam um aparelho glandular formado por glândula principal, ducto primário, glândula acessória e ducto secundário (GOMES E PUORTO, 1993). As glândulas de veneno possui formato triangular, e o veneno total é secretado em sua maioria por células especializadas da glândula principal, que é ligada através dos ductos até as presas inoculadoras, que são utilizadas para injetar o veneno (MAKESY, 1991; GOMES E PUORTO, 1993; SAKAY, 2012; VALENTE et al., 2018). De forma geral, a quantidade de veneno produzida é proporcional ao tamanho da glândula de veneno (LEÃO et al., 2009), ou seja, o tamanho das glândulas podem ser fatores determinantes para eficácia na letalidade de presas disponíveis (PINHO e PEREIRA, 2001; FURTADO, 2006).

Na literatura consultada são escassos trabalhos com *B. atrox* para avaliação adaptativa de caracteres morfométricos em espécimes de diferentes habitats. Estudos dessa natureza podem contribuir para melhor conhecimento da ecomorfologia dessa espécie na região, podendo servir também de base para estudos que visem melhorar o tratamento de acidentados a partir do melhor conhecimento dessa espécie de interesse médico da Amazônia. Desta forma, a investigação sobre diferenças morfométricas da cabeça de *B. atrox*, e também em caracteres das glândulas de veneno entre espécimes de diferentes habitats torna-se necessária, para avaliar se assim como diferenças na composição do veneno também estão ocorrendo variações morfológicas em espécimes de *B. atrox* de diferentes habitats na região Oeste do Pará.

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Analisar as características morfométricas da cabeça de *Bothrops atrox*, entre espécimes dos diferentes habitats da região Oeste do Pará.

2.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Avaliar a intensidade das relações dos espécimes com os habitats, através da análise de influência do tamanho das serpentes sobre as variáveis para cada habitat amostrado da região Oeste do Pará;
- Analisar as variáveis externas da cabeça de *B. atrox* entre espécimes dos diferentes habitats da região Oeste do Pará;
- Analisar o tamanho (área) e peso das glândulas de veneno de *B. atrox* entre espécimes dos diferentes habitats da região Oeste do Pará.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDO

Os animais analisados são pertencentes à coleção Herpetológica do Laboratório de Pesquisas Zoológicas – LPZ da UNAMA – Centro Universitário da Amazônia em Santarém, Pará. Foram analisados um total de 107 espécimes adultos de *Bothrops atrox* com 53 espécimes de várzea e 54 de áreas não alagadiças, sendo 53 machos e 54 fêmeas, com tamanho mínimo de 530 mm para machos e 690 mm para fêmeas. Os espécimes são oriundos de diferentes localidades nos municípios de Belterra, Santarém e Oriximiná, na região Oeste do Pará, Brasil. Estas localidades incluem: **Floresta** (n=33): compreende uma área de terra firme (área não inundável) com floresta tropical densa em uma unidade de conservação (Floresta Nacional do Tapajós) no município de Belterra, Pará (S 03°68'33,10'' / W 55°07'73,90''). **Savana** (n=12): compreende uma área não inundável com vegetação esparsa, solo arenoso e seco na área de Alter-do-chão, Santarém, Pará (S 02°54'44,02'' / W 54°93'42,55''). **Degradada** (n=9): compreende uma área não inundável em sua maioria pastagem, antes mata tropical densa na comunidade de Jatuarana pertencente ao município de Oriximiná, Pará (S 01°67'68,28'' / W 55°72'65,85''). **Várzea** (n=53): compreende três áreas de planícies de inundação pelo rio Amazonas em períodos sazonais (inverno amazônico) sendo estas: comunidade Igarapé do Costa (S 02°25'32,25'' / W 54° 64'11,39''), comunidade Santa Maria do Tapará (S 02°34'27,35'' / W 54°55'60,89'') e comunidade de Urucurituba (S 02°25'63,40 / W 54°72'93,30''), todas pertencentes ao município de Santarém, Pará (**Figura 1**).

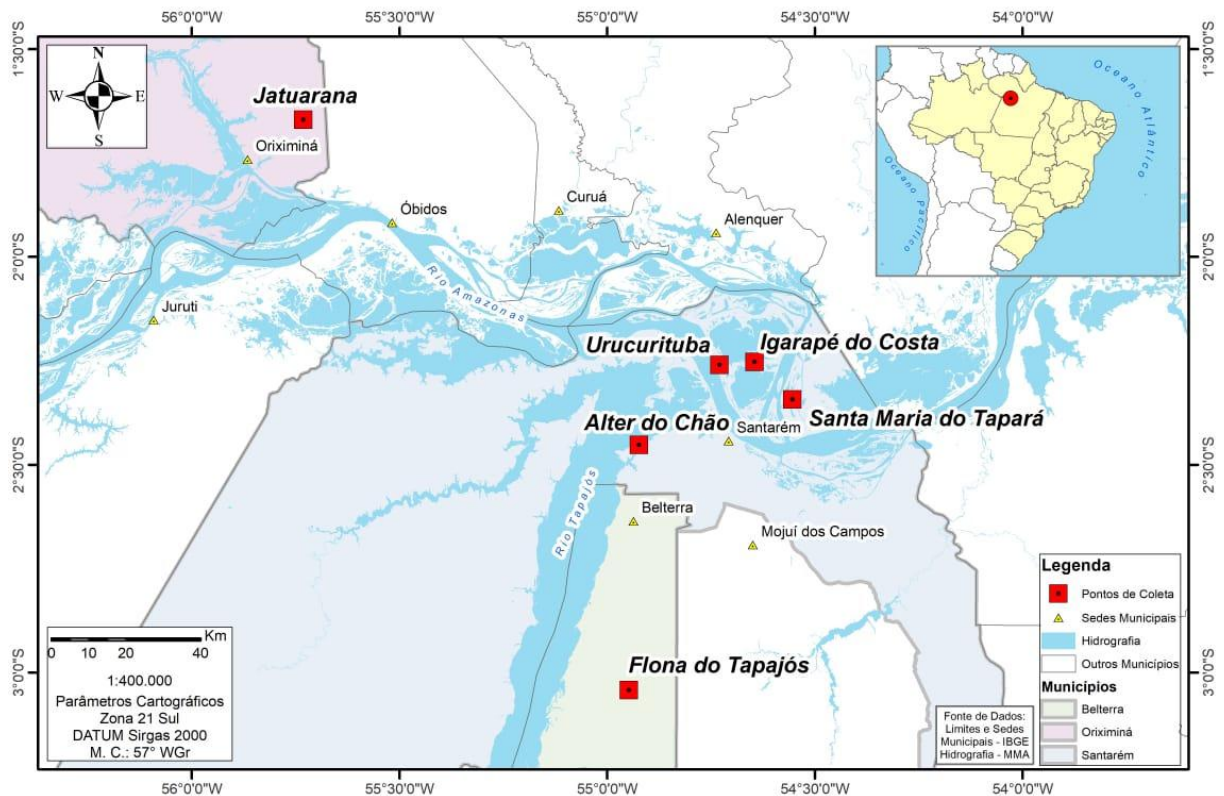


Figura 1. Localidades de coleta dos espécimes de *Bothrops atrox* analisados. Áreas de várzeas (planícies de inundação) - comunidade Igarapé do Costa, comunidade de Urucurituba, e Santa Maria do Tapará em Santarém, Pará. Áreas não inundáveis com espécimes da Flona do Tapajós, Belterra, Pará (Florestal), Alter do Chão, Santarém, Pará (Savana) e comunidade do Jatuarana em Oriximiná, Pará (Área Degradada).

O clima predominante nas áreas é do tipo Am (clima tropical com temperatura média anual superior a 18 °C) segundo dados de Köppen (Peel et al., 2007). Com duas estações bem definidas (Inverno e Verão Amazônico) sendo em média período chuvoso de dezembro a maio e período de estiagem de maio a novembro.

3.2 COLETA DE DADOS

A coleta de dados foi a partir de fotografias em vista dorsal e lateral da cabeça dos espécimes de *Bothrops atrox*, e as análises foram feitas através do software ImageJ 1.46 (disponível no endereço eletrônico <https://imagej.nih.gov/ij/>). Uma fita métrica foi usada para mensuração de comprimento rostró-cloacal (CRC). Neste estudo, foram consideradas 14 variáveis para análises da cabeça de *Bothrops atrox*, assim tomadas: largura da cabeça (LCA); comprimento da cabeça (CA); distância ocular-nasal (DON); distância ocular-loreal (DOL); distância loreal-nasal (DLN); distância rostral-labial (DRL); tamanho da boca (TB) e área dorsal da cabeça (ADC) (**Figura 2. A, B**). Foram tomadas também medidas de área (mm²) das glândulas direita em vista dorsal (GDVD); área da glândula esquerda em vista dorsal

(GEVD); área das glândulas direita em vista lateral (GDVL) e área das glândulas esquerda em vista lateral (GEVL) de cada espécime (**Figura 2. C, D**), além da pesagem da glândula direita (GDP) e glândula esquerda (GEP) de forma individual. Depois de fotografadas, as glândulas principais foram removidas com utilização de bisturi e pinça anatômica para pesagem de forma individual em balança de precisão com mínimo de 01 mg e máximo de 220 g. Foi considerada para análise de área e peso apenas a glândula principal, devido ser a principal responsável pela produção e armazenamento da peçonha do aparelho glandular.

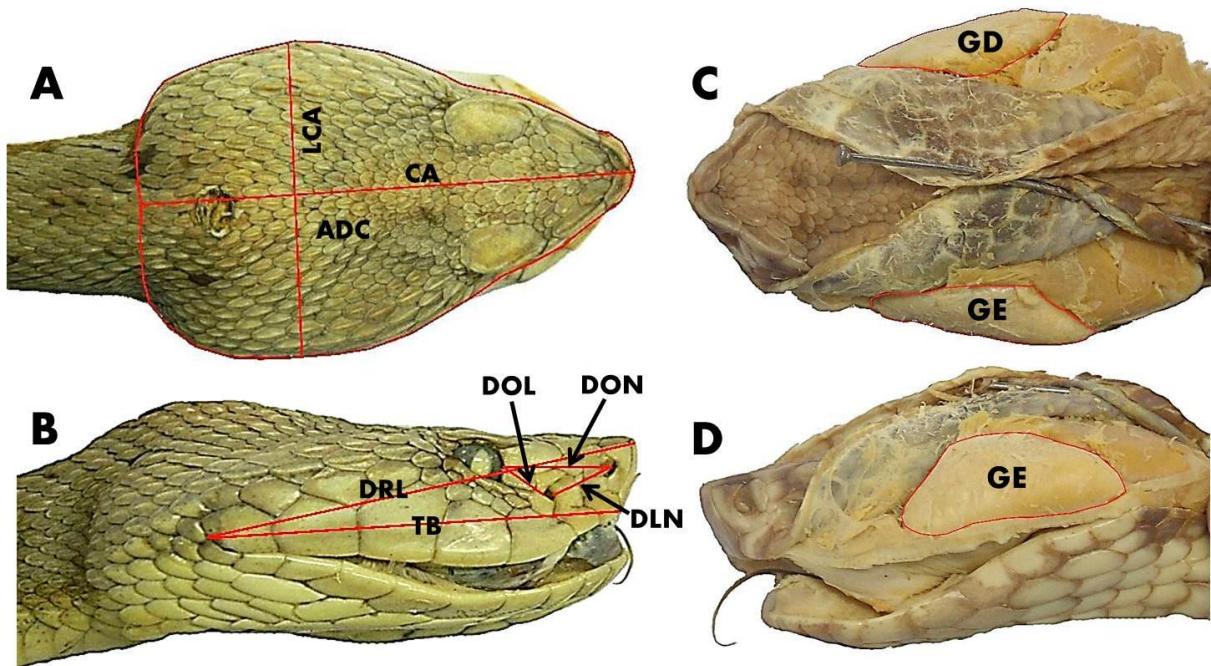


Figura 2. Variáveis morfométricas analisadas nos espécimes de *Bothrops atrox*. **A.** Vista dorsal da cabeça: largura da cabeça (LCA); comprimento da cabeça (CA); área dorsal da cabeça (ADC). **B.** Vista lateral da cabeça: distância ocular-nasal (DON); distância ocular-loreal (DOL); distância loreal-nasal (DLN); distância rostral-labial (DRL); tamanho da boca (TB). **C.** Glândulas em vista dorsal da cabeça: glândula direita (GD); glândula esquerda (GE). **D.** Glândula em vista lateral da cabeça: Glândula esquerda (GE).

3.2.1 Marcos anatômicos para análise em vista dorsal

1. Largura da cabeça (LCA): medida da linha da comissura labial esquerda à comissura labial direita, considerando a parte mais larga da cabeça do espécime;
2. Comprimento da cabeça (CA): medida da escama rostral até a linha do quadrado mandibular.

3.2.2 Marcos anatômicos para análise em vista lateral

1. Distância ocular-nasal (DON): medida da extremidade inferior da escama pré-ocular superior até a borda esquerda do orifício nasal;

2. Distância ocular-loreal (DOL): medida da extremidade inferior da escama pré-ocular superior até a borda medial esquerda do orifício loreal;
3. Distância loreal-nasal (DLN): medida da borda medial direita do orifício loreal até a borda medial esquerda do orifício nasal;
4. Distância rostral-labial (DRL): medida da extremidade da escama rostral até a comissura labial.
5. Tamanho da boca (TB): medida da extremidade inferior da escama rostral até a comissura labial.

3.2.3 Análise de glândulas

Para fotografia e análise das glândulas, a pele foi cortada em ambos os lados, na região da base da supralabial seguindo até a linha do quadrado mandibular, abrindo em sentido dorsal até a glândula principal ficar exposta. O músculo compressor que recobre parte da glândula principal foi removido para que a glândula ficasse totalmente exposta para fotografia. Após a fotografia das glândulas direita e esquerda, estas foram removidas com utilização de bisturi e pinça anatômica para pesagem em balança de precisão. Foi considerada para análise de área apenas a glândula principal, onde se localiza a cavidade principal do aparelho glandular para secreção e armazenamento do veneno total.

3.3 ANÁLISE DE DADOS

Os efeitos do tamanho corpóreo (CRC) sobre as variáveis de morfologia externa e a área das glândulas foram reduzidos por meio de modelos de regressão linear simples. Os coeficientes dessa regressão foram utilizados para avaliação da intensidade das relações dos espécimes com os habitats. Os resíduos dessas regressões foram utilizados para representar as variáveis morfométricas nos testes não paramétricos, com exceção de peso das glândulas, para a qual foram utilizados valores brutos. Não foi possível analisar os efeitos do peso do corpo sobre o peso das glândulas porque parte do material analisado já havia sido dissecado. Testes não-paramétricos de Kruskal-Wallis complementados com testes *post hoc* de Dunn foram utilizados para avaliar diferenças nos valores de cada variável entre os habitats. Foi utilizado também uma Análise de Componentes Principais (PCA) para reduzir a dimensionalidade dos dados e produzir um número menor de variáveis independentes para representar a variação morfométrica entre os espécimes dos diferentes tipos de habitats. O teste de hipótese não paramétrico de Kruskal-Wallis complementados com testes *post hoc* de Dunn também foi utilizado para testar diferenças nos escores gerados pelo primeiro componente principal entre

os habitats. Todas as análises foram realizadas com auxílio do Software PAST 3.17. Foram consideradas diferenças significativas para valores de $p < 0,05$.

4. RESULTADOS

4.1 VARIAÇÕES MORFOMÉTRICAS E INTENSIDADE DAS RELAÇÕES DOS ESPÉCIMES COM OS HÁBITATS

Os espécimes de *Bothrops atrox* deste estudo apresentaram diferenças significativas entre os habitats em sete das 14 variáveis analisadas, mostrando diferenças para LCA ($X^2 = 7.855$, $p=0,04$), ADC ($X^2 = 9.099$, $p=0,02$), GEVD ($X^2 = 10.38$, $p=0,01$), GDVL ($X^2 = 13.95$, $p=0,002$), GEVL ($X^2 = 7.823$, $p=0,04$), GDP ($X^2 = 14.41$, $p=0,002$) e GEP ($X^2 = 16.65$, $p=0,0008$). Houve influência positiva do tamanho (CRC) das serpentes sobre todas as variáveis analisadas, demonstrando diferenças na intensidade das relações dos espécimes entre habitats através dos valores de r^2 (**Tabela 1**).

Tabela 1. Coeficientes de regressão linear em função do comprimento rostro-cloacal (CRC) para variáveis de comprimento (mm) e área (mm²) em espécimes de *Bothrops atrox* nos diferentes tipos de habitats.

Variáveis	Áreas (Habitats)			
	Várzea	Florestal	Savana	Degradada
Largura da cabeça (LCA)	$p < 0,001$; $r^2 = 0,629$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,765$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,953$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,795$
Comprimento da cabeça (CA)	$p < 0,001$; $r^2 = 0,725$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,845$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,945$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,818$
Distância ocular nasal (DON)	$p < 0,001$; $r^2 = 0,446$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,788$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,928$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,766$
Distância ocular loreal (DOL)	$p < 0,001$; $r^2 = 0,562$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,754$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,872$	$p = 0,005$; $r^2 = 0,690$
Distância loreal nasal (DLN)	$p < 0,001$; $r^2 = 0,248$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,730$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,897$	$p = 0,011$; $r^2 = 0,620$
Distância rostral labial (DRL)	$p < 0,001$; $r^2 = 0,577$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,812$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,941$	$p = 0,006$; $r^2 = 0,681$
Tamanho da boca (TB)	$p < 0,001$; $r^2 = 0,669$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,776$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,932$	$p = 0,003$; $r^2 = 0,730$
Área dorsal da cabeça (ADC)	$p < 0,001$; $r^2 = 0,731$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,852$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,889$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,863$
Glândula direita em vista dorsal da cabeça (GDVD)	$p < 0,001$; $r^2 = 0,372$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,663$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,745$	$p = 0,006$; $r^2 = 0,680$
Glândula esquerda em vista dorsal da cabeça (GEVD)	$p < 0,001$; $r^2 = 0,283$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,650$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,841$	$p = 0,005$; $r^2 = 0,697$
Glândula direita em vista lateral da cabeça (GDVL)	$p < 0,001$; $r^2 = 0,623$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,672$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,845$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,484$
Glândula esquerda em vista lateral da cabeça (GEVL)	$p < 0,001$; $r^2 = 0,496$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,776$	$p < 0,001$; $r^2 = 0,812$	$p = 0,024$; $r^2 = 0,538$

4.2 VARIAÇÕES MORFOMÉTRICAS EXTERNAS DA CABEÇA

Nas análises morfométricas externas e comparação entre os habitats, os espécimes de *B. atrox* apresentaram diferenças significativas apenas em LCA e ADC. De modo geral, foram detectadas diferenças morfométricas entre habitats inundáveis (várzea) e não inundáveis (floresta, Savana e área degradada). Para LCA os espécimes de várzea demonstraram menor tamanho em relação aos espécimes de área degradada ($p=0,04$) (**Figura**

3. A), enquanto para ADC as análises demonstraram espécimes de jararacas de várzea com área dorsal da cabeça menor com relação a espécimes de Savana ($p=0,006$) e área Degradada ($p=0,02$) (Figura 3. H). Não houve diferenças significativas nas variáveis externa entre os três habitats não inundáveis.

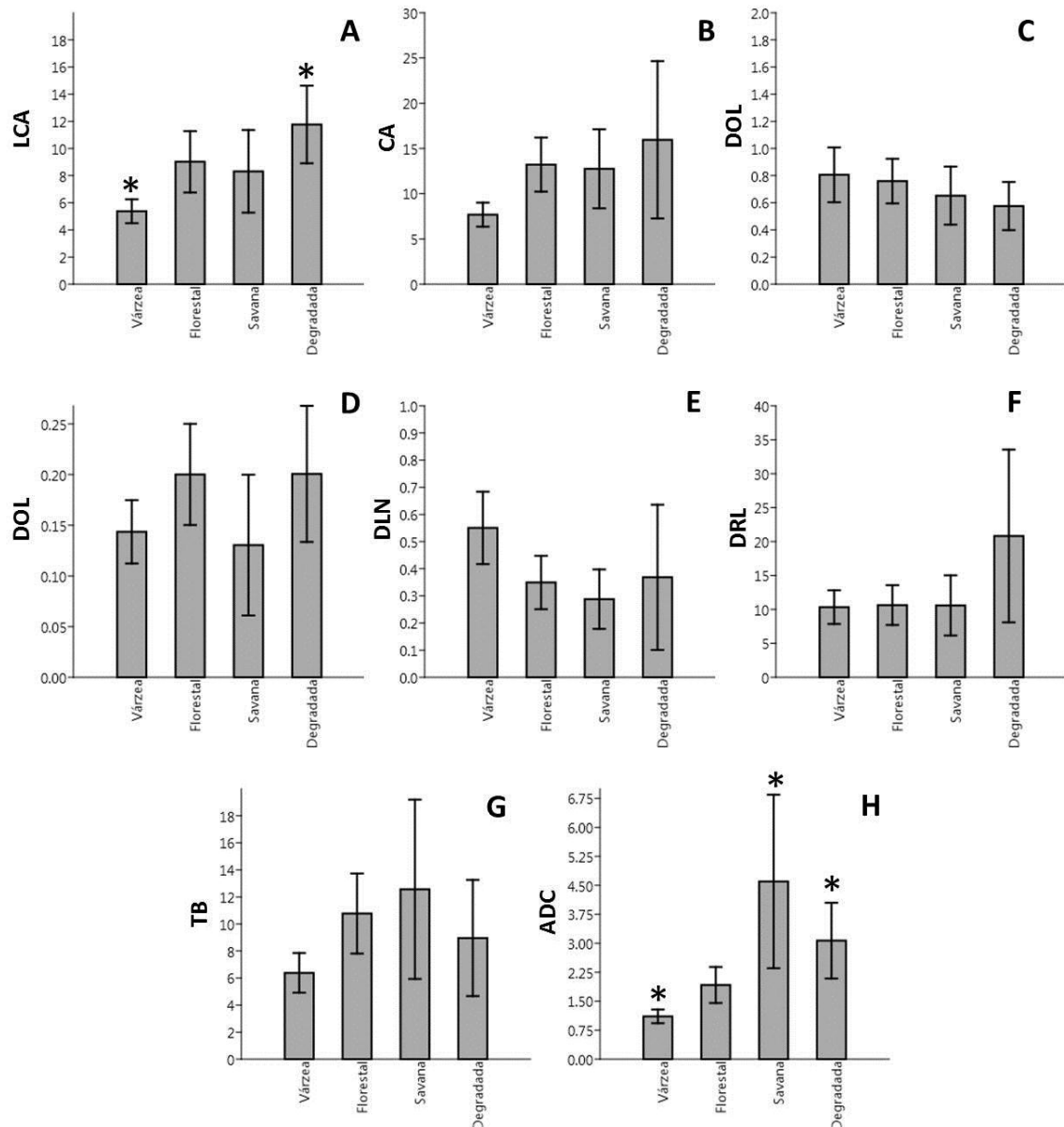


Figura 3. Diferenças em variáveis morfométricas de *Bothrops atrox* entre diferentes tipos de habitats. **A.** largura da cabeça (LCA) (Várzea x Degradada: $p=0,04$); **B.** comprimento da cabeça (CA); **C.** distância ocular-nasal; **D.** (DON); distância ocular-loreal (DOL); **E.** distância loreal-nasal (DLN); **F.** distância rostral-labial (DRL); **G.** tamanho da boca (TB); **H.** área dorsal da cabeça (ADC) (Várzea x Savana: $p=0,006$; Várzea x Degradada: $p=0,02$). *Variáveis que apresentaram diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os habitats.

4.3 VARIAÇÕES MORFOMÉTRICAS DAS GLÂNDULAS DE VENENO

As análises de variância não paramétricas demonstraram variações em três das quatro variáveis analisadas de área (mm^2) das glândulas de veneno sendo, GEVD, GDVL e GEVL. Para GEVD os espécimes de várzea apresentaram menor tamanho com relação aos espécimes de área florestal ($p=0,02$), savana ($p=0,003$) e degradada ($p=0,03$) (**Figura 4. B**), assim como para GDVL com espécimes de várzea apresentando menor tamanho comparado aos outros três tipos de habitats, sendo florestal ($p=0,003$), savana ($p=0,02$) e degradada ($p=0,03$) (**Figura 4. C**) e para GEVL os espécimes de várzea tiveram menor tamanho comparado aos espécimes de savana ($p=0,03$) e degradada ($p=0,03$) (**Figura 4. D**). Assim como nas análises externas não houve diferenças significativas entre os espécimes de floresta, savana e degradada.

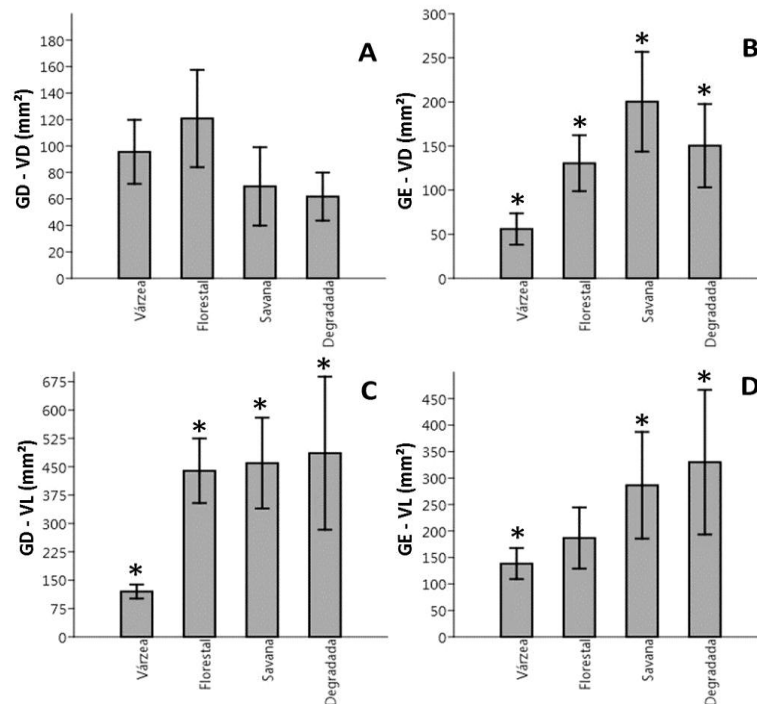


Figura 4. Comparação de área das glândulas direita e esquerda de espécimes de *Bothrops atrox* entre habitats. **A.** Glândula direita em vista dorsal da cabeça (GD-VD). **B.** Glândula esquerda em vista dorsal da cabeça (GE-VD) Várzea x Florestal $p=0,02$; Várzea x Savana $p=0,003$; Várzea x Degradada $p=0,03$. **C.** Glândula direita em vista lateral da cabeça (GD-VL) Várzea x Florestal $p=0,0007$; Várzea x Savana $p=0,02$; Várzea x Degradada $p=0,03$. **D.** Glândula esquerda em vista lateral da cabeça (GE-VL) Várzea x Savana $p=0,03$; Várzea x Degradada $p=0,03$. * Variáveis que apresentaram diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os habitats.

No que se refere ao peso, foram encontradas diferenças significativas nas duas variáveis analisadas corroborando com as diferenças entre os habitats alagadiços e não alagadiços nas análises morfométricas externas e de área das glândulas de veneno. Em glândula direita os espécimes de várzea tiveram menor peso em relação aos espécimes de Savana ($p=0,0001$) e área degradada ($p=0,0003$) (**Figura 5. A**), enquanto para glândula

esquerda os espécimes de várzea apresentaram menor peso em relação aos espécimes de área Florestal ($p=0,03$), Savana ($p=0,000005$) e área Degradada ($p=0,002$) (**Figura 5. B**).

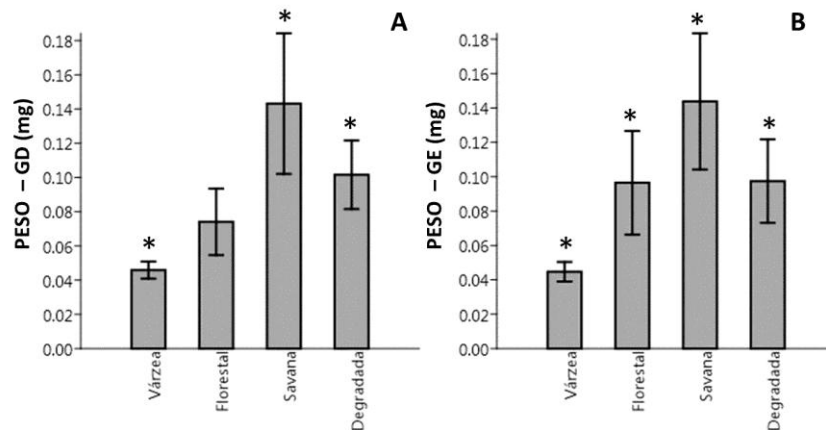


Figura 5. Comparação de peso das glândulas de veneno entre diferentes tipos de habitats. A. Diferenças de peso (mg) entre as glândulas direita (GD) (Várzea X Savana: $p=0,0001$; Várzea X área Degradada: $p=0,0003$). B. Diferenças de peso entre as glândulas esquerda (GE) (Várzea X Florestal: $p=0,03$; Várzea X Savana: $p=0,000005$; Várzea X área degradada: $p=0,002$). *Variáveis que apresentaram diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os habitats.

A análise de Componentes Principais baseada em resíduos de regressões lineares resumando as 12 variáveis morfométricas produziram primeiro e segundo componentes principais que capturaram aproximadamente 85% da variação morfométrica observada (PCA 1 = 67%). Uma análise visual da distribuição de espécimes ao longo dos eixos PCA (**Figura 6**) revelou agrupamentos distintos, os quais foram definidos principalmente pelas glândulas de veneno direita e esquerda em vista lateral (84 e 46%, respectivamente), ao longo do primeiro eixo, enquanto a variação capturada pelo segundo eixo esteve principalmente associada à glândula esquerda (87%).

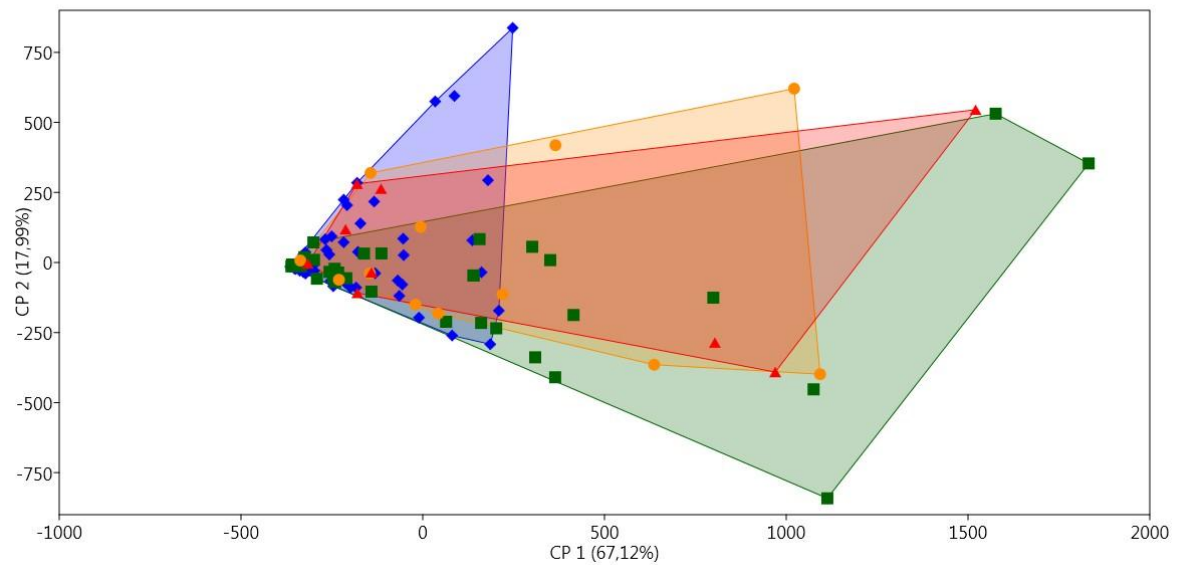


Figura 6. Distribuição de 107 espécimes de *B. atrox* ao longo do primeiro e segundo componentes principais gerados da Análise de Componentes Principais (PCA) a partir de 12 variáveis através de análises de resíduos das regressões em relação ao comprimento rostro-cloacal (CRC). Formato diamantes azul = espécimes de Várzea; quadrados verdes = espécimes de área Florestal; Bolas alaranjadas = espécimes de Savana; triângulos vermelhos = espécimes de área Degradada.

Tabela 2. Cargas dos seis primeiros componentes principais de uma Análise de Componentes Principais (PCA), baseada em 12 variáveis morfológicas. Abreviaturas: Largura da cabeça (LCA); comprimento da cabeça (CA); distância ocular-nasal (DON); distância ocular-loreal (DOL); distância loreal-nasal (DLN); distância rostral-labial (DRL); tamanho da boca (TB); área dorsal da cabeça (ADC); glândula direita em vista dorsal (GDVD); glândula esquerda em vista dorsal (GEVD); glândula direita em vista lateral (GDVL); glândula esquerda em vista lateral (GEVL).

Variáveis	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5	PC 6
LCA	0.00107	0.00446	0.00245	0.00809	0.06923	0.34605
CA	-0.00167	0.00017	-0.00761	0.00744	0.11097	0.88326
DON	-0.00016	-0.93248	0.81263	0.00201	0.04281	-0.01540
DOL	-0.00782	0.92728	0.25186	-0.07916	0.00714	-0.00179
DLN	-0.00018	0.00012	0.98792	0.00060	0.01964	-0.00612
DRL	0.00041	-0.00048	-0.00648	0.01172	0.91407	-0.21463
TB	0.00142	0.00392	-0.00293	0.01539	0.38020	0.19234
ADC	0.00109	0.53924	0.00079	0.00274	0.01285	0.12893
GDVD	0.16907	-0.17212	0.78081	-0.57596	0.01654	0.01028
GEVD	0.21010	0.00128	0.55082	0.80760	-0.01054	-0.00530
GDVL	0.84120	-0.45305	-0.29464	-0.01717	-0.00201	0.00052
GEVL	0.46866	0.87469	0.00023	-0.12351	0.00065	-0.00062
Total Var. %	67.120	17.992	10.486	4.122	0.121	0.084

A formação de agrupamentos de espécimes detectada pela PCA foi estatisticamente sustentada ($p < 0,04$ em todos os casos) por diferenças significativas nos escores produzidos

pelo primeiro eixo (**Figura. 7**), enquanto entre o segundo eixo de componentes principais nenhuma diferença significativa entre os habitats foi detectada ($p > 0,05$ em todos os casos).

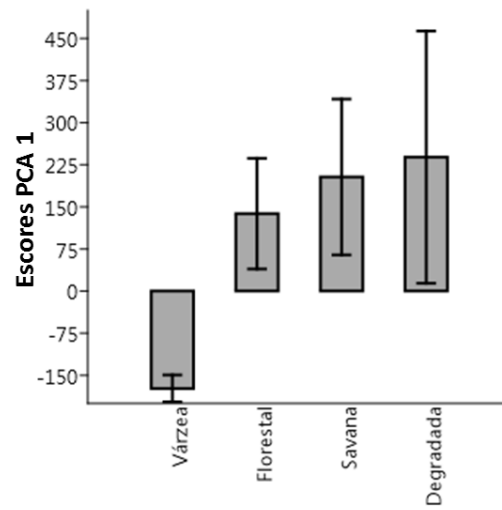


Figura 7. Diferenças nos escores produzidos pelo primeiro componente principal através da Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando diferenças entre os tipos de habitats.

5. DISCUSSÃO

As análises morfométricas deste estudo demonstram variações no tamanho da cabeça, assim como diferenças no tamanho e peso das glândulas de veneno entre espécimes de *B. atrox* de áreas alagadiças (Várzea) e não alagadiças (Florestal, Savana e Degradada) da região Oeste do Pará. Essas variações morfométricas podem estar diretamente relacionadas a diferenças na dieta e hábitos arborícolas para espécimes jararacas de várzea, devido às enchentes sazonais que alteram o ambiente e influenciam para diferenças na composição de presas (anfíbios, pequenos mamíferos e lagartos) entre áreas alagadiças e não alagadiças (PEREIRA et al., 2013; WALDEZ et al., 2013, DEBIEN, 2014).

As diferenças de intensidade nas relações dos espécimes com os habitats também podem estar diretamente relacionadas à variação do ambiente e diferenças na composição de presas entre os habitats. As relações foram mais fortes para a savana, degradada e floresta respectivamente e mais fracas para várzea (valores de r^2 na Tabela 1), mostrando que o crescimento alométrico pode ser diferente entre os habitats. Desta forma, mostra que as relações entre o consumo de energia e a produção de tecidos podem variar entre os habitats, possivelmente devido a diferenças na qualidade nutricional de presas ocasionado por diferenças na composição alimentar entre habitats alagados e não alagados (PEREIRA et al., 2013; WALDEZ et al., 2013).

Diferenças nos tipos e tamanho de presas são fatores determinantes para variações morfométricas no tamanho da cabeça em serpentes (SHINE, 1991; ARNOLD, 1993, SILVA et al., 2017c). Moraes (2008) relata diferenças no comprimento da cabeça entre espécimes de *Bothrops jararaca* de área de altitude e área litorânea no Estado do São Paulo. O autor atribui essas variações morfométricas a maior predação de mamíferos por *B. jararaca* de área de altitude em relação à população litorânea, devido menor disponibilidade de animais ectotérmicos na área de altitude pela menor temperatura nessa área. Assim como em *B. jararaca*, adaptações morfométricas da cabeça de *B. atrox* para ingestão de diferentes tipos de presas podem ter ocorrido nos espécimes analisados neste estudo, porém, não pelas variações de temperaturas entre os habitats, visto que escala espacial entre as áreas é pequena, e sim pelas enchentes sazonais em áreas de várzea durante o inverno amazônico.

O alagamento sazonal nas áreas de várzea possivelmente seleciona indivíduos com baixa adaptação a vida semiaquática e arborícola (WALDEZ et al., 2013). Aparentemente, existe uma variação nos tipos de presas em habitats alagadiços e não alagadiços (PERREIRA et al., 2013; WALDEZ et al., 2013, DEBIEN, 2014), onde a menor variabilidade nos tipos de presas pode causar determinações direcionais em jararacas de várzea para predação de grupos

específicos disponíveis de maior abundância nesse hábitat, podendo ser fatores determinantes para a variação morfométrica no tamanho da cabeça dos espécimes de *B. atrox* relatados neste estudo. Forman e Shine (1997) corroboram que o tamanho das presas disponíveis pode induzir para o aumento ou diminuição do tamanho da cabeça em serpentes de diferentes áreas.

Diversos estudos relatam dieta dos espécimes de *B. atrox* em habitats não alagadiços, e mostram que a relação tamanho da serpente e presas são bem correlacionadas (MARTINS e OLIVEIRA, 1998; OLIVEIRA, 2003; BISNETO, 2017; SILVA et al., 2017a). No entanto, a escassez de trabalhos sobre dieta de *B. atrox* em áreas de várzea durante o inverno amazônico, ou mesmo durante o período de estiagem dificultam em parte a discussão das variações morfométricas da cabeça mostradas neste trabalho.

Estudos demonstram possíveis tipos de presas para *B. atrox* com maior disponibilidade nos habitats de várzea. Anfíbios anuros e lagartos pertencentes às famílias Hylidae, Leptodactylidae, Dactyloidae e Sphaerodactylidae são relatados com maior abundância para as áreas de várzea por apresentarem características escansoriais, com capacidade de vida terrestre e arbórea de acordo com a necessidade (WALDEZ et al., 2013, DEBIEN, 2014; RAMALHO et al., 2016). Além de espécies de lagartos Teiidae, principalmente *Kentropyx altamazonica* com relatos de vários espécimes vivendo sobre ilhas de macrófitas e troncos flutuantes durante o inverno amazônico (ver Avila-Pires, 1995).

Quanto as presas endotérmicas, ainda são poucos os trabalhos com pequenos mamíferos não-voadores em várzea amazônica. Patton et al., (2000) e Pereira et al., (2013) mostram uma menor riqueza de pequenos mamíferos não-voadores para várzea em relação a áreas não alagadas, com uma ausência de espécies estritamente terrestres e dominância de espécies arbóreas e semiaquática, principalmente marsupiais aparentemente mais robustos com uma biomassa relativa duas vezes maior que indivíduos de áreas não alagadas. Desta forma, 13 espécies são relatadas para várzea, onde três são exclusivas desses habitats alagadiços (*Gracilinanus agilis*, *Holochilus sciureus* e *Makallata didelphoides*). Áreas não alagadas são relatadas com 16 espécies, com uma distribuição mais equilibrada de marsupiais e roedores, sendo seis espécies exclusivas desses habitats (*Metachirus nudicaudatus*, *Oecomys paricola*, *Oligoryzomys fornesi*, *Pseudoryzomys simplex*, *Rhipidomys ipukensis* e *Proechimys roberti*) (PEREIRA et al., 2013).

Devido o alagamento sazonal e vida arborícola para jararacas de várzea, torna-se viável a possibilidade de predominância na predação de anfíbios anuros e lagartos (presas ectotérmicas) por espécimes adultos de *B. atrox* durante inverno amazônico. Em geral, sobre as árvores os espécimes de jararacas retêm as presas capturadas até a ação do veneno matá-las

para depois ingeri-las (MARQUES et al., 2002), porém, esse hábito de pretório sobre a vegetação durante o inverno pode limitar a predação de presas maiores endotérmicas. Presas maiores de pequenos mamíferos podem ocasionar ferimentos graves através de mordidas e arranhões no espécime predador durante a retenção, visto que, o rastro químico comumente utilizado em florestas não alagadas para evitar esse combate com a presa pode ser restringido nesse hábitat arbóreo (MARQUES et al., 2002).

Martins e colaboradores (2002) mostram uma forte correlação positiva entre a proporção de anuros na dieta de indivíduos de jararacas adultas encontradas sobre a vegetação. Porém, essa possível dieta pode interferir na qualidade nutricional de jararacas adultas pela possibilidade de menor taxa energética adquirida na predação desses animais ectotérmicos em relação a presas endotérmicas (pequenos mamíferos, principalmente roedores) preferencialmente ingeridas por espécimes adultos de *B. atrox* em áreas não alagadas (MARTINS e OLIVEIRA, 1998; OLIVEIRA, 2003; BISNETO, 2017), o que poderia justificar a variação na intensidade das relações entre os hábitats.

Essa possível diferença na dieta pode ser determinante para variações morfométricas no tamanho da cabeça de *B. atrox* deste estudo, visto que anuros e lagartos são geralmente presas menores que pequenos mamíferos comumente predados por jararacas de áreas não alagadas (MARTINS et al., 2002; OLIVEIRA, 2003). Além disso, deve-se considerar também o menor tamanho corporal para os espécimes de *B. atrox* de várzea, essas características podem ser favoráveis para melhor locomoção sobre a vegetação (MARTINS et al., 2001; MARTINS et al., 2002), e conseqüentemente com menor tamanho corporal, apresentam menor tamanho da cabeça, visto que esta variável possui uma relação significativa com o CRC como mostra este estudo (**Tabela 1**).

Nas análises realizadas por Sousa e colaboradores (2017) para avaliar a composição do veneno de *B. atrox*, foram relatadas diferenças entre jararacas de várzea e hábitats não alagadiços da região Oeste do Pará, não sendo relatadas diferenças entre espécimes dos hábitats não alagadiços. A comparação de hábitats entre variações na composição do veneno relatada por Sousa e colaboradores (2017) e as variações na morfometria de *B. atrox* no presente trabalho, são importantes para enfatizar que os tipos de presas associado às mudanças sazonais nos hábitats podem ser os fatores para as variações entre os indivíduos dessa espécie na região. Visto que, ambos os estudos é relatado diferenças entre espécimes de várzea e hábitats não alagadiços, principalmente para as glândulas de veneno, demonstrando aparentemente que o tamanho e massa das glândulas podem estar bem correlacionados com as variações na composição do veneno entre os diferentes tipos de hábitats.

Na literatura consultada ainda são escassos estudos sobre análises morfométricas de glândulas de veneno, o que dificulta possíveis comparações com os resultados apresentados neste estudo. No entanto, vários estudos têm sido realizados focando em análises morfofisiológicas de células das glândulas principais, e também para outras regiões do aparelho glandular como é o caso dos trabalhos de Sakai e colaboradores, (2017), e Valente e colaboradores (2018) que analisaram glândula acessória e ducto primário, respectivamente. Ademais, Faria e Brites (2003) relatam que serpentes com cabeças maiores possivelmente apresentarão glândulas de veneno maiores, confirmado com a análise de regressão linear deste estudo que mostrou relação positiva do tamanho (CRC) das serpentes para todas as variáveis de área (mm²) das glândulas de veneno (**Tabela 1**).

Sabe-se que a quantidade de veneno inoculado na presa vai depender do tamanho da serpente, quanto maior a quantidade de veneno inoculado na vítima mais grave serão os sintomas apresentados (PINHO e PEREIRA, 2001; LEÃO et al., 2009). Desta forma, os espécimes de várzea apresentando menor tamanho (área) das glândulas de veneno, possivelmente apresentam também menor quantidade de veneno total, podendo influenciar diretamente para variações na composição do veneno (SOUSA et al., 2017), no sentido de compensar essa menor quantidade de veneno produzida e sustentar o sucesso na caça/predação de presas disponíveis para alimentação desses espécimes de jararacas de várzea.

As variações entre os habitats mostradas pelo teste de hipótese com os escores produzidos no primeiro eixo da Análise de Componente principais (PCA) corrobora com as diferenças entre os habitats de várzea e os habitats florestal, savana e degradada, tendo as glândulas de veneno como as principais variáveis para as diferenças morfométricas entre os grupos (**Tabela 2**). Desta forma, acredita-se que as variações entre espécimes de *B. atrox* dos habitats alagadiços e não alagadiços possivelmente estão relacionadas aos tipos de presas disponíveis associados à adaptação à vida arbórea em áreas de várzea, visto que ainda não se sabe ao certo o que os espécimes de jararacas de várzea se alimentam durante o período do inverno amazônico (período em que ficam sobre as árvores). Estudos futuros sobre dieta de *B. atrox* de várzea, principalmente durante o inverno amazônico poderão contribuir para melhor entendimento das variações morfométricas apresentadas entre espécimes de diferentes habitats da região Oeste do Pará.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com base nos resultados apresentados neste estudo, pode-se dizer que os espécimes de *Bothrops atrox* das áreas amostradas apresentam variações morfométricas entre espécimes de habitats alagadiços (Várzea) e não alagadiços (Florestal, Savana e área Degradada). Os espécimes de várzea apresentam menor tamanho da cabeça, assim como menor tamanho e peso das glândulas de veneno em relação aos espécimes de áreas não alagadiças. Apresentam também diferenças de intensidade das relações dos espécimes com os habitats. Essas variações são possivelmente adaptações ao tipo de habitat, relacionadas principalmente a variações na composição de presas e a vida arborícola dessas serpentes em florestas de várzea durante o inverno Amazônico. Portanto, este estudo demonstrou que espécimes de *B. atrox* de diferentes habitats da região Oeste do Pará possuem variações intraespecíficas na sua morfometria da cabeça, contribuindo para uma melhor compreensão da ecomorfologia dessa espécie de interesse médico da Amazônia.

REFERÊNCIAS

- ARNOLD, S. T. Foraging theory and prey-size-predation-size relations in Snakes. **Snakes ecology and behavior**, Oregon, p. 87-115, 1993.
- AVILA-PIRES, T.C.S. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). **Zoologische Verhandelingen**, Museu Paraense E. Goeldi/DZO, Belém, Pará, Brasil. 706 p, 1995.
- BERNARDE, P. S. Mudanças na classificação de serpentes peçonhentas brasileiras e suas implicações na literatura médica. **Gazeta médica da Bahia**, Bahia, v. 81, n. 1, p. 55-63, 2011.
- BERNARDES, P. S.; GOMES, J. O. Serpentes peçonhentas e ofidismo em Cruzeiro do Sul, Alto Juruá, Estado do Acre, Brasil. **Acta amazônica**, v. 42 n. 1, p. 65–72, 2012.
- BISNETO, P. F. G. Biologia reprodutiva e alimentar de *Bothrops atrox* (Serpentes, Viperidae) nas regiões central da Amazônia, 2017, 35f. Dissertação de Mestrado, Programa de pós-graduação em diversidade Biológica. Universidade Federal do Amazonas, Manaus. 2017.
- BRASIL. Ministério da saúde. Secretaria de Vigilância em Saúde. Departamento de Vigilância Epidemiológica. Sistema de Informação de Agravos de Notificação – SINAN. Disponível em: <http://portalsinan.saude.gov.br/>. Acesso em 10 fev. 2019.
- CALVETE, J. J.; SANZ, L.; PÉREZ, A.; BORGES, A.; VARGAS, A. M.; LOMONTE, N., ÂNGULO, Y.; GUTIERREZ, J. M.; CHALKIDIS, H. M.; MOURÃO, R. H. V.; FURTADO, M. F. D.; MOURA-DA-SILVA, A. M. Snake Population venomics and antivenomics of *Bothrops atrox*: Paedomorphis malong its transamazon and ispersal and implications of geographic venom variability on snakebite management, **Journal of proteomics**, v.74. n.1, p. 510–527, 2011.
- COSTA, H. C.; BÉRNILS, R. S. Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: Lista de espécie, **Herpetologia brasileira**, v.7, n.1, p. 11-57, 2018.
- DEBIEN, Y. V. Influência de variáveis ambientais e geográficas na estruturação da comunidade de répteis squamata em florestas de várzea e terra firme na região do médio rio Solimões, Amazonas, Brasil. 2014, 53 F. Dissertação de Mestrado, pós-graduação em diversidade biológica, Universidade da Amazônia, UFAM, Manaus, Amazonas, 2014.
- FARIA, R. G.; BRITES, V. L. C. Aspectos taxonômicos e ecológicos de *Bothrops moojeni* hoge, 1966 (Serpentes, Crotalinae) do triângulo e Alto Paranaíba, Minas gerais, Brasil. **São Cristóvão**, Sergipe, v. 3, n. 2, p. 25-32, 2003.
- FERREIRA, T.; RASBAND, W. ImageJ User Guide, 2012. Disponível em: <https://imagej.nih.gov/ij/docs/guide/user-guide.pdf>. Acesso em Setembro de 2017.
- FORSMAN, A.; SHINE, R. Rejection of non-adaptive hypotheses for intraspecific variation in trophic morphology in gape-limited predators. **Biological Journal of Linnean Society**, v. 62, n. 1. p. 209-228, 1997.
- FRAGA, R.; MAGNUSSON, W. E.; ABRAHÃO, C. R.; SANAIOTTI, T.; LIMA, A. P. Habitat Selection by *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae) in Central Amazonia, Brazil. **Copeia**, n. 4, p. 684-690, 2013.

- FREITAS-DE-SOUSA, L. A.; AMAZONAS, D. R.; SOUSA, L. F.; SANT'ANNA, S. S.; NISHIYAMA JR, M. Y.; SERRANO, S. M. T.; JUNQUEIRA-DE-AZEVEDO, I. L.; CHALKIDIS, H. M.; MOURA-DA-SILVA.; A. M.; MOURÃO, R. H. V. Comparison of venoms from wild and long-term captive *Bothrops atrox* snakes and characterization of Batroxrhagin, the predominant class PIII metalloproteinase from the venom of this species. **Biochimie**. v. 118. p. 60-70, 2015.
- FURTADO, M. F. D. TRAVAGLIA-CARDOSO, S. R.; ROCHA, M. M. T. Sexual dimorphism in venom of *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae). **Toxicon**, v.48, p.401–410, 2006.
- GOMES, N.; PUORTO, G. Atlas anatômico de *Bothrops jararaca* Wied, 1824 (Serpentes: Viperidae) In: **Memórias do Instituto Butantan**. São Paulo, 1993. vol 55, p. 69-100.
- HAUGAASEN, T.; PEREZ, C. A. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. **Journal of Tropical Ecology** , v. 21, p.133–145, 2005.
- KING, R. B. Variation in Brown Snake (*Storeriadekayi*) Morphology and Scalation: Sex, Family, and Microgeographic Difference. **Journal of Herpetology**, v. 31, n. 3, p.335-346, 1997.
- LEÃO, L. I. Paulo, L. H.; Junqueira-de-Azevedo, I. L. M. Transcriptomic basis for an antiserum against *Micrurus corallinus* (coral snake) venom. **BMC Genomics**, v. 10, p.1-14, 2009.
- MACKESSY, S.P. Morphology and ultrastructure of the venom glands of the northern Pacific rattlesnake *Crotalus viridis oreganus*. **J. Morphol.** v. 208, p.109–128, 1991.
- MARQUES, O. A. V.; SAZIMA, I.; MARTINS, M. A jararaca da ilha da queimada grande. **Ciência hoje**, v. 31, n. 1, p. 56-59, 2002.
- MARTINS M, MARQUES OAV, SAZIMA I. Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits In: Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*. In: Schuett GW, Hoggren M, Douglas ME, Greene HW, editors. **Biology of the vipers**. Eagle Mountain, UT: Eagle Mountain Publishing; 2002. p. 307-28.
- MARTINS, M., ARAÚJO, M.S., SAWAYA, R.J. E NUNES, R. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). **Journal of Zoology**, v. 254, p. 529-538, 2001.
- MARTINS, M.; OLIVEIRA, M. E. Natural history of snakes in forests in the Manaus Region, Central Amazonia, Brazil. **Herpetological Natural History** v. 6 n. 2, p. 78-150, 1998.
- MORAES, R. A. Variação geográfica em caracteres morfológicos e na dieta em populações de *Bothrops jararaca* (SERPENTES: VIPERIDAE) no estado de São Paulo, 2008, 154 f. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo. 2008.
- OLIVEIRA, M. E. E. S. História natural de jararacas brasileiras do grupo *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae). 2003, 123 f. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2003.

OLIVEIRA, M. E.; MARTINS, M. When and where to find a pitviper: activity patterns and habitat use of the lancehead, *Bothrops atrox*, in central Amazonia, Brazil. **Herpetological Natural History**, v. 8, n. 2, p.101-110, 2001.

PATTON, J. L. SILVA, M. N. F.; MALCOLM, J.R. Mammals of the rio jurua´ and the evolutionary and ecological diversification of amazonia, **American museum of natural history**, n. 244, 306 p.

PEEL, M. C. FINLAYSON, B. L. MCLMAHON, T. A. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth System Science Data*, v. 11, p.1633–1644, 2007.

PEREIRA, M. R.; ROCHA, R. G.; FERREIRA, E. FONSECA, C. Structure of Small Mammal Assemblages Across Flooded and Unflooded Gallery Forests of the Amazonia-Cerrado Ecotone. **Biotropica**, v. 45, n. 4, p. 489–496, 2013.

PINHO, F. M. O.; PEREIRA, I. D. Ofidismo. **Revista da Associação Médica Brasileira**, v. 47, n. 1, p. 24-29, 2001.

RAMALHO, W. P.; ANDRADE, M. S.; MATOS, R. L. A.; VIEIRA, L. J. S. Amphibians of varzea environments and floating meadows of the oxbow lakes of the Middle Purus River, Amazonas, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 16, n. 1, p.1-15, 2016.

REIS, R. F.; IAEGER, C. T.; OLIVEIRA, M.; MARINHO, J. R.; FORNEL, R. Comparação ente placas cefálicas de *Micrurus altirostris* Cope, 1860 e *Micrurus frontalis* Duméril, Bibron & Duméril, 1854 (Serpentes, Elapidae) por meio de técnicas de Morfometria Geométrica, **Perspectiva, Erechim**. v. 39, p. 33-42, 2015.

SAKAI, F.; CARNEIRO, S. M.; YAMANOUYE, N. Morphological study of accessory gland of *Bothrops jararaca* and its secretory cycle. **Toxicon**, v. 59. p. 393–401, 2012.

SANTOS-COSTA, M. C.; MASCHIO, G. F. PRUDENTE, A. L. C. Natural history of snakes from Floresta Nacional do Caxiuanã eastern Amazonia, Brazil. **Herpetology Notes**, v. 8: p. 69-98, 2015.

SHINE, R. Intersexual Dietary Divergence and the Evolution of Sexual Dimorphism in Snakes. **The American Naturalist**, v. 38, n. 1, p.103-122, 1991.

SILVA, A. M.; BERNADE, P. S.; ABREU, L. C.; Acidentes com animais peçonhentos no brasil por sexo e idade. **Journal of Human Growth and Development**, v. 25, n. 1, p.54-62, 2015.

SILVA, F.M.; PRUDENTE, A. L. C.; M. F. A.; SANTOS, M. M.; ZAHER, H.; HINGST-ZAHER, E. Aquatic adaptations in a Neotropical coral snake: A study of morphological convergence. **Journal of Systematic Zoology and Evolutionary Research**, p. 1–13, 2017b.

SILVA, F.M.; PRUDENTE, A. L. C.; MACHADO, F. A.; SANTOS, M. M.; ZAHER, H.; HINGSTER-ZAHER, E. Aquatic adaptations in a Neotropical coral snake: A study of morphological convergence. **Journal of Systematic Zoology and Evolutionary Research**.1–13, 2017c.

- SILVA, K. A. Biologia reprodutiva de jararaca da Amazônia, *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae). 2015, 82 f. Dissertação de Mestrado, programa de pós-graduação em Anatomia dos Animais domésticos e Silvestres da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2015.
- SILVA, K. M. P.; ALMEIDA-SANTOS, S. M.; BERTANI, R. Hundred legs good, two fangs better: adult centipede (Scolopendridae) devoured by a juvenile Amazon lancehead, *Bothrops atrox* (Viperidae). **ACTA Amazônica**, v. 47, n. 2, 2017a.
- SOUSA, L. F.; PORTES-JUNIOR, J. A.; NICOLAU, C. A.; BERNARDONI, J. L.; NISHYYAMA-JR, M. Y.; AMAZONAS, D. R.; FREITAS-DE-SOUSA., L. A.; MOURÃO, R. H. V.; CHALKIDIS, H. M.; VALENTE, R. H.; MORUA-DA-SILVA, A. M. Functional proteomic analyses of *Bothrops atrox* venom reveals phenotypes associated with habitat variation in the Amazon. **Journal of proteomics**, accepted manuscript, 2017.
- TURCI, L. C. B.; ALBUQUERQUE, S.; BERNARDE, P. S.; MIRANDA, D. B. Activity, habitat use, and behavior of the *Bothriopsis bilineatus* and of the *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae) in Moa riverforest, Acre, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 197-206, 2009.
- UETZ, P.; HOŠEK, J. 2019. The Reptile Data base. Disponível em: <http://www.reptile-database.org/>. Acesso em 07 abril, 2019.
- VALENTE, R. H.; SAKAI, F.; PORTES-JUNIOR, J. A.; VIANA, L. G.; CARNEIRO, S. M.; PERALES, J.; YAMANOUYE, N. The Primary Duct of *Bothrops jararaca* Glandular Apparatus Secretes Toxins. **Toxins**, v. 10, p. 1-13, 2018.
- WALDEZ, F., MENIN, M. & VOGT, R.C. Diversity of amphibians and Squamata reptilians from lower Purus River Basin, Central Amazonia, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 13, n. 1, p.300-316, 2013.

APÊNDICE

Material examinado. Identificação dos exemplares analisados pertencentes a coleção herpetológica do Laboratório de Pesquisas Zoológicas – LPZ da UNAMA - Centro Universitário da Amazônia. Espécimes da comunidade Santa Maria do tapará (várzea): LPHA 1084, LPHA 1250, LPHA 1251, LPHA 2684. Comunidade de Urucurituba (várzea): LPHA 5557, LPHA 5558. Comunidade Igarapé do Costa (várzea): LPHA 6372, LPHA 6373, LPHA 6374, LPHA 6375, LPHA 6376, LPHA 6380, LPHA 6381, LPHA 6382, LPHA 6383, LPHA 6384, LPHA 6385, LPHA 6386, LPHA 6387, LPHA 6388, LPHA 6389, LPHA 6393, LPHA 6395, LPHA 6397, LPHA 6398, LPHA 6416, LPHA 6417, LPHA 6418, LPHA 6419, LPHA 6420, LPHA 6421, LPHA 6423, LPHA 6425. Comunidade de Urucurituba (várzea) 6430. Comunidade Igarapé do Costa (várzea): LPHA 6431, LPHA 6432, LPHA 6433, LPHA 6434, LPHA 6435, LPHA 6438, LPHA 6443, LPHA 6446, LPHA 6450, LPHA 6455, LPHA 6457, LPHA 6461, LPHA 6463, LPHA 6465, LPHA 6467, LPHA 6469, LPHA 6504, LPHA 6507, LPHA 6510, LPHA 6511. Flona do Tapajós (Mata primária): LPHA 2298, LPHA 4206, LPHA 4207, LPHA 4225, LPHA 4297, LPHA 4298, LPHA 4299, LPHA 4301, LPHA 5550, LPHA 5551, LPHA 5554, LPHA 5556, LPHA 5627, LPHA 5634, LPHA 5635, LPHA 5636, LPHA 5783, LPHA 5787, LPHA 6349, LPHA 6400, LPHA 6401, LPHA 6412, LPHA 6426, LPHA 6427, HMC 135, HMC 141, HMC 176, HMC 180, HMC 188, HMC 193, HMC 42, HMC 66, HMC 84. Alter-do-Chão (Savana): LPHA 2585, LPHA 2655, LPHA 2665, LPHA 2760, LPHA 3170, LPHA 3319, LPHA 3597, LPHA 3621, LPHA 3642, LPHA 6429, LPHA 6445, LPHA 6471. Comunidade de Jatuarana, Oriximiná, Pará (Área degradada): LPHA 980, LPHA 5142, LPHA 5503, LPHA 5776, LPHA 5777, LPHA 5784, LPHA 5786, LPHA 5882, LPHA 6578.