



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO VALE DO SÃO FRANCISCO**  
**CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**DAILTON AUGUSTO ANDRADE MORAIS**

**Ecologia alimentar de serpentes *Thamnodynastes* (Dipsadidae)**  
**da Caatinga**

**PETROLINA**

**2021**

**DAILTON AUGUSTO ANDRADE MORAIS**

**Ecologia alimentar de serpentes *Thamnodynastes* (Dipsadidae)  
da Caatinga**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado a Universidade Federal do Vale do São Francisco-UNIVASF, Campus Ciências Agrárias, como requisito para a obtenção do grau de bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Leonardo Barros Ribeiro  
Coorientador: Rafael Damasceno Fernandes  
Coelho

**PETROLINA**

**2021**

M827e Morais, Dailton Augusto Andrade  
Ecologia alimentar de serpentes Thamnodynastes (Dipsadidae) da  
Caatinga / Dailton Augusto Andrade Morais. – Petrolina-PE, 2021.  
xix, 42f.: il. ; 29 cm.

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) -  
Universidade Federal do Vale do São Francisco, Campus Ciências Agrárias,  
Petrolina-PE, 2021.

Orientador: Prof.º Dr.º Leonardo Barros Ribeiro.

Inclui referências.

1. Cobras - Brasil. 2. Serpentes - alimentação. 3. Ecologia alimentar -  
serpentes. 4. Ecologia de serpentes - Caatinga. I. Título. II. Ribeiro, Leonardo  
Barros. III. Universidade Federal do Vale do São Francisco.

CDD 597.960981

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO VALE DO SÃO FRANCISCO**  
**CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**FOLHA DE APROVAÇÃO**

**DAILTON AUGUSTO ANDRADE MORAIS**

Ecologia alimentar de serpentes *Thamnodynastes* (Dipsadidae) da  
Caatinga

Trabalho de conclusão de curso apresentado  
como requisito parcial para obtenção do título de  
Bacharel em Ciências Biológicas, pela  
Universidade Federal do Vale do São Francisco.

Aprovado em: \_\_02\_\_ de \_\_junho\_\_ de \_\_2021\_\_.

**Banca Examinadora**



Leonardo Barros Ribeiro, Doutor - Orientador, UNIVASF



Raul Fernandes Dantas Sales, Doutor - Primeiro examinador, UFRN



Samuel Campos Gomides, Doutor - Segundo examinador, UFOPA

  
Geane Limeira da Silva, Mestra - Suplente, UNIVASF

## **AGRADECIMENTOS**

A Margareth Pereira Andrade, a mulher que tive a honra de ser gerado, e que me apoiou e me apoia em todas as minhas decisões.

Ao Prof. Dr. Leonardo Barros Ribeiro, pela excelente orientação. Por toda compreensão e pelo acolhimento.

Ao Mestrando Rafael Damasceno Fernandes Coelho, por todo suporte e apoio durante todas as fases da produção deste trabalho.

A Larissa Carvalho Ferreira, por todo suporte e por ter sido ótima companhia durante a metodologia deste estudo.

Aos professores Patrícia Nicola e Luiz Cesar, que como Coordenadores do CEMAFUNA contribuíram em grande parte em minha vida acadêmica, me recebendo como estagiário em grande parte da graduação, bem como permitindo o acesso ao laboratório que este estudo foi desenvolvido.

Aos colegas de curso que tive a oportunidade de dividir diversas experiências.

Aos amigos que fiz durante esse processo acadêmico e que com certeza levarei para o resto da vida.

Aos professores que tive a oportunidade de trabalhar e de fazer amizade.

A todos os professores, que me serviram como inspiração profissional, conduzindo com excelência sua profissão, e demonstrando amor pela biologia.

A todos aqueles que de alguma forma contribuíram com esse trabalho e com minha vida acadêmica, direta ou indiretamente.

## RESUMO

As serpentes sul-americanas do gênero *Thamnodynastes* são de pequeno a médio porte, vivíparas, com dentição opistóglifa e pupila elíptica vertical. Ocupam zonas florestadas, abertas, pantanosas ou secas, em associação com ecossistemas terrestres, apresentando modos de vida semiarborícolas ou semiaquáticos e de hábitos noturnos e crepusculares. O grupo dispõe de uma dieta composta principalmente de anfíbios, e ocasionalmente de peixes, lagartos e pequenos mamíferos. Espécies de *Thamnodynastes* coexistem em alguns ambientes, como é o caso de *T. almae*, *T. sertanejo* e *T. phoenix*, que habitam concomitantemente o Domínio Morfoclimático da Caatinga. O presente estudo teve como objetivos analisar a composição da dieta e compreender a ecologia alimentar destas três espécies. Cento e treze exemplares de serpentes tiveram peso, comprimento rostro-cloacal, comprimento da cauda e comprimento da cabeça mensurados. Adicionalmente, os itens alimentares foram coletados dos conteúdos estomacais das serpentes por meio de uma incisão ventral, em seguida medidos e identificados ao menor nível taxonômico possível. Do total de exemplares analisados, 21 presas foram identificadas, o que tornou possível a avaliação da composição alimentar de *T. almae* e *T. phoenix*. Apenas uma presa foi identificada para *T. sertanejo*, dificultando a compreensão geral sobre a ecologia alimentar dessa espécie. O estudo mostrou o caráter generalista de predação de vertebrados ectotérmicos em *T. almae* (BA = 0,86) e em *T. phoenix* (BA = 0,79), e uma preferência por lagartos como item alimentar (76,19%). Não houve nenhuma correlação significativa entre o tamanho do predador e o tamanho da presa nestas duas últimas espécies. Além disso, um baixo índice de sobreposição alimentar foi verificado nas três espécies analisadas. Os resultados indicam um desenvolvimento de diferentes estratégias alimentares que possibilita a coexistência dessas espécies.

**Palavras-chave:** Anura. Lacertilia. Ophidia. Tachymenini. Dieta. Coexistência. Predação.

## ABSTRACT

South American snakes of the genus *Thamnodynastes* are small to medium-sized, viviparous, with opisthoglyphic dentition and vertical elliptical pupils. They occupy forested, open, swampy or dry areas, in association with terrestrial ecosystems, with semi-arboreal or semi-aquatic lifestyles and nocturnal and crepuscular habits. The group has a diet composed mainly of amphibians, and occasionally of fish, lizards, and small mammals. Species of *Thamnodynastes* coexist in some environments, such as *T. almae*, *T. sertanejo* and *T. phoenix*, which inhabit concomitantly the Caatinga Morphoclimatic Domain. The present study aimed to analyze the diet composition and understand the feeding ecology of these three species. One hundred and thirteen snakes had their weight, rostro-cloacal length, tail length, and head length measured. In addition, food items were collected from the stomach contents of the snakes through a ventral incision, then measured and identified to the lowest possible taxonomic level. From the total number of specimens analyzed, 21 prey items were identified, which made it possible to evaluate the diet composition of *T. almae* and *T. phoenix*. Only one prey was identified for *T. sertanejo*, hindering the general understanding of the feeding ecology of this species. The study showed the generalist predation character of ectothermic vertebrates in *T. almae* (BA = 0.86) and *T. phoenix* (BA = 0.79), and a preference for lizards as a food item (76.19%). There was no significant correlation between predator size and prey size in the latter two species. In addition, a low rate of feeding overlap was seen in all three species analyzed. The results indicate a development of different feeding strategies that enables the coexistence of these species.

**Key-words:** Anura. Lacertilia. Ophidia. Tachymenini. Diet. Coexistence. Predation.

## LISTAS DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> - Limites da Caatinga.	12
<b>Figura 2</b> - Espécime de <i>Thamnodynastes almae</i> .	19
<b>Figura 3</b> - Espécime de <i>Thamnodynastes sertanejo</i> .	20
<b>Figura 4</b> - Espécime de <i>Thamnodynastes phoenix</i> .	21
<b>Figura 5</b> - Locais de coleta dos espécimes das <i>Thamnodynastes</i> .	22
<b>Figura 6</b> - Regressão linear para o volume das presas em função do comprimento rostro-cloacal (CRC) dos predadores em <i>Thamnodynastes almae</i> .	26
<b>Figura 7</b> - Regressão linear para o volume das presas em função do comprimento rostro-cloacal (CRC) dos predadores em <i>Thamnodynastes phoenix</i> .	26



## LISTAS DE TABELAS

<b>Tabela 1</b> - Quantidade, Frequência de ocorrência e Abundância numérica dos Itens alimentares das <i>Thamnodynastes da Caatinga</i>	25
--	----

## SUMÁRIO

1	<b>INTRODUÇÃO</b>	10
2	<b>OBJETIVOS</b>	11
2.1.	OBJETIVO GERAL	11
2.2.	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	11
3	<b>REFERENCIAL TEÓRICO</b>	11
3.1.	CAATINGA	11
3.2.	ESCAMADOS NA CAATINGA	13
3.3.	SERPENTES	13
3.4.	ECOLOGIA DE SERPENTES NEOTROPICAIS	14
3.5.	ESPÉCIES SIMPÁTRICAS	15
3.6.	DIETA DE SERPENTES NEOTROPICAIS	16
3.7.	<i>THAMNODYNASTES</i>	17
3.8.	<i>THAMNODYNASTES</i> DA CAATINGA	19
4	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b>	21
4.1.	COLETA DE DADOS	21
4.2.	ANÁLISE DE DADOS	23
5	<b>RESULTADOS</b>	24
5.1.	COMPOSIÇÃO DA DIETA	24
5.2.	AMPLITUDE E SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS	25
5.3.	CORRELAÇÃO DE TAMANHO PRESAS/PREDADOR	25
6	<b>DISCUSSÃO</b>	27
6.1.	COMPOSIÇÃO DE DIETA	27
6.2.	AMPLITUDE DE NICHOS E SOBREPOSIÇÃO DE DIETA	29
6.3.	RELAÇÃO CRC E VOLUME DE PRESAS	30
7	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	31
	<b>REFERÊNCIAS</b>	32
	<b>ANEXO A</b> - Relação dos espécimes analisados	42

## 1 INTRODUÇÃO

As serpentes são répteis escamados exclusivamente carnívoras e solitárias, detentoras de adaptações peculiares que auxiliam sua condição predatória. A alimentação é parte fundamental e estruturante da ecologia desses répteis (TOFT, 1985; BELLINI et al., 2015). Conhecer as singularidades do hábito alimentar de cada espécie desse grupo é de extrema importância para compreensão da biologia e das interações ecológicas desse animal. A relação entre o estado fisiológico de uma espécie com a disponibilidade e qualidade do alimento influencia em sua abundância e distribuição, o que interfere diretamente em sua ecologia alimentar (GIBBONS; SEMLITSCH, 1987; COLSTON; COSTA; VITT, 2010).

O estudo da ecologia de serpentes neotropicais é fundamental para a compreensão dos processos ecológicos de suas comunidades e da região em que ocorrem (CADLE; GREENE, 1993). Ainda que a maioria dos estudos sobre esses animais sejam fundamentados por observações em campo (VITT; VANGILDER, 1983; FRANÇA et al. 2008), o uso de espécimes depositados em coleções científicas se torna imprescindível para o entendimento geral da sua biologia, o que destaca a importância das coleções pelo considerável aporte de informações biológicas (ZAHER; YOUNG 2003).

*Thamnodynastes almae* Franco & Ferreira, 2003, *Thamnodynastes sertanejo* Bailey, Thomas & Silva-Jr, 2005 e *Thamnodynastes phoenix* Franco, Trevine, Montingelli & Zaher, 2017 são serpentes simpátricas de hábitos noturnos e dieta generalista que ocorrem no Domínio Morfoclimático da Caatinga (FRANCO; FERREIRA 2002; BAILEY; THOMAS; SILVA JR., 2005; COELHO et al., 2013; FRANCO et al., 2017). Por serem filogeneticamente próximas, essas serpentes compartilham diversas características, e necessitam desenvolver diferentes estratégias a fim de reduzir a competição por recursos, favorecendo a coexistência em um mesmo ambiente (DARWIN, 1859; PIANKA, 1973). Visto que são escassos os estudos sobre ecologia de serpentes da Caatinga, ainda há um vasto desconhecimento nesse contexto acerca dessas espécies de *Thamnodynastes*. Soma-se a isso, as suas recentes descrições.

Considerando a simpatria aqui reportada, este estudo vem a ampliar o conhecimento da ofidiofauna do semiárido brasileiro por meio da compreensão da

ecologia alimentar dessas três espécies de serpentes, bem como da análise das diferentes estratégias por elas empregadas, que possibilitam sua coexistência.

## **2 OBJETIVOS**

### **2.1. OBJETIVO GERAL**

O objetivo geral deste estudo foi compreender a ecologia alimentar de três espécies de serpentes do gênero *Thamnodynastes* (*T. almae*, *T. phoenix* e *T. sertanejo*) da Caatinga.

### **2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- ❖ Analisar a composição da dieta das três espécies de serpentes.
- ❖ Comparar as preferências alimentares entre as espécies de serpentes.
- ❖ Identificar estratégias de forrageio intraespecíficas.
- ❖ Avaliar as relações ecológicas interespecíficas.

## **3 REFERENCIAL TEÓRICO**

### **3.1. CAATINGA**

A aridez, o aspecto tipicamente xeromórfico da vegetação, solos rasos situados em cima de lajedos cristalinos, drenagem intermitente e superficial, abundância de cactáceas e a distribuição irregular de chuvas, são atributos característicos da Caatinga e conferem singularidade à paisagem do domínio (RODRIGUES, 2003). Entretanto, não se deve considerar uma homogeneidade desse domínio, uma vez que este inclui variações na topografia, solos, clima e vegetação, e que, portanto, o emprego do termo “Caatingas”, no plural, seria mais adequado (ANDRADE-LIMA, 1966).

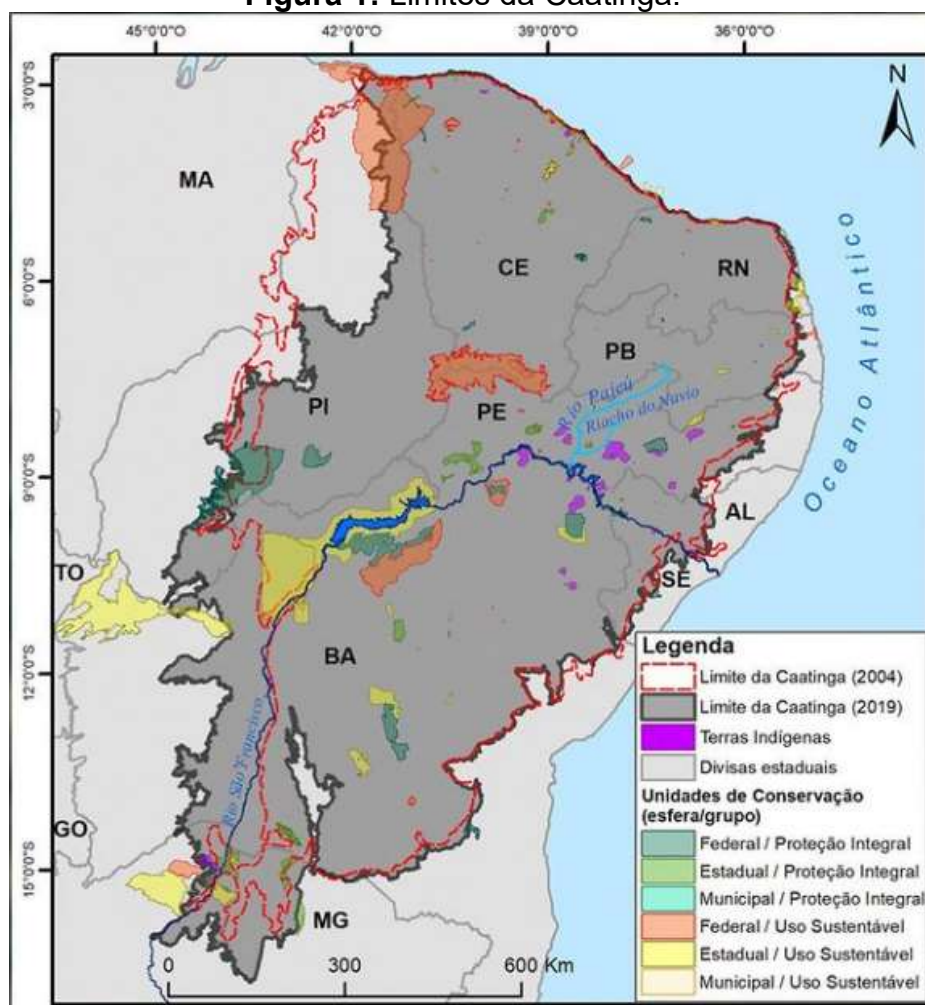
A vegetação das Caatingas contém uma unidade fitogeográfica bem definida (a província das Caatingas) que se estende sobre pediplanos ondulados de origem erosiva, que deixou o escudo cristalino brasileiro do Pré-Cambriano exposto e sulcado por numerosos riachos exorréicos temporais (PRADO, 2003).

Verifica-se no Domínio Morfoclimático da Caatinga um clima semiárido, com temperaturas médias elevadas (entre 25° e 30°C) e precipitação anual máxima de 1.000 mm de chuva (FERNANDES; QUEIROZ, 2018). Além disso, o domínio da

Caatinga, também considerado como bioma, cobre 912.529 km<sup>2</sup> do território brasileiro, e é uma das sete grandes regiões ecológicas (biomas e sistema costeiro-marinho) brasileiras (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017; IBGE, 2019) (Figura 1). Entre essas regiões, é a única restrita ao Brasil, ou seja, não é compartilhada com nenhum outro país. Localizada principalmente no nordeste brasileiro, a maior parte da Caatinga está situada nas depressões interplanálticas (AB'SÁBER 1974).

A Caatinga pode ser dividida em nove ecorregiões, como proposto por Veloso, Sampaio e pareyn (2002) e revisado por Silva et al. (2017). O termo 'Caatinga' refere-se principalmente a uma floresta tropical sazonalmente seca (SDTF), que abarca, por sua vez, um mosaico de diferentes fitofisionomias (SILVA et al., 2017). Esses vários agrupamentos de paisagem vegetal são geralmente chamados de "Caatinga" com acréscimo de epítetos vernaculares ou técnicos (e.g., "Caatinga arbórea" e "Caatinga arbustiva") (ANDRADE-LIMA, 1966; SOARES; ALMEIDA, 2011).

**Figura 1: Limites da Caatinga.**



Fonte: NEMA-UNIVASF, 2021

### **3.2. ESCAMADOS NA CAATINGA**

De uma perspectiva geral, os Squamata (répteis escamados) apresentam fatores ecológicos e comportamentais intimamente ligados, e sua diversificação pode ser resultante de vários fatores históricos, fazendo com que surgissem linhagens adaptadas a vários tipos de ambientes e utilização de recursos (HUEY e PIANKA, 1981; VITT et al., 2003). Diante disso, o grupo dos répteis é considerado ideal para estudos sociais no meio natural (BÖHM et al., 2016; GARDNER et al. 2016). E torna-se significativo a compreensão da ecologia desses animais em um bioma pouco estudado e bastante agredido antropicamente, como a Caatinga (SOUSA, 2018).

Publicações importantes de autores como Vanzolini, Vitt, Vangilder, Rodrigues, Cascon e Heyer colaboraram para um amplo conhecimento sobre a herpetofauna da Caatinga, e parecem ter despertado um interesse maior entre os pesquisadores da área, para que continuassem contribuindo com os estudos sobre os répteis e anfíbios pertencentes ao bioma (RODRIGUES, 2003). Ainda que alguns trabalhos sobre a composição das assembleias de herpetofauna em muitas áreas de Caatinga tenham sido publicados, pesquisadores continuam a incentivar mais estudos sobre esses animais (DE CASTRO et al., 2019; LEITE et al., 2019; DE OLIVEIRA et al., 2021).

Havia um consenso equivocado em determinado tempo, que as espécies de répteis encontradas no grande cinturão diagonal de formações abertas que se estende do Chaco ao nordeste brasileiro, passando pelo Cerrado, eram as mesmas que ocorriam na Caatinga, e que, portanto, não haveria ali uma fauna endêmica (VANZOLINI 1974, 1976, 1988). Reconhece-se atualmente que essa ideia estava baseada em dados insuficientes, como em coleções pouco representativas, uma pobre amostragem geográfica, pouco conhecimento de ecossistemas adjacentes e de uma concepção simplista da Caatinga, que prejudicaram a compreensão da sua evolução biogeográfica (RODRIGUES, 2003).

### **3.3. SERPENTES**

Surgido na era mesozóica como um grupo monofilético, as serpentes são divididas em dois clados principais, Scolecophidia (serpentes cegas) e Alethinophidia (serpentes avançadas), que se divergiram há aproximadamente 132,9 milhões de

anos, durante o Hauteriviano, idade da época Cretácea Inferior do período Cretáceo (CALDWELL; LEE, 1997; BURBRINK; PYRON, 2008).

As serpentes são animais exclusivamente carnívoros e solitários, e devido à algumas adaptações peculiares (predadores gape-limitados), não são capazes de reduzir suas presas, precisando então, consumi-las inteiras (GREENE, 1997; KING, 2002; VINCENT et al., 2006; COLSTON; COSTA; VITT, 2010). O clado das serpentes avançadas (Alethinophidia) se alimentam de uma grande variedade de presas, desde de invertebrados a grandes vertebrados (COLSTON; COSTA; VITT, 2010), já as serpentes cegas (Scoleophidia) restringem-se a pequenos invertebrados, em sua maioria insetos sociais e suas larvas (WEBB; SHINE, 1993).

Diferentemente das serpentes cegas, os aletínofídeos ocupam diversos tipos de microhabitats e possuem adaptações morfofisiológicas especializadas que lhes permitem uma amplitude maior em sua dieta (GREENE, 1997; VINCENT et al., 2006; COLSTON; COSTA; VITT, 2010). O crânio altamente cinético, acompanhado da independência das mandíbulas inferiores, permite que elas se alimentem de presas muito maiores em relação ao tamanho de sua cabeça, utilizando um movimento de catraca das mandíbulas inferiores, o que faz com que a presa seja puxada por sua garganta (COLSTON; COSTA; VITT, 2010).

Além destas especificidades ósseas, as serpentes avançadas possuem vários modos de detecção e captura de presas, como sistemas quimiossensoriais (HALPERN, 1992; COOPER, 2008) de inoculação de veneno (FRY et al., 2008) e de imobilização, manuseio e ingestão (GREENE, 1983), o que contribui ainda mais para a diversidade de presas que fazem parte da ecologia alimentar desses animais (COLSTON; COSTA; VITT, 2010).

### **3.4. ECOLOGIA DE SERPENTES NEOTROPICAIS**

O estudo da ecologia de serpentes neotropicais tem sido de grande importância para o desenvolvimento de duas hipóteses que tentam explicar as diferenças ecológicas entre as espécies que compõem as comunidades atualmente (HENDERSON; DIXON; SOINI, 1979; VANGILDER; VITT, 1983; CADLE; GREENE, 1993; COLSTON; COSTA; VITT, 2010).

A primeira hipótese, denominada competição - predação (CPH), aborda os efeitos recentes, considerando que os táxons estreitamente relacionados divergem para dividir os recursos disponíveis em resposta a mudanças na disponibilidade de

recursos, competição interespecífica, ou predação. A CPH supõe que os atributos ecológicos das espécies coexistentes são independentes da filogenia e que grandes mudanças na preferência por nichos (alimento, tempo e microhabitat) resultam das interações entre espécies dentro dos conjuntos atuais (VANGILDER; VITT, 1983; COLSTON; COSTA; VITT, 2010). Esta hipótese tem sido sugerida como explicação para estrutura de comunidades de serpentes amazônicas e nordestinas (HENDERSON; DIXON; SOINI, 1979; VANGILDER; VITT, 1983).

Já a segunda, hipótese da história profunda (DHH), considera que os conjuntos de traços ecológicos mantidos em espécies das assembleias atuais são resultado das profundas divergências na história evolutiva dos organismos (CADLE; GREENE, 1993; BURGHARDT; LAYNE; KONIGSBERG, 2000; VITT; PIANKA, 2005; KEMBEL, 2009; BELLINI; GIRAUDO; ARZAMENDIA, 2014). Esta hipótese sugere que os atributos ecológicos das espécies coexistentes podem ser previstos com base na filogenia, independentemente da comunidade na qual as espécies individuais pertencem atualmente (COLSTON; COSTA; VITT, 2010).

### **3.5. ESPÉCIES SIMPÁTRICAS**

Estudos com espécies congêneres simpátricas são importantes para testar hipóteses envolvendo sobreposição e segregação de nicho, bem como de processos de competição interespecífica (PIANKA, 1973; DURÉ; KEHR; SCHAEFER, 2009; BELLINI; GIRAUDO; ARZAMENDIA, 2014), devido ao compartilhamento de características entre elas, o que envolve hábitos e uso de recursos semelhantes (DARWIN'S, 1859).

A partilha de recursos de um determinado ambiente por mais de uma espécie caracteriza sobreposição de nichos, podendo ocasionar competição interespecífica (PIANKA, 1981). Sendo assim é preciso que espécies que habitam o mesmo meio diverjam minimamente em suas estratégias, demandas e tolerâncias ecológicas, a fim de reduzir a sobreposição e possibilitar a coexistência (ELTON, 1946; PIANKA 1973; SCHOENER, 1983). Destaca-se também que a disponibilidade de presas pode resultar em diferentes composições de dieta de espécies do mesmo gênero (TEIXEIRA e FONSECA, 2003).



### 3.6. DIETA DE SERPENTES NEOTROPICAIS

A alimentação é um importante aspecto e um dos principais eixos do nicho e da história natural das serpentes, podendo influenciar seu comportamento, período ativo e uso de microhabitats (TOFT, 1985; OLIVEIRA et al., 2001). Em comunidades destes animais, a disponibilidade de alimento é um fator significativo que influencia a diversidade e a abundância das espécies (GIBBONS; SEMLITSCH, 1987). A partilha de recursos entre serpentes simpátricas, principalmente de presas, reduz a competição interespecífica, e vem a ser um ponto comum em vários estudos ecológicos acerca desse tipo de associação (TOFT, 1985). Deste modo, o estudo da ecologia alimentar é uma das formas de compreender os processos ecossistêmicos atuantes do meio onde os animais se encontram.

Estudos como os de Cadle e Greene (1993) e França et al. (2008), foram importantes para a análise simultânea dos aspectos ecológicos e filogenéticos em conjuntos de serpentes neotropicais, bem como para um conhecimento maior sobre a dieta desses animais. Cadle e Greene (1993) notaram que, mesmo que raras, espécies que ingeriam invertebrados tinham anelídeos e moluscos como parte da dieta, já nas predadoras de vertebrados, perceberam uma preferência no consumo de anuros e lagartos em grande parte das espécies de floresta tropical analisadas.

O trabalho de França et al. (2008) estudou serpentes do Cerrado, e foi significativo para a compreensão das interações entre filogenia e ecologia, indicando que o fator mais determinante na estrutura da comunidade é a filogenia, no entanto, que há também uma atuação da ecologia, assim como outros autores também investigaram (HENDERSON; DIXON; SOINI, 1979; VANGILDER; VITT, 1983; COLSTON; COSTA; VITT, 2010; BELLINI et al., 2015).

Considerando a importância do conhecimento da dieta das serpentes para a compreensão dos processos ecológicos das comunidades e as informações incipientes da região neotropical, faz-se necessário um esforço científico, a fim de reunir informações específicas de espécies pertencentes a uma mesma guilda, como os tipos de presas consumidas, substratos utilizados e período de atividade de forrageio (BERNARDE; ABE, 2010).

Ainda que seja notório o aumento dos trabalhos visando o entendimento dos processos ecológicos no Domínio da Caatinga, poucos destes estudos têm como foco a ecologia de serpentes, principalmente em relação ao seu comportamento

alimentar (RÊGO, 2015). Entretanto, principalmente na última década, algumas publicações contemplaram a dieta de algumas serpentes do domínio como parte dos seus objetivos, expandindo o conhecimento sobre a ecologia desses animais (MESQUITA, 2010; RÊGO, 2015; OLIVEIRA et al., 2016; PERGENTINO; RIBEIRO, 2017; MIKALOUSKAS; SANTANA; FERRARI, 2017; COELHO; SALES; RIBEIRO, 2019; CABRAL et al., 2019; SANTANA; TEIXEIRA, 2020).

Além das observações em campo, uso de material depositados em coleções científicas para estudos deste tipo já é um método consolidado (MUSHINKY, 1987; CORRÊA, 2014), o que destaca a importância das coleções como fonte de informações acerca dos espécimes ali depositados (ZAHER; YOUNG 2003).

### **3.7. THAMNODYNASTES**

A tribo Tachymenini (Dipsadidae, Xenodontinae) é composta por sete gêneros (*Calamodontophis*, *Tachymenis*, *Thamnodynastes*, *Tomodon*, *Gomesophis*, *Ptychophis* e *Pseudotomodon*) de serpentes vivíparas (única sinapomorfia) de pequeno a médio porte, com ampla distribuição na América do Sul (FRANCO, 2000; ZAHER et al., 2009; TREVINE, 2017). As serpentes dessa tribo possuem dentição opistóglifa (com diastema); pupila vertical; coloração padrão da cabeça formada por uma barra escura do olho à curvatura da boca (exceto em *Calamodontophis*); placa nasal semi-dividida; placa anal dividida; osso pos-órbital separado do frontal pelo parietal e padrão hemipeniano; além de diversos outros caracteres morfológicos diagnósticos (não sinapomórficos) (BAILEY, 1966, 1967, 1981; FERRAREZZI, 1994; ZAHER, 1999; FRANCO, 2000; ZAHER et al., 2009; TREVINE, 2017, 2021).

Os taquimeníneos apresentam expressiva variedade ecológica; seus representantes ocupam zonas sul-americanas florestadas, abertas, pantanosas ou secas, distribuídas do nível do mar até altitudes superiores à 4.000 metros; possuem hábitos terrestres, semiarborícolas, semiaquáticas ou aquáticas e se alimentam de invertebrados, como anelídeos e lesmas, ou vertebrados, como peixes, anfíbios e lagartos (GALLARDO, 1972; GREENE; JAKSIC, 1992; BERNARDE; KOKUBUM; MARQUES, 2000; OLIVEIRA et al., 2003; SAZIMA; MARQUES; BIZERRA, 2005; BELLINI; GIRAUDO; ARZAMENDIA, 2014; BELLINI et al., 2015).

Dentre os taquimenínios, *Thamnodynastes* Wagler, 1830 é o gênero mais especioso, contendo 21 espécies distribuídas na América do Sul, desde a Argentina até as terras baixas do Escudo das Guianas e Tepuis, em toda a bacia amazônica,

com uma distribuição transandina na costa norte da Colômbia e Venezuela (BAILEY; THOMAS 2007, FRANCO et al. 2017; COSTA; BÈRNILS, 2018; TREVINE, 2021). Ocorrem atualmente no território Brasileiro 13 espécies do gênero (COSTA; BÈRNILS, 2018; TREVINE, 2021 ): *T. almae* (Franco & Ferreira, 2002), *T. chaquensis* (Bergna & Alvarez, 1993), *T. hypoconia* (Cope, 1860), *T. lanei* (Bailey, Thomas & Silva-Jr., 2005), *T. longicaudus* (Franco et al, 2003), *T. naterreri* (Mikan, 1828), *T. pallidus* (Linnaeus, 1758), *T. sertanejo* (Bailey, Thomas & Silva-Jr., 2005), *T. strigatus* (Gunther, 1858), *T. ramonriveroi* (Manzanilla & Sánchez, 2005), *T. rutilus* (Prado, 1942), *T. phoenix* (Franco, Trevine, Montingelli & Zaher, 2017) e *T. silvai* (Trevine, Caicedo-Portilla, Hoogmoed, Thomas, Franco, Montingelli, Osorno-Muñoz & Zaher, 2021).

A morfologia é tradicionalmente empregada para o reconhecimento das espécies de *Thamnodynastes*, focado principalmente no padrão de cores, formato e contagem de escamas (COELHO, 2013; TREVINE, 2017, 2021). Entretanto dados merísticos por si só são insuficientes para a identificação precisa de muitos congêneres, em razão da sobreposição de vários caracteres quantitativos. Portanto é indispensável novos trabalhos que informem questões sobre taxonomia, ecologia, comportamento e distribuição, e que assim reduzam a lacuna ainda existente nesse grupo (TREVINE, 2021).

As espécies do gênero *Thamnodynastes* são serpentes de pequeno a médio porte, vivíparas, com dentição opistóglifa e pupila elíptica vertical, possuem hábitos noturnos e crepusculares, e um complexo uso do habitat, assim como em outras espécies de tachymenini (BAILEY, 1981; BERNARDE; KOKUBUM; MARQUES, 2000). O grupo dispõe de uma dieta composta principalmente de anfíbios, e ocasionalmente de peixes, lagartos, pequenos mamíferos, até mesmo membros da própria espécie (canibalismo) (BERNARDE et al., 2000; BELLINI; ARZAMENDIA; GIRAUDO, 2013; DORIGO et al., 2014; EVERSOLE et al., 2016; PROTÁZIO et al., 2017; CARRILLO, 2017; PERGENTINO; RIBEIRO, 2017; MORAIS et al., 2020; DIAS-SILVA et al., 2021).

Algumas espécies do grupo *Thamnodynastes* coexistem em alguns ambientes, é o caso de *Thamnodynastes almae*, *Thamnodynastes sertanejo* e *Thamnodynastes phoenix*, que habitam concomitantemente o Domínio Morfoclimático da Caatinga (FRANCO; FERREIRA 2002; BAILEY; THOMAS; SILVA JR., 2005; FRANCO et al., 2017).

### 3.8. THAMNODYNASTES DA CAATINGA

*Thamnodynastes almae* é normalmente marrom-amarelada clara, exibindo regiões mentais e gulares imaculadas, com um padrão de linhas ventrais (normalmente 6) reduzindo para 4 após a cloaca nas escamas subcaudais, as filas de escamas dorsais seguem a fórmula 19-19-15, exibindo escamas dorsais quilhadas; é encontrada em áreas abaixo de 400 m de altitude. Está associada a fitofisionomias xerófilas com solos rochosos e inselbergs, tem hábito semi-arborícola e noturno e consome principalmente anuros (FRANCO; FERREIRA, 2002; GUEDES, 2010; COELHO et al., 2013) (Figura 2).

**Figura 2:** Espécime de *Thamnodynastes almae*.



Fonte: Marcelo Ribeiro Duarte

*Thamnodynastes sertanejo* apresenta coloração acinzentada; região gular geralmente amarelada; escamas dorsais lisas; ausência de fossas apicais; escala lórica mais longa que larga; comprimento dos olhos maior que a distância entre narinas; padrão xadrez na região dorsal perto da cabeça, que revela quando se achata dorsoventralmente em um display de capuz semelhante ao de *T. longicaudus*; fileiras de escamas dorsais seguem a fórmula 17-17-11. Se difere de *T. pallidus* por uma escama cloacal dividida, por um grande número de escamas subcaudais (fêmeas: 74-88 e machos: 76-96) e por exibir um padrão misto de manchas esparsas em seu ventre, sem linhas (COELHO et al., 2013; TREVINE, 2021). Habita áreas abertas em

baixas altitudes, a uma altitude máxima de 657 m, com vegetação semiarbórea e arbórea em terras baixas semiáridas típicas e disseminadas na Caatinga. Possui hábitos arbóreos e noturno e se alimenta principalmente de anuros (BAILEY; THOMAS; SILVA JR., 2005) (Figura 3).

**Figura 3:** Espécime de *Thamnodynastes sertanejo*.



Fonte: Igor Joventino Roberto

*Thamnodynastes phoenix* possui escamas lisas dorsais seguindo fórmula 19-19-15; padrão ventral com dois pares de linhas, mantendo os mesmos dois pares na cauda; regiões mentais e gulares enegrecidas; escamas infralabiais meio brancas; escamas ventrais de 133 a 159; escamas subcaudais de 40 a 66; porção ventral da cabeça extremamente manchada com pontos marrom-escuros (COELHO et al., 2013; FRANCO et al., 2017). É uma das espécies mais abundantes do gênero e está distribuída em todas as porções da Caatinga, desde o nível do mar até o Planalto Diamantina (elevação de cerca de 1.000 m). Se encontrada em todos os tipos de vegetação presentes na Caatinga; apresenta hábitos terrestres e noturno, e uma dieta generalista, composta principalmente por lagartos e anuros (GUEDES, 2006; MORAIS et al., 2021) (Figura 4).

**Figura 4:** Espécime de *Thamnodynastes phoenix*.



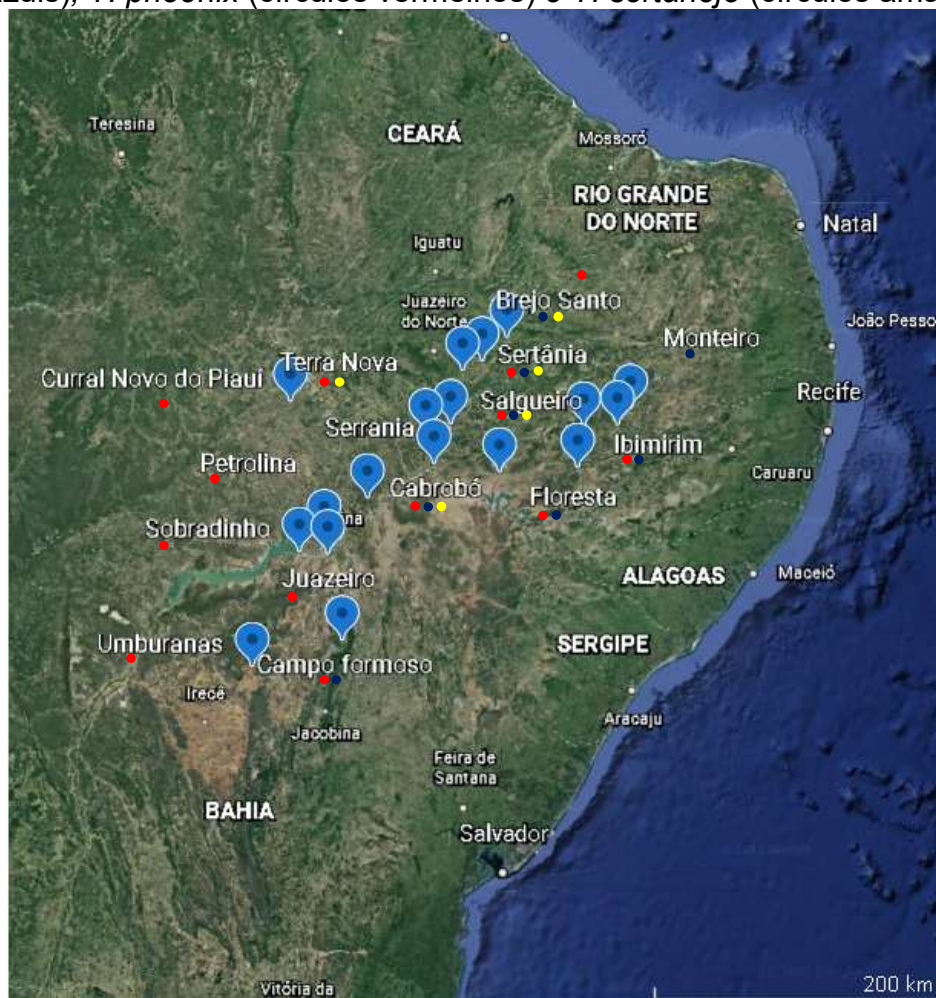
Fonte: Thaís Guedes

## **4 MATERIAL E MÉTODOS**

### **4.1. COLETA DE DADOS**

Os espécimes de *Thamnodynastes* utilizados para análise do conteúdo alimentar, num total de 113 (61 *T. phoenix*, 37 *T. almae* e 15 *T. sertanejo*) são oriundos da coleção herpetológica do Museu de Fauna da Caatinga (MFCH), localizada no Centro de Conservação e Manejo de Fauna da Caatinga (CEMAFAUNA) da Universidade Federal do Vale do São Francisco - Univasf, na cidade de Petrolina-PE (Anexo A). Todos os exemplares analisados foram coletados em campo por equipes de resgate do CEMAFAUNA ou por terceiros entre os anos 2008 e 2020 em cidades dos estados da Bahia (Campo Formoso, Juazeiro, Sobradinho e Umburanas), Pernambuco (Cabrobó, Custódia, Floresta, Ibimirim, Petrolina, Salgueiro Sertânia e Terra Nova), Ceará (Brejo Santo e Mauriti), Paraíba (Monteiro e São José de Piranhas) e Piauí (Curral Novo do Piauí) (Figura 5). Todos os óbitos ocorreram em campo ou em laboratório. Todas as análises foram realizadas no Laboratório de Morfofisiologia do CEMAFAUNA.

**Figura 5:** Locais de coleta dos espécimes de serpentes *Thamnodynastes*. *T. almae* (círculos azuis), *T. phoenix* (círculos vermelhos) e *T. sertanejo* (círculos amarelos)



Fonte: Adaptado do Google Earth

Cada espécime foi pesado e teve seus dados merísticos registrados: comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento da cauda (Ccau) e comprimento da cabeça (Ccab, medido da ponta do focinho até a extremidade posterior da projeção quadrado articular). Para o CRC foi utilizado um barbante para a medição indireta; estendendo-o ao longo da superfície ventral de cada indivíduo, desde a tangente à extremidade do focinho até o centro da escama cloacal; logo após, o barbante foi medido com fita milimetrada com precisão de 1 mm. Um paquímetro digital (leitura de 0,01 mm) foi utilizado para as medições de Ccau e Ccab das serpentes.

Para a caracterização da dieta das espécies, os exemplares foram dissecados através de uma incisão na região ventral próxima ao estômago e tiveram seu conteúdo estomacal retirado e armazenado em etanol 70% em tubos falcon (15 ml). Quando encontrados os itens alimentares foram identificados até o menor nível

taxonômico possível, com auxílio de chaves de identificação, guias, exemplares depositados na coleção herpetológica do CEMFAUNA e colaboração de especialistas. As presas identificadas foram fotografadas em papel milimetrado e tiveram seu comprimento e largura medidos com auxílio do programa de análise morfométrica tpsDig2. Quando necessário, foi realizado o somatório de partes correspondentes de presas fragmentadas. Usou-se a fórmula  $V = (4/3)\pi.(length/2).(width/2)^2$  para determinar o volume da presa.

#### 4.2. ANÁLISE DE DADOS

Com intuito de obter uma maior consistência nos resultados, métodos qualitativos e quantitativos foram aplicados com base nos dados obtidos referentes aos itens alimentares (HYSLOP, 1980). Como método quantitativo, foi calculado a Abundância numérica (N%), indicada pelo valor de abundância de um item dividido pelo número total de itens alimentares  $N\% = [(n \text{ total do item } i/n \text{ total dos itens observados}) * 100]$ . Já o método qualitativo foi a Frequência de Ocorrência (FO%), definida pelo número de estômagos com determinado item dividido pelo número total de estômagos com conteúdo estomacal  $F\% = [(n \text{ de estômagos com o item } i/n \text{ total de estômagos com conteúdo}) * 100]$ .

Foi calculada também a Amplitude do Nicho Trófico, com o objetivo de se verificar o nível relativo de especialização da dieta das espécies. Para isso foi utilizado o Índice padronizado de Levin's através da fórmula:  $Ba = [(\sum pij^2) - 1] / (n - 1)$  onde Ba é a amplitude do nicho alimentar padronizada, pij é a proporção do volume do item alimentar j na dieta total da espécie i e n é o número total de itens alimentares consumidos. Os valores gerados podem variar de 0 a 1, de forma que a proximidade de 0 indica uma especialização da dieta, enquanto valores próximos a 1 indica um caráter mais generalista (HURLBELT, 1978).

Foi feito o cálculo do Índice de Pianka com o objetivo de estimar a sobreposição de nichos das *Thamnodynastes*. A fórmula usada para essa análise foi:  $\alpha = \sum (Pij * Pik) / \sqrt{(\sum Pij^2 * \sum Pik^2)}$  onde  $\alpha$  = sobreposição de nichos, Pij e Pik = proporção do item 'i' utilizado por espécie 'j' e 'k'. Os valores do Índice de Sobreposição variam entre 0 e 1 (PIANKA, 1973). Quando próximos a 0, as dietas são completamente distintas, quando próximos a 1, as espécies apresentam a mesma composição de importância de seus itens. Valores iguais ou superiores a 0,6 representam uma sobreposição significativa nas dietas (ZARET; RAND, 1971), A sobreposição foi



calculada tanto entre espécies quanto entre macho e fêmea de cada espécie. Optou-se por não calcular a sobreposição entre adultos (CRC  $\geq$  225mm) e juvenis (CRC 168-224), em razão da pequena quantidade de indivíduos juvenis com conteúdo estomacal. A amplitude e as análises de sobreposição de nichos foram calculadas no software Microsoft Excel.

A regressão linear simples foi utilizada para relacionar o tamanho do predador (serpente) com o tamanho da presa (item alimentar). O comprimento rostro-cloacal (CRC) serviu como referência para o tamanho do predador, enquanto o volume foi a unidade de referência para a presa. Foi utilizado o Openoffice Calc 4.1.8 para a elaboração dos gráficos. O nível de significância foi  $p < 0.05$ .

## 5 RESULTADOS

### 5.1. COMPOSIÇÃO DA DIETA

Das 113 serpentes analisadas, 25 (22,12%) apresentaram algum conteúdo estomacal, dividido entre as 3 espécies estudadas. *Thamnodynastes phoenix* apresentou 68% dos conteúdos encontrados, *Thamnodynastes almae* apresentou 28% e *Thamnodynastes sertanejo* 4%. Somente 18 (72%) das 25 amostras de conteúdo estomacal foram identificadas como presas, as restantes foram inconclusivas (massa dispersa, grãos de areia e frações de vegetais). Vinte e uma presas foram identificadas nas 18 amostras, 76,19% da ordem Squamata e 23,81% da ordem Anura. Apenas uma presa (*Lygodactylus klugei*) de *T. sertanejo* foi identificada. Sendo assim, algumas análises como amplitude de nicho e correlação de tamanho presa/predador não foram realizadas para esta espécie.

Foram encontrados 12 itens alimentares nos espécimes de *T. phoenix*, distribuídos da seguinte forma: lagartos (66,66%) e anuros (33,33%). As espécies de lagartos corresponderam a *Phyllopezus pollicaris* (8,33%), *Gymnodactylus geckoides* (8,33%), *Hemidactylus brasilianus* (8,33%), *Lygodactylus klugei* (8,33%), *Ameivula* sp. (25%) e *Ameiva ameiva* (8,33%). Constituíram os anuros as espécies *Corythomantis greeningi* (16,66%) e *Pleurodema diplolister* (16,66%) (Tabela 1).

Oito presas foram identificadas nos exemplares de *T. almae*, 87,5% de lagartos e 12,5% de anuros. As espécies de lagartos foram: *Phyllopezus pollicaris* (25%), *Brasiliscincus heathi* (12,5%), *Hemidactylus brasilianus* (25%), *Acratosaura*

*mentalis* (12,5%) e *Tropidurus hispidus* (12,5%). *Leptocdactylus* sp. (12,5%) foi a única espécie de anuro identificada para *T. almae* (Tabela 1).

**Tabela 1:** Frequência de ocorrência e abundância numérica dos itens alimentares das serpentes *Thamnodynastes* da Caatinga.

Itens Alimentares			<i>T. almae</i>			<i>T. phoenix</i>			<i>T. sertanejo</i>		
			N	Fo%	N%	N	Fo%	N%	N	Fo%	N%
<b>Squamata</b>											
Phyllodactylidae	<i>Phyllopezus pollicaris</i>		2	28,57	25	1	10	8,33	-	-	-
	<i>Gymnodactylus geckoides</i>		-	-	-	1	10	8,33	-	-	-
Mabuyidae	<i>Brasiliscincus heathi</i>		1	14,28	12,5	-	-	-	-	-	-
Gekkonidae	<i>Hemidactylus brasilianus</i>		2	28,57	25	1	10	8,33	-	-	-
	<i>Lygodactylus klugei</i>		-	-	-	1	10	8,33	1	100	100
Gymnophthalmidae	<i>Acratosaura mentalis</i>		1	14,28	12,5	-	-	-	-	-	-
Tropiduridae	<i>Tropidurus hispidus</i>		1	14,28	12,5	-	-	-	-	-	-
Teiidae	<i>Ameivula</i> sp.		-	-	-	3	30	25	-	-	-
	<i>Ameiva ameiva</i>		-	-	-	1	10	8,33	-	-	-
<b>Anura</b>											
Leptodactylidae	<i>Leptocdactylus</i> sp.		1	14,28	12,5	-	-	-	-	-	-
Hylidae	<i>Corythomantis greeningi</i>		-	-	-	2	20	16,66	-	-	-
Leiuperidae	<i>Pleurodema diplolister</i>		-	-	-	2	20	16,66	-	-	-
<b>Total</b>			8	114,26	100	12	120	100	1	100	100

Fonte: Autoria própria, 2021

## 5.2. AMPLITUDE E SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS

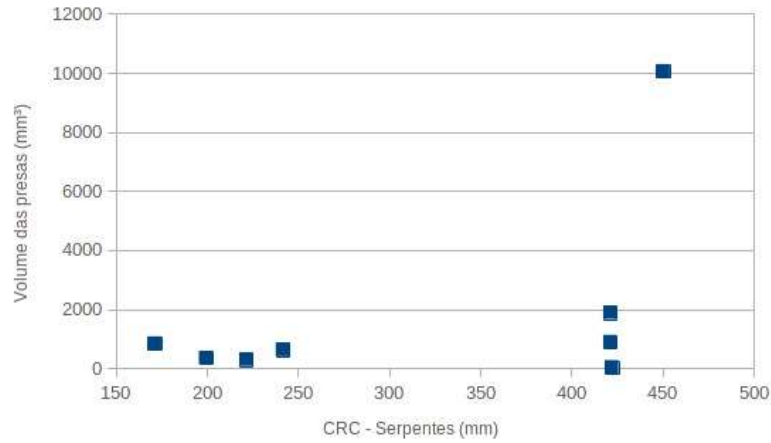
A amplitude de nicho alimentar gerada pelo Índice padronizado de Levin's para *T. almae* foi de BA = 0,86; ao passo que para *T. phoenix* foi de BA = 0,79.

A sobreposição de nichos calculada pelo índice de Pianka entre *T. almae* e *T. phoenix* foi de  $\alpha = 0,24$ ; entre machos e fêmeas de *T. almae* foi de  $\alpha = 0,25$  e  $\alpha = 0,38$  entre machos e fêmeas de *T. phoenix*. Mesmo que *T. sertanejo* tenha apresentado apenas uma presa em sua composição alimentar, a sobreposição entre ela e *T. phoenix* foi calculada, devido ao item (*Lygodactylus klugei*) ser predado por ambos. O índice de Pianka entre as duas espécies foi de  $\alpha = 0,21$ .

## 5.3. CORRELAÇÃO DE TAMANHO PRESAS/PREDADOR

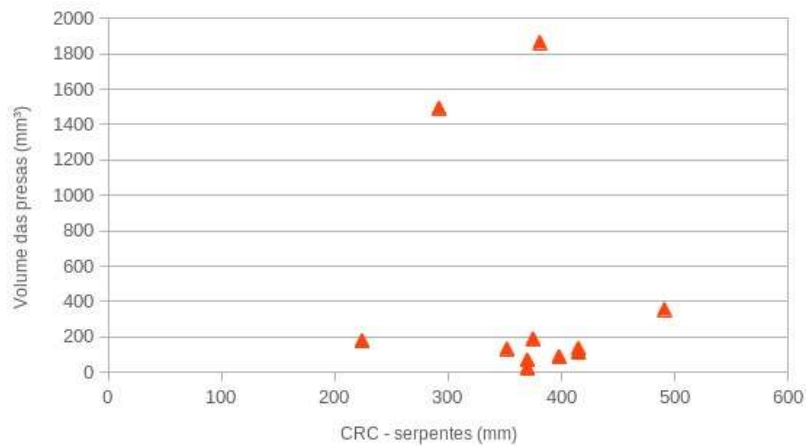
A correlação entre o tamanho das serpentes (CRC) e o tamanho de suas presas (Volume) não foram significativas em ambas as espécies de *Thamnodynastes*; *T. almae* ( $r^2 = 0,24$ ;  $n = 7$ ) (Figura 6) e *T. phoenix* ( $r^2 = 0,03$ ;  $n = 10$ ) (Figura 7).

**Figura 6:** Regressão linear para o volume das presas em função do comprimento rostro-cloacal (CRC) dos predadores em *Thamnodynastes almae*. O nível de significância foi  $p < 0.05$ .



Fonte: Autoria própria, 2021

**Figura 7:** Regressão linear para o volume das presas em função do comprimento rostro-cloacal (CRC) dos predadores em *Thamnodynastes phoenix*. O nível de significância foi  $p < 0.05$ .



Fonte: Autoria própria, 2021

## 6 DISCUSSÃO

### 6.1. COMPOSIÇÃO DE DIETA

Corroborando com a maioria dos trabalhos sobre serpentes do gênero *Thamnodynastes*, a dieta das três espécies (*T. almae*, *T. phoenix* e *T. sertanejo*) analisadas neste trabalho é composta exclusivamente por vertebrados ectotérmicos (anuros e lagartos) (RUFFATO; DI-BERNARDO; MASCHIO, 2003; MOYA; MAFFEI, 2012; BELLINI; GIRAUDO; ARZAMENDIA, 2014; DORIGO et al., 2014; GOMES, 2016; EVERSOLE et al., 2016; PERGENTINO; RIBEIRO, 2017; CARRILLO, 2017; PROTÁZIO et al., 2017). No entanto, divergindo de estudos anteriores sobre dieta em geral, de algumas espécies do grupo, onde os anuros são as principais presas dessas serpentes (RUFFATO; DI-BERNARDO; MASCHIO, 2003; BELLINI; GIRAUDO; ARZAMENDIA, 2014), esse estudo apontou os lagartos como principal item alimentar (87,5% em *T. almae*, 66,66% em *T. phoenix* e 100% em *T. sertanejo*).

A Caatinga apresenta algumas condições que podem dificultar o encontro dos anfíbios com as serpentes, como uma certa imprevisibilidade em suas precipitações (RODRIGUES, 2003; GARDA et al., 2013) e uma baixa riqueza desses animais em algumas regiões com condições menos favoráveis (STEIN, 2015); tendo em vista que a temperatura e a disponibilidade de água são fatores que restringem a distribuição dos anuros (BUCKLEY; JETZ, 2007). Em contrapartida, de modo geral, pode-se considerar que a fauna de lagartos responde positivamente, em termos de abundância e atividade, às ecorregiões propostas para a Caatinga (DELFIM, 2012).

Fatores abióticos como pluviosidade (que está indiretamente associada à disponibilidade de presas), podem interferir nos padrões de atividade das serpentes ao longo do ano, porém são escassas as informações sobre as espécies na região Neotropical (HENDERSON; DIXON; SOINI, 1978; VITT, 1987; GIBBONS; SEMLITSCH, 1987; MARTINS; OLIVEIRA, 1998).

A região semiárida brasileira, onde a Caatinga se encontra, apresenta como característica marcante, apenas duas estações: a chuvosa, com duração de três a cinco meses e a estação seca, com intervalo de sete a nove meses (DE MOURA, 2007; MARENGO, 2011). Este estudo não encontrou relação entre a seleção de presa na dieta das *Thamnodynastes* e as duas estações presentes na Caatinga, já que tanto anfíbios quanto lagartos foram predados nos dois períodos com diferenças pluviométricas. No entanto, a grande maioria das atividades predatórias em *T. almae*

aconteceu na estação chuvosa, enquanto que em *T. phoenix* as atividades foram predominantes na estação seca. Como para *T. sertanejo* só obteve-se uma presa identificada, não houve essa associação.

Importantes aspectos podem determinar a estruturação das comunidades de serpentes coexistentes; como efeitos ecológicos recentes independentes da filogenia (HENDERSON; DIXON; SOINI, 1979; VANGILDER; VITT, 1983) e traços ecológicos previstos com base na filogenia (CADLE; GREENE, 1993; VITT; PIANKA, 2005; COLSTON; COSTA; VITT, 2010). Diante disso, o presente estudo aponta uma aparente atuação de ambos fatores na composição alimentar das *Thamnodynastes* em análise, tanto pela predisposição compartilhada entre as serpentes do grupo por predação de vertebrados ectotérmicos (fator filogenético) quanto pela maior frequência de lagartos na dieta, que é a presa mais bem distribuída na Caatinga (fator ecológico). Dados que reafirmam os argumentos do trabalho de França et al. (2008) que também associou esses agentes.

Apenas o lagarto *Lygodactylus klugei* foi identificado como presa nos conteúdos de *Thamnodynastes sertanejo*; aparentemente devido à baixa quantidade de exemplares depositados na coleção, levando em conta a proporção de conteúdos achados nas outras duas espécies que tinham mais que o dobro (*T. almae*) e mais que o triplo (*T. phoenix*) de espécimes analisadas que *T. sertanejo*. *Lygodactylus klugei* é um lagarto de pequeno porte da Caatinga, com hábitos diurnos, estritamente arborícolas (SMITH; MARTIN; SWAIN, 1977), o que facilita o encontro com *T. sertanejo* que também possui hábitos arbóreos e noturno (BAILEY; THOMAS; SILVA JR., 2005).

Ainda que escassos, estudos prévios já indicavam um caráter generalista na composição da dieta de *T. phoenix*, ocorrendo em sua expressiva maioria a predação de lagartos e anfíbios (GUEDES, 2006; PERGENTINO; RIBEIRO, 2017; DA-SILVA et al., 2018; MORAIS et al., 2021). Existe também registro de canibalismo na espécie (MORAIS et al., 2020), validando ainda mais seu traço generalista.

O item alimentar mais abundante na dieta de *T. phoenix* foi *Ameivula* sp. (25%); as espécies desse gênero de lagarto são comuns e bem distribuídas na Caatinga, habitando diversos ambientes. Assim como outros teídeos, são diurnos e possuem elevados níveis de atividade, movimentando-se continuamente em busca de alimento (VITT; PIANKA, 2004), o que provavelmente facilita sua predação por *T. phoenix*, pois a mesma também está presente em todas as porções e em todos os

tipos de vegetação da Caatinga (GUEDES, 2006). Além das convergências de ampla distribuição e de uso de microhabitats entre presa e predador, a presença e abundância desses lagartos na dieta de *T. phoenix* pode indicar um hábito também diurno desta espécie, divergindo de *T. almae* e *T. sertanejo*, que são noturnas.

*Corythomantis greeningi* e *Pleurodema diplolister*, ambas com 16,66%, ocuparam simultaneamente o segundo item mais consumido por *T. phoenix*, atestando a anurofagia dentro da espécie (PERGENTINO; RIBEIRO, 2017), bem como o forrageamento perto de ambientes aquáticos com abundância de presas (VANGILDER; VITT, 1983; VITT, 1987; JENNINGS et al., 1992).

Considerando que há uma carência de estudos que impossibilita comparações da sua ecologia alimentar, *T. almae* exibiu uma preferência considerável por lagartos em sua atividade predatória, sendo *Phyllopezus pollicaris* (25%) e *Hemidactylus brasilianus* (25%) os itens mais frequentes em sua dieta. Ambos lagartos são noturnos e estão associados em grande ou pequena medida a fendas de grandes afloramentos rochosos e a troncos e galhos caídos (VANZOLINI; RAMOS-COSTA; VITT, 1980; SILVA; ARAÚJO, 2008; ANDRADE, 2018), o que vai de encontro com o hábito semi-arborícola e noturno, também associado a fitofisionomias xerófilas com solos rochosos e inselbergs de *T. almae* (FRANCO; FERREIRA, 2002; GUEDES, 2010; COELHO et al., 2013).

*Leptodactylus* sp. foi o único anfíbio encontrado na composição alimentar da *T. almae*. Anuros do gênero *Leptodactylus* são comuns e amplamente distribuídos na Caatinga (RODRIGUES, 2003) e já foram registrados como item alimentar de *Thamnodynastes* em estudos anteriores (RUFFATO; DI-BERNARDO; MASCHIO, 2003; DORADO-RODRIGUES et al., 2012; BELLINI; ARZAMENDIA; GIRAUDO, 2013; EVERSOLE et al., 2016; PERGENTINO; RIBEIRO, 2017; THALER et al., 2018), sustentando uma predação recorrente de presas desse gênero por serpentes do grupo.

## 6.2. AMPLITUDE DE NICHO E SOBREPOSIÇÃO DE DIETA

Mesmo que calculada, as análises em relação a sobreposição de nicho entre *T. phoenix* e *T. sertanejo* não seriam esclarecedoras, posto que apenas uma presa de *T. sertanejo* foi utilizada para a avaliação. Portanto as argumentações subsequentes restringem-se às espécies *T. almae* e *T. phoenix*.

Tanto *T. almae* quanto *T. phoenix* apresentaram índices de amplitude de nicho alimentar próximos a 1, o que indicam uma dieta mais generalista do que especialista, como já indicava a variedade de suas composições alimentares apresentadas nesse estudo. O índice de sobreposição foi baixo todas as vezes em que foi calculado, indicando uma baixa sobreposição de dieta tanto entre macho e fêmea de cada espécie, quanto entre as duas espécies de *Thamnodynastes*. A baixa sobreposição parece se conservar entre os taquimeníneos (BERNARDE; KOKUBUM; MARQUES, 2000). Estes resultados divergem do estudo de Bellini, Giraudo e Arzamendia (2014), que também analisaram espécies simpátricas de *Thamnodynastes* e obtiveram altos índices de sobreposição. Vale ressaltar que tanto a amplitude quanto a sobreposição foram calculadas a nível de espécie das presas, e que, portanto, o termo generalista segue neste sentido, visto que a nível de grupo animal, as *Thamnodynastes* analisadas predaram apenas lagartos e anuros, ocasião em que o termo não seria tão oportuno.

Por apresentar hábitos terrestres e forragear em vários ambientes na Caatinga, *T. phoenix* possui diferenças ecológicas em relação à *T. almae*, que é semiarbóricola e está associada a fitofisionomias xerófilas com solos rochosos e inselbergs (GUEDES, 2006, 2010). Além disso, a possível atividade diurna da *T. phoenix* (indicada por predação de teídeos) aumenta as chances de predação de presas distintas, das quais a *T. almae* não teria acesso, por ser uma espécie de hábitos noturnos.

Mesmo compartilhando caracteres entre si, por serem congêneres (DARWIN'S, 1859), essas diferenças ecológicas possibilitam o encontro desses animais com presas distintas. Portanto, pode-se afirmar que a disponibilidade de presas distintas e uma certa diferença de hábitos e uso de microhabitats entre essas duas espécies analisadas tiveram influência direta nos resultados obtidos para a amplitude de nicho alimentar e sobreposição de dieta (ELTON, 1946; PIANKA 1973; SCHOENER, 1983; TEIXEIRA; FONSECA, 2003).

### **6.3. RELAÇÃO CRC E VOLUME DE PRESA**

Nenhuma correlação entre o tamanho da serpente e a presa foi significativa para as duas *Thamnodynastes* averiguadas, não havendo nenhuma tendência de que quanto maior a serpente maior a presa ingerida, reforçando o estudo de Ruffato, Di-Bernardo e Maschio (2003) sobre *T. strigatus*.

Vale ressaltar que o estado de digestão avançado apresentado por algumas presas pode ter prejudicado a avaliação dessas correlações. Posto isso, *T. almae* e *T. phoenix* parecem apresentar uma estratégia de predação oportunista, ingerindo presas de diversos tamanhos, preferencialmente de pequeno porte, como já registrado em *Thamnodynastes* (RUFFATO; DI-BERNARDO; MASCHIO, 2003; WINKLER et al., 2011; MAFFEI; ROLIM; JORGE, 2011; PROENÇA; MORAES; ZAWADZKI, 2015; PERGENTINO; RIBEIRO, 2017; DA-SILVA et al., 2018; KOCH; SILVA-SOARES; MÔNICO, 2018) e em outras serpentes (SHINE, 1977; GODLEY; MCDIARMIND; ROJAS, 1984; HENDERSON; SCHWARTZ; NOESKE-HALIN, 1987; ROWE; CAMPBELL; GILLINGHAM, 2000).

A predação de presas pequenas teria um custo menor em relação ao seu conteúdo energético e trariam menos riscos ao predador, quando comparado ao custo de captura e ingestão de presas grandes (SHINE, 1977). Ainda que Schoener (1971) tenha sugerido na teoria de forrageio que, tendo acesso a presas de tamanhos variados, os predadores potencializam a eficiência de seu forrageio selecionando as presas maiores. Desta forma, *T. almae* e *T. phoenix* teriam adotado a estratégia tanto por oportunismo e menor custo energético, quanto por uma certa escassez de presas de variados tamanhos na Caatinga.

## 7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em vista dos resultados alcançados e dos argumentos apresentados, o presente estudo mostra-se relevante para o conhecimento de espécies de serpentes simpátricas da Caatinga, definindo *Thamnodynastes almae* e *Thamnodynastes phoenix* como espécies predadoras de vertebrados ectotérmicos de caráter generalista, com preferência alimentar por lagartos, sem sobreposição de nicho significativa entre elas.

Por apresentar lagartos diurnos em sua composição alimentar, este estudo também propõe um hábito diurno para a *T. phoenix*, além do hábito noturno já mencionado na literatura e reafirmado neste trabalho.

É imprescindível a realização de novos estudos acerca das serpentes *Thamnodynastes* presentes em outras áreas na Caatinga, principalmente para *Thamnodynastes sertanejo*, uma vez que este trabalho pouco acrescentou sobre sua ecologia alimentar.



## REFERÊNCIAS

- AB'SABER, A. N. **O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras**. Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia, 1974.
- ANDRADE, M. J. M. **Ecologia comportamental de *Hemidactylus agrius* Vanzolini, 1978 e *H. brasiliensis* (Amaral, 1935) (Squamata: Gekkonidae) em diferentes fitofisionomias de caatinga no nordeste do Brasil**. 2018.
- ANDRADE-LIMA, D. **Vegetação: Atlas Nacional do Brasil**. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), 1966.
- ARIAS, F. et al. **Two new species of *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) from the Caatinga, northwest of Brazil**. Zootaxa, 2787, 37-54. 2011.
- BAILEY, J. R. **A redescription of the snake *Calamodontophis paucidens***. Copeia, v. 1966, n. 4, p. 885-886, 1966.
- BAILEY, J. R. **Notes on the genus *Thamnodynastes***. 1º Simpósio Internacional sobre Serpentes em Geral e Artrópodos Peçonhentos, São Paulo, Brazil. Abstract, 1981.
- BAILEY, J. R. **The synthetic approach to colubrid classification**. Herpetologica, v. 23, n. 2, p. 155-161, 1967.
- BAILEY, J. R., THOMAS, R. A.; SILVA JR., N. J. **A revision of the South American snake genus *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes, Colubridae, Tachymenini): I. Two new species of *Thamnodynastes* from Central Brazil and adjacent areas, with a redefinition of and neotype designation for *Thamnodynastes pallidus* (Linnaeus, 1758)**. Phyllomedusa: Journal of Herpetology, v. 4, n. 2, p. 83-101, 2005.
- BAILEY, J. R.; THOMAS, R. A. **A revision of the South American snake genus *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Serpentes: Colubridae, Tachymenini). II. Três novas espécies do norte da América do Sul, com mais descrições de *Thamnodynastes gambotensis* Pérez- Santos e Moreno e *Thamnodynastes ramonriveroi* Manzanilla e Sánchez**. Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales, 166, 7-27. 2007.
- BELLINI, G. P. et al. **Temperate Snake Community in South America: Is Diet Determined by Phylogeny or Ecology?**. PLoS One, v. 10, n. 5, 2015.
- BELLINI, G. P.; ARZAMENDIA, V.; GIRAUDO, A. R. **Ecology of *Thamnodynastes hypoconia* in subtropical-temperate South America**. Herpetologica, v. 69, n. 1, p. 67-79, 2013.
- BELLINI, G. P.; GIRAUDO, A. R.; ARZAMENDIA, V. **Comparative ecology of three species of *Thamnodynastes* (Serpentes, Dipsadidae) in subtropical-temperate South America**. The Herpetological Journal, v. 24, n. 2, p. 87-96, 2014.

BERNARDE, P. S. et al. **Diet of the colubrid snake, *Thamnodynastes strigatus* (Günther, 1858) from Paraná State, Brazil, with field notes on anuran predation.** Rev. Bras. Biol., São Carlos, v. 60, n. 4, p. 695-699, Nov. 2000.

BERNARDE, P. S.; ABE, A. S. **Hábitos alimentares de serpentes em Espigão do Oeste, Rondônia, Brasil.** Biota Neotropica, v. 10, n. 1, p. 167-173, 2010.

BERNARDE, P. S.; KOKUBUM, M. N. C; MARQUES, O. A. V. **Utilização de hábitat e atividade em *Thamnodynastes strigatus* (Günther, 1858) no sul do Brasil (Serpentes, Colubridae).** Museu Nacional, 2000.

BIOMAS, I. B. G. E. **sistema costeiro-marinho do Brasil: compatível com a escala 1: 250 000.** Rio de Janeiro: IBGE, 2019.

BÖHM, M. et al. **Correlates of extinction risk in squamate reptiles: the relative importance of biology, geography, threat and range size.** Global Ecology and Biogeography, v. 25, n. 4, p. 391-405, 2016.

BUCKLEY, L. B.; JETZ W. **Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness.** Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 274(1614), 1167-1173. 2007.

BURBRINK, F. T.; PYRON, R. A. **The taming of the skew: estimating proper confidence intervals for divergence dates.** Systematic Biology, v. 57, n. 2, p. 317-328, 2008.

BURGHARDT, G. M.; LAYNE, D. G.; KONIGSBERG, L. **The genetics of dietary experience in a restricted natural population.** Psychological Science, v. 11, n. 1, p. 69-72, 2000.

CABRAL, S. O. et al. **Dieta de lagartos e serpentes atropelados em rodovias do semiárido nordestino no estado do Rio Grande do Norte, RN.** 2019.

CADLE, J. E.; GREENE, H. W. **Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages.** Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago, p. 281-293, 1993.

CALDWELL M. W.; LEE M. S. Y. **A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East.** Nature 386: 705– 709. 1997.

CARRILLO, J. F. C. **Predation of *Thamnodynastes chaquensis* (Serpentes, Colubridae) upon *Elachistocleis matogrosso* (Anura, Microhylidae) in the Brazilian Pantanal.** Herpetology Notes, v. 10, p. 355-357, 2017.

COELHO, R. D. F. et al. **Overview of the distribution of snakes of the genus *Thamnodynastes* (Dipsadidae) in northeastern Brazil, with new records and remarks on their morphometry and pholidosis.** Herpetology Notes, v. 6, p. 355-360, 2013.

COELHO, R. D. F.; SALES, R. F. D.; RIBEIRO, L. B. **Sexual dimorphism, diet, and notes on reproduction in *Oxyrhopus trigeminus* (Serpentes: Colubridae) in the semiarid Caatinga of northeastern Brazil.** Phyllomedusa: Journal of Herpetology, v. 18, n. 1, p. 89-96, 2019.

COLSTON, T. J.; COSTA, G. C.; VITT, L. J. **Snake diets and the deep history hypothesis.** Biological Journal of the Linnean Society, v. 101, n. 2, p. 476-486, 2010.  
COOPER, W. **Tandem evolution of diet and chemosensory responses in snakes.** Amphibia-Reptilia, v. 29, n. 3, p. 393-398, 2008.

CORRÊA, D. N. **Ecologia alimentar das serpentes semi-aquáticas *Erythrolamprus jaegeri jaegeri* (Günter, 1858) e *Erythrolamprus poecilogyrus sublineatus* (Cope, 1860)(Serpentes, Dipsadidae) na região costeira do extremo sul do Brasil.** Dissertação de Mestrado. 2014.

COSTA, H.C.; BÉRNILS, R. S. **Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: Lista de espécies.** Herpetologia Brasileira. v. 7, n. 1, p. 27, 2018.  
DARWIN'S, C. **On the origin of species.** published on, v. 24, 1859.  
DA-SILVA E. G. et al. ***Thamnodynastes Phoenix* Diet.** Herpetological Review. 2018.

DE CASTRO, D. P. et al. **Herpetofauna of protected areas in the Caatinga VI: The Ubajara National Park, Ceará, Brazil.** Herpetology Notes, v. 12, p. 727-742, 2019.  
DE MOURA, M. S. B. et al. **Clima e água de chuva no Semi-Árido.** Embrapa Semiárido-Capítulo em livro científico (ALICE), 2007.

DE OLIVEIRA, C. R. et al. **Herpetofauna from a Caatinga area at Farias Brito municipality, Ceará State, Northeastern Brazil.** Herpetology Notes, v. 14, p. 135-146, 2021.

DELFIM, F. R. et al. **Riqueza e padrões de distribuição dos lagartos de domínio morfoclimático da caatinga.** 2012.

DIAS-SILVA, F. et al. **PREDATORY INTERACTION BETWEEN TWO ANURAN SPECIES WITH *Thamnodynastes chaquensis* (COLUBRIDAE) IN THE BRAZILIAN CERRADO.** Acta Biológica Colombiana, v. 26, n. 2, 2021.

DORADO-RODRIGUES, T. F. et al. **Circumstances and bioacoustics of the distress call of *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae) during predation by *Thamnodynastes chaquensis* (Serpentes: Dipsadidae) in the Brazilian Pantanal.** Salamandra, v. 48, p. 237-240, 2012.

DORIGO, T. A. et al. **New records of anuran predation by snakes of the genus *Thamnodynastes* Wagler, 1830 (Colubridae: Dipsadinae) in the Atlantic rainforest of southeastern Brazil.** Herpetology Notes, v. 7, p. 261-264, 2014.

DURÉ, M. I.; KEHR, A. I.; SCHAEFER, E. F. **Niche overlap and resource partitioning among five sympatric bufonids (Anura, Bufonidae) from northeastern Argentina.** Phyllomedusa: Journal of Herpetology, 8(1):27-39. 2009.

ELTON, C. **Competition and the structure of ecological communities.** The Journal of Animal Ecology, 54-68. 1946.

EVERSOLE, C. B. et al. **Natural history notes: *Thamnodynastes lanei*. Diet.** Herpetological Review 47(1): 155. 2016.

FERNANDES, M. F.; QUEIROZ, L. P. de. **Vegetação e flora da Caatinga.** Ciência e cultura, v. 70, n. 4, p. 51-56, 2018.

FERRAREZZI, H. **Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (Squamata) II. Família Colubridae.** Herpetologia no Brasil, v. 1, p. 81-91, 1994.

FRANÇA, F. G. R et al. **Phylogeny and ecology determine morphological structure in a snake assemblage in the Central Brazilian Cerrado.** Copeia, v. 2008, n. 1, p. 23-38, 2008.

FRANCO, F. L. et al. **A new species of *Thamnodynastes* from the open areas of central and northeastern Brazil (Serpentes: Dipsadidae: Tachymenini).** Salamandra, v. 53, n. 3, p. 339-350, 2017.

FRANCO, F. L. **Relações filogenéticas entre gêneros da tribo Tachymenini Bailey (1967)(Serpentes; Colubridae).** Tese de Doutorado. 2000.

FRANCO, F. L.; CINTRA, L.A.C.; LEMA, T. **A new species of *Calamodontophis Amaral, 1963* (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae) from southern Brazil.** South American Journal of Herpetology, v. 1, n. 3, p. 218-226, 2006.

FRANCO, F. L.; FERREIRA, T. G. **Descrição de uma nova espécie de *Thamnodynastes Wagler, 1830* (Serpentes, Colubridae) do nordeste brasileiro, com comentários sobre o gênero.** Phyllomedusa, 1, 57-74. 2002.

FRY, B. G. et al. **Evolution of an arsenal: structural and functional diversification of the venom system in the advanced snakes (Caenophidia).** Molecular & Cellular Proteomics, v. 7, n. 2, p. 215-246, 2008.

GALLARDO, J. M. **Observaciones biologicas sobre una falsa yarara" *Tomodon ocellatus*" Dumeril, Bibron et Dumeril (Reptilia, Ophidia).** 1972.

GARDA, A. A. et al. **Herpetofauna of protected areas in the caatinga I: Raso da Catarina Ecological Station (Bahia, Brazil).** Check List, v. 9, n. 2, p. 405-414, 2013.

GARDNER, M. G. et al. **Group living in squamate reptiles: a review of evidence for stable aggregations.** Biological Reviews, v. 91, n. 4, p. 925-936, 2016.

GIBBONS, J. W.; SEMLITSCH, R. D. **Activity patterns.** In: SEIGEL, R. A.; COLLINS, J. T.; NOVAK, S. S. eds. Snakes: ecology and evolutionary biology. New York, McGrawHill. p.184-209. 1987.

GODLEY, J. S.; MCDIARMIND, R. W.; ROJAS, N. N. **Estimating prey size and number in crayfish-eating snakes, genus *Regina*.** Herpetologica 40: 82-88. 1984.

GOMES, C. A. **Evolução dos hábitos de vida das serpentes da tribo Tachymenini**. 2016.

GREENE, H. W. **Dietary correlates of the origin and radiation of snakes**. American Zoologist, v. 23, n. 2, p. 431-441, 1983.

GREENE, H. W. **Snakes: the evolution of mystery in nature**. Univ of California Press, 1997.

GREENE, H. W.; JAKSIC, F. M. **The feeding behavior and natural history of two Chilean snakes, *Philodryas chamissonis* and *Tachymenis chilensis* (Colubridae)**. Revista Chilena de Historia Natural 65: 485-493.1992.

GUEDES, T. B. **Estrutura da comunidade de serpentes de uma área de Caatinga do Nordeste Brasileiro**. Unpublished MStHesis, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2006.

GUEDES, T. B. **Geographic distribution: *Thamnodynastes almae***. Herpetological Review, v. 41, n. 2, p. 245, 2010.

HALPERN, M. **Nasal chemical senses in reptiles: structure and function**. In: Gans C, Crews D, eds. Biology of Reptilia. Chicago, IL: University of Chicago Press. 1992.

HENDERSON, R. W., SCHWARTZ, A.; NOESKE-HALIN, T. A. **Food habits of three colubrid tree snakes (genus *Uromacer*) on Hispaniola**. Herpetologica 43: 241-248. 1987.

HENDERSON, R. W.; DIXON, J. R.; SOINI, P. **On the seasonal incidence of tropical snakes**. Milwaukee Public Museum, 1978.

HENDERSON, R. W.; DIXON, J. R.; SOINI, P. **Resource partitioning in Amazonian snake communities**. Milwaukee Public Museum, 1979.

HUEY, R. B.; PIANKA, E. R. **Ecological consequences of foraging mode**. Ecology, v. 62, n. 4, p. 991-999, 1981.

HURLBERT, S. H. **The measurement of niche overlap and some relatives**. Ecology, v. 59, n. 1, p. 67-77, 1978.

HYSLOP, E. J. **Stomach contents analysis - a review of methods and their application**. Journal of Fish Biology 17:411-429.1980.

JENNINGS, W. B.; BRADFORD, D.F.; JOHNSON, F. **Dependência da cobra-liga *Thamnophis elegans* em anfíbios na Serra Nevada da Califórnia**. Journal of Herpetology 26: 505- 508.1992.

KEMBEL, S. W. **Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests**. Ecology letters, v. 12, n. 9, p. 949-960, 2009.

KING, R. B. **Predicted and observed maximum prey size–snake size allometry.** *Functional Ecology*, v. 16, n. 6, p. 766-772, 2002.

KOCH E. D.; SILVA-SOARES T.; MÔNICO A. T. ***THAMNODYNASTES AFF. NATTERERI* (Jararaca-de-tapete). DIET.** *Herpetological Review*. 49. 2018.

LEITE, A. K. et al. **Composição e riqueza da herpetofauna no semiárido do município de Nordestina, no Nordeste do estado de Bahia, Brasil.** *Biotemas*, v. 32, n. 4, p. 63-78, 2019.

LILLYWHITE, H. B. **Temperature, Energetics, and Physiological Ecology.** *Snakes, Ecology and evolutionary biology*, p. 422-477, 1987.

MAFFEI, F.; ROLIM, D. C.; JORGE, J. **Natural history notes: *Thamnodynastes hypoconia*. Diet.** *Herpetological Review* 42(4): 620. 2011.

MARENGO, J. A. et al. **Variabilidade e mudanças climáticas no semiárido brasileiro.** *Recursos hídricos em regiões áridas e semiáridas*, v. 1, p. 385-422, 2011.

MARTINS, M.; OLIVEIRA, M. E. **Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil.** *Herpetological Natural History*, v. 6, n. 2, p. 78-150, 1998.

MESQUITA, P. C. M. D. **História natural das serpentes *Oxibelis aeneus* (Wagler, 1824) (Squamata, Colubridae) e *Philodryas nattereri* Steindachner, 1870 (Squamata, Dipsadidae) em domínio de caatinga no estado do Ceará.** 110 f. Dissertação (Mestrado em ecologia e recursos naturais)- Universidade Federal do Ceará, Fortaleza-CE, 2010.

MIKALOUSKAS, J. S.; SANTANA, D. O.; FERRARI, S. F. **Lizard predation *Tropidurus hispidus* (Squamata, Tropiduridae) by false coral snake *Oxyrhopus trigeminus* (Squamata, Dipsadidae) in the Caatinga, in northeastern Brazil.** *Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza*, v. 1, n. 1, 2017.

MORAIS, E. et al. **HÁBITO ALIMENTAR DE *THAMNODYNASTES PHOENIX* Franco, Trevine, Montingelli & Zaher, 2017 (SERPENTES: DIPSADIDAE) NA RPPN FAZENDA ALMAS, UMA ÁREA DE CAATINGA ARBÓREA, ESTADO DA PARAÍBA, NORDESTE DO BRASIL.** In: ANAIS DO IX CONGRESSO BRASILEIRO DE HERPETOLOGIA, 2019, Campinas. Anais eletrônicos... Campinas, Galoá, 2019. Disponível em: <<https://proceedings.science/cbh-2019/papers/habito-alimentar-de-thamnodynastes-phoenix-franco--trevine--montingelli---zaher--2017--serpentes--dipsadidae--na-rppn-fa>> Acesso em: 16 abr. 2021.

MORAIS, M. S. R. et al. **First record of cannibalism in *Thamnodynastes phoenix* Franco, Trevine, Montingelli & Zaher, 2017 (Serpentes, Colubridae).** *Herpetozoa*, v. 33, p. 17, 2020.

- MOYA, G. M.; MAFFEI, F. **Predation on *Dendropsophus elianeae* (Napoli & Caramaschi, 2000)(Anura: Hylidae) by *Thamnodynastes hypoconia* (Cope, 1860)(Squamata: Colubridae)**. Herpetology Notes, p. 261-262, 2012.
- MUSHINSKY H. R. **Foraging ecology**, p. 302-334. In: SEIGEL R A, COLLINS J T E NOVAK S S (Eds), Snakes: Ecology and Evolutionary Biology, New York: McGraw-Hill Publishing Co., 529 p. 1987.
- OLIVEIRA, F. A. et al. **Variação geográfica na ecologia de *tantilla melanocephala* (serpentes: colubridae), em áreas de caatinga e floresta atlântica do nordeste na região neotropical**. 2016.
- OLIVEIRA, J. L.; BORGES, M.; MARQUES, O. A. V. ***Gomesophis brasiliensis* (NCN). Reproduction and diet**. Herpetology Review, v. 34, p. 251-252, 2003.
- OLIVEIRA, R. B. de et al. **Dieta e comportamento alimentar da Cobra-nariguda *Istrophis dorbignyi* (Dumeril, Bibrón & Duméril, 1854), no litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil**. Cuadernos de Herpetología, v. 14, 2001.
- PERGENTINO, H. E. S.; RIBEIRO, L. B. **Anurophagy by the snake *Thamnodynastes phoenix* (Squamata: Dipsadidae: Tachymenini) in dry forested areas of Northeastern Brazil**. Herpetology Notes, v. 10, p. 597-600, 2017.
- PIANKA, E. R. **Resource acquisition and allocation among animals**. Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use. Blackwell Scientific Publishers, Oxford, UK, p. 300-314, 1981.
- PIANKA, E. R. **The structure of lizard communities**. Annual review of ecology and systematics, v. 4, n. 1, p. 53-74, 1973.
- PRADO, D. E. **As caatingas da América do Sul**. In: LEAL, R. I.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Eds.) Ecologia e conservação da Caatinga. Recife: Ed. Universitária da UFPE, 2003.
- PROENÇA H.C.; MORAES R. L.; ZAWADZKI C. H. ***Thamnodynastes strigatus* (Corredeira). DIET**. Herpetological Review. 46. 651-652. 2015.
- PROTÁZIO, A. S. et al. ***Thamnodynastes pallidus* (Serpentes: Dipsadidae) predation on *Boana semilineata* (Anura: Hylidae) in fragment of Atlantic Forest, northeastern Brazil**. Herpetology Notes, v. 10, p. 521-523, 2017.
- RÊGO, B. P. et al. **Ecologia de uma Taxocenose de Serpentes em área serrana de Caatinga, Nordeste brasileiro: Primeira aproximação**. 2015.
- RODRIGUES, M. T. **Herpetofauna da Caatinga**. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Ed.). Ecologia e Conservação da Caatinga. 1 ed. Recife: Ed. Universitária da UFPE, p. 181-236, 2003.
- ROWE, J. W.; CAMPBELL, K. C.; GILLINGHAM, J. C. **Diet of the ribbon snake on Beaver Island, Michigan: temporal variation and the relationship of prey size to predator size**. Herpetological Natural History 7: 145-152. 2000.

- RUFFATO, R.; DI-BERNARDO, M.; MASCHIO, G. F. **Dieta de *Thamnodynastes strigatus* (Serpentes: Colubridae) no sul do Brasil**. Phyllomedusa 2: 27–34. 2003.
- SANTANA, D. O.; TEIXEIRA, A. A. M. **Predation of the lizard *Tropidurus hispidus* (Squamata, Tropiduridae) by the vine snake *Oxybelis aeneus* (Serpentes: Colubridae) in the Caatinga, northeastern Brazil**. Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza, v. 4, p. 01-06, 2020.
- SAZIMA, I.; MARQUES, O.; BIZERRA, A. **Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from south-eastern Brazil**. Amphibia-Reptilia, v. 26, n. 1, p. 33-38, 2005.
- SCHOENER, T. W. **Field experiments on interspecific competition**. American Naturalist. 240-285. 1983.
- SCHOENER, T. W. **Theory of feeding strategies**. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 69-404.1971.
- SHINE, R. **Australian snakes: a natural history**. Reed, Sydney. New South Wales, Australia, 1991.
- SHINE, R. H. **diets and sympatry in snakes: a study from Australia**. Canadian Journal of Zoology 55: 1118-1128. 1977.
- SILVA, J. M. C. et al. **“The Caatinga: understanding the challenges”** In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (eds.) Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America. Cham: Springer International Publishing, p. 3-19, 2017.
- SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. **Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America**. Cahm: Springer International Publishing, 2017.
- SILVA, V. N.; ARAÚJO, A. F. B. **Ecologia dos lagartos brasileiros**. 1. ed. Technical Books. Rio de Janeiro, 271p. 2008.
- SMITH, H. M.; MARTIN, R. L.; SWAIN, T. A. **A new genus of two new species of south American geckos (Reptilia: Lacertilia)**. Papeis Avulso de Zoologia, São Paulo, v. 30, p. 195- 213, 1977.
- SOARES, V, O.; ALMEIDA, N. O. **O bioma caatinga sob a percepção da paisagem e a dinâmica da agricultura**. Revista Geográfica de América Central, v. 2, n. 47, p. 1–15, 2011.
- SOUSA, Í. T. F. D. (2018). **Diversidade e ecologia espaço-temporal de uma taxocenose de lagartos e serpentes em uma área da Caatinga, Nordeste Brasileiro**. 2018.
- STEIN, M. G. **Biogeografia e conservação dos anfíbios da Caatinga**. 2015.
- TABARELLI, M. et al. **Caatinga: legado, trajetória e desafios rumo à sustentabilidade**. Ciência e Cultura, v. 70, n. 4, p. 25-29, 2018.



TEIXEIRA R. L.; FONSECA F. R. **Tópicos ecológicos de *Leposoma scincoides* (Sauria, Gymnophthalmidae) da região de Mata Atlântica de Santa Teresa, Espírito Santo, sudeste do Brasil.** Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão 15: 17- 28. 2003.

THALER R. et al. **Predation on *Leptodactylus fuscus* by *Thamnodynastes strigatus*.** Herpetological Review. 49. 764. 2018.

TOFT, C. A. **Resource partitioning in amphibians and reptiles.** Copeia, p. 1-21, 1985.

TREVINE, V. C. et al. **A new species of em*Thamnodynastes*em Wagler, 1830 from western Amazonia, with notes on morphology for members of the em*Thamnodynastes*em empallidus/em group (Serpentes, Dipsadidae, Tachymenini).** Zootaxa, v. 4952, n. 2, p. zootaxa. 4952.2. 2-zootaxa. 4952.2. 2, 2021.

TREVINE, V. C. **Sistemática da tribo Tachymenini Bailey, 1967 (Serpentes, Dipsadidae, Xenodontinae).** Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. 2017.

VANGILDER, L. D.; VITT, L. J. **Ecology of a snake community in northeastern Brazil.** *Amphibia-Reptilia*, v. 4, n. 2, p. 273-296, 1983.

VANZOLINI, P. E. **Distributional patterns of South American lizards.** In: Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns: 12-16 January 1987. Academia Brasileira de Ciências, p. 317-342. 1988.

VANZOLINI, P. E. **Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, northeastern Brasil.** 1974.

VANZOLINI, P. E. **On the lizards of a Cerrado-Caatinga contact: evolutionary and zoogeographical implications (Sauria).** 1976.

VANZOLINI, P. E.; RAMOS-COSTA, A. M. M.; VITT, L. J. **Répteis das caatingas.** Academia Brasileira de Ciências, 1980.

VELLOSO, A. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; PAREYN, F. G. C. **Ecorregiões propostas para o bioma Caatinga.** Recife: Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental, The Nature Conservancy do Brasil, 2002.

VIDAL, S. C. **Alimentación de los ofidios de Uruguay.** Asociación herpetológica española, 2002.

VINCENT, S. E. et al. **Morphological integration and adaptation in the snake feeding system: a comparative phylogenetic study.** Journal of Evolutionary Biology, v. 19, n. 5, p. 1545-1554, 2006.

VITT, L. J. **Comunidades.** In: **Snakes: ecology and evolutionary biology**, p. 335-365. Seigel, R.A., Collins, J.T., Novak, S.S., Eds., New York, McGraw-Hill Publishing. 1987.

VITT, L. J. et al. **History and the global ecology of squamate reptiles**. The American Naturalist, v. 162, n. 1, p. 44-60, 2003.

VITT, L. J., & PIANKA, E. R. **Historical patterns in lizard ecology: What teiids can tell us about lacertids**. In V. Pérez-Mellado, N. Riera, & A. Perera. (Eds.), The biology of lacertid lizards: Evolutionary and ecological perspectives (pp. 139-157). Maó (Menorca): Illes Balears: Institut Menorquí d'Estudis. 2004.

VITT, L. J.; PIANKA, E. R. **Deep history impacts present-day ecology and biodiversity**. Proceedings of the National Academy of Sciences, v. 102, n. 22, p. 7877-7881, 2005.

WEBB, J. K.; SHINE, R. **Dietary habits of Australian blindsnakes (Typhlopidae)**. Copeia, p. 762-770, 1993.

WINKLER, F. J. M. et al. **New records of anuran prey for *Thamnodynastes strigatus* (Günther, 1858)(Serpentes: Colubridae) in a high-elevation area of southeast Brazil**. Herpetology Notes, v. 4, p. 123-124, 2011

ZAHER H.; YOUNG P. S. **As coleções ecológicas brasileiras: panomara e desafios**. Cienc. Cult. 55(3): 24-26. 2003.

ZAHER, H. et al. **Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa**. Papéis Avulsos de Zoologia, v. 49, n. 11, p. 115-153, 2009.

ZAHER, H. **Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes: with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes**. Bulletin of the AMNH; no. 240. 1999.

ZARET, T. M.; RAND, A. S. **Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle**. Ecology, 52: 336-342. 1971.

**ANEXO A - Relação dos espécimes analisados**

*Thamnodynastes phoenix*. **Pernambuco:** Cabrobó: MFCH 1871; MFCH 1872; MFCH 1873; MFCH 1874; MFCH 1875; MFCH 1876; MFCH 1877; MFCH 1878; MFCH 1879; MFCH 1882. Custódia: MFCH 1901; MFCH 4152; MFCH 4157. Floresta: MFCH 1880; MFCH 1881; MFCH 1883; MFCH 1884; MFCH 1885; MFCH 1897; MFCH 1899; MFCH 3357. Ibimirim: MFCH 3710; MFCH 3886. Petrolina: MFCH 1902; MFCH 1903; MFCH 1905; MFCH 1906; MFCH 1907; MFCH 1908; MFCH 1909. Salgueiro: MFCH 1886; MFCH 1887; MFCH 1900; MFCH 3403; MFCH 3404; MFCH 3405; MFCH 3406; MFCH 3407; MFCH 3408; MFCH 3425; MFCH 3698. Sertânia: MFCH 1888; MFCH 1889; MFCH 1895; MFCH 1896; MFCH 5464. Terra Nova: MFCH 4035. **Bahia:** Campo Formoso: MFCH 3963; MFCH 4184; MFCH 5509. Juazeiro: MFCH 5528. Sobradinho: MFCH 4738; MFCH 4741. Umburanas: MFCH 5508. **Ceará:** Mauriti: MFCH 1890; MFCH 1891; MFCH 1892; MFCH 1893; MFCH 1894; MFCH 1898. **Piauí:** Curral Novo do Piauí: MFCH 4390.

*Thamnodynastes almae*. **Pernambuco:** Cabrobó: MFCH 1847; MFCH 1862. Custódia: MFCH 1848; MFCH 1863; MFCH 1864. Floresta: MFCH 1849; MFCH 1850; MFCH 1851; MFCH 1852; MFCH 1855; MFCH 1856; MFCH 1857; MFCH 1858; MFCH 1859; MFCH 1860; MFCH 1861; MFCH 1865; MFCH 1868; MFCH 1869; MFCH 3707. Ibimirim: MFCH 3492; MFCH 3535. Salgueiro: MFCH 1867. Sertânia: MFCH 1853; MFCH 1854; MFCH 1866. **Bahia:** Campo Formoso: MFCH 3937. **Ceará:** Brejo Santo: MFCH 3244; MFCH 3590; MFCH 3822; MFCH 3823; MFCH 3824; MFCH 3825; MFCH 3826. **Paraíba:** Monteiro: MFCH 3992. São José de Piranhas: MFCH 1870; MFCH 3882.

*Thamnodynastes sertanejo*. **Pernambuco:** Cabrobó: MFCH 1910; MFCH 1913; MFCH 1915; MFCH 1918. Custódia: MFCH 1911; MFCH 1912. Salgueiro: MFCH 1914; MFCH 1921. Sertânia: MFCH 1917; MFCH 1919; MFCH 1920; MFCH 1922. Terra Nova: MFCH 1916; MFCH 3278. **Ceará:** Brejo Santo: MFCH 3281.