



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO
MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

FRANCISCA LUANA DA SILVA SOUSA

**DESVENDANDO O SOM DO CHOCALHO DA CASCABEL SUL-AMERICANA:
AS EMISSÕES SONORAS VARIAM ENTRE AS SUBESPÉCIES DE
CROTALUS DURISSUS?**

MOSSORÓ

2023

FRANCISCA LUANA DA SILVA SOUSA

**DESVENDANDO O SOM DO CHOCALHO DA CASCABEL SUL-AMERICANA:
AS EMISSÕES SONORAS VARIAM ENTRE AS SUBESPECIES DE
CROTALUS DURISSUS?**

Dissertação de mestrado apresentada Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Linha de Pesquisa: Ecologia e conservação de ecossistemas terrestres.

Orientador: Daniel Cunha Passos, Prof. Dr.
Coorientadora: Milena Wachlevski Machado, Profa. Dra.

MOSSORÓ

2023

© Todos os direitos estão reservados a Universidade Federal Rural do Semi-Árido. O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade do (a) autor (a), sendo o mesmo, passível de sanções administrativas ou penais, caso sejam infringidas as leis que regulamentam a Propriedade Intelectual, respectivamente, Patentes: Lei nº 9.279/1996 e Direitos Autorais: Lei nº 9.610/1998. O conteúdo desta obra tomar-se-á de domínio público após a data de defesa e homologação da sua respectiva ata. A mesma poderá servir de base literária para novas pesquisas, desde que a obra e seu (a) respectivo (a) autor (a) sejam devidamente citados e mencionados os seus créditos bibliográficos.

S725d Sousa, Francisca Luana da Silva.
Desvendado o som do chocalho da Cascavel sul-
americana: as emissões sonoras variam entre as
subespécies de *Crotalus durissus*? / Francisca
Luana da Silva Sousa. - 2023.
33 f. : il.

Orientador: Daniel Cunha Passos.
Coorientadora: Milena Wachlevski Machado.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal
Rural do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em
Ecologia e Conservação, 2023.

1. Comunicação acústica. 2. Comportamento
defensivo. 3. Serpentes. I. Passos, Daniel Cunha,
orient. II. Machado, Milena Wachlevski , co-
orient. III. Título.

Ficha catalográfica elaborada por sistema gerador automático em conformidade
com AACR2 e os dados fornecidos pelo(a) autor(a).
Biblioteca Campus Mossoró / Setor de Informação e Referência
Bibliotecária: Keina Cristina Santos Sousa e Silva
CRB: 15/120

O serviço de Geração Automática de Ficha Catalográfica para Trabalhos de Conclusão de Curso (TCC's) foi desenvolvido pelo Instituto de Ciências Matemáticas e de Computação da Universidade de São Paulo (USP) e gentilmente cedido para o Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (SISBI-UFERSA), sendo customizado pela Superintendência de Tecnologia da Informação e Comunicação (SUTIC) sob orientação dos bibliotecários da instituição para ser adaptado às necessidades dos alunos dos Cursos de Graduação e Programas de Pós-Graduação da Universidade.

FRANCISCA LUANA DA SILVA SOUSA

**DESVENDANDO O SOM DO CHOCALHO DA CASCABEL SUL-AMERICANA:
AS EMISSÕES SONORAS VARIAM ENTRE AS SUBESPECIES DE
CROTALUS DURISSUS?**

Dissertação apresentada ao Mestrado em Ecologia e Conservação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Linha de Pesquisa: Ecologia e conservação de ecossistemas terrestre.

Defendida em: 28 /02 / 2023.

BANCA EXAMINADORA

Documento assinado digitalmente
 **DANIEL CUNHA PASSOS**
Data: 27/05/2024 11:23:32-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Daniel Cunha Passos, Prof. Dr. (UFERSA)
Presidente

Documento assinado digitalmente
 **DANIELLA PEREIRA FAGUNDES DE FRANÇA**
Data: 26/05/2024 13:22:48-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Daniella Pereira Fagundes de França, Dra. (USP)
Membro Examinador

Documento assinado digitalmente
 **LUCAS RODRIGUEZ FORTI**
Data: 16/05/2024 09:46:58-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Lucas Rodriguez Forti, Prof. Dr. (UFERSA)
Membro Examinador

Dedico este trabalho aos meus pais Antônio e Mônica, e a minha avó Socorro (In memoriam), por serem o meu alicerce de vida e por contribuírem com minha formação pessoal e profissional.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por derramar bênçãos na minha vida e por me dar forças nos momentos que mais precisei.

A mim por ter sido sagaz e forte nessa jornada do mestrado. Não foi fácil chegar até aqui com muitas tribulações que enfrentei na minha vida. Entrei no mestrado em pandemia global e consegui desenvolver minha querida pesquisa com os bichos mais adoráveis: cascavéis. Foram desafiantes e incansáveis noites sem dormir, os perrengues no campo, a falta de financiamento na pesquisa, as inseguranças e a autocobrança. Porém, tudo isso foi fundamental para o meu amadurecimento acadêmico e me sinto feliz por tudo que conquistei e com meu produto final.

Ao meu pai Antônio e à minha mãe Mônica, por estarem sempre comigo em todos os momentos que precisei. Expresso toda minha gratidão por serem meu alicerce da vida e pelo que eu sou hoje. Mesmo sem entender o porquê de eu estudar cobras, sabem que isso me faz feliz e acreditam no meu potencial. São minha força!

À minha avó Socorro, que sempre acreditou em mim. Infelizmente, ela não está mais aqui para ver que eu consegui, mas sei que me acompanha protegendo com sua luz.

Aos meus irmãos, em especial minha irmã Priscila, que sempre me apoia em tudo que faço. Obrigada pela companhia, mesmo que seja distante, e pelo acalento em momentos difíceis.

À uma pessoa muito especial no qual eu serei extremamente grata por tudo que ele fez por mim. Meu grande amor, Lucas. Obrigada por me acompanhar na minha trajetória acadêmica desde a graduação. Os momentos juntos, as boas risadas, amizade, amor, companhia e até mesmo ajuda financeira, foram importantes para eu ter conseguido chegar até aqui. Sem sua ajuda esse caminho teria sido mais difícil!

À minha amiga de vida, Paula, obrigada por ser sempre meu ombro amigo, que me apoia, me acalenta e me aconselha. Sem você todos os momentos teriam sido mais difíceis de lidar. Você me coloca para cima, me faz acreditar no meu real valor, e sempre tem sido uma boa amizade desde o dia que te conheci. Suas reflexões e ensinamentos continuam sendo cruciais para a minha vida.

À minha amiga Valéria, por me receber sempre em sua casa quando vou a Mossoró. Obrigada pelo abrigo e por sua amizade construída nesses últimos 10 anos. Você é luz, parceira e divertida, sendo a convivência leve, me fazendo muito bem.

À minha amiga Mariny que foi crucial para eu vencer todo esse processo. Obrigada por todas as vezes que precisei desabafar com você sobre as minhas inseguranças e autocobrança do mestrado. Sempre falamos o quanto é difícil ser pesquisadora, mulher, e sem investimento na pesquisa. Você com toda sua doçura e atenção me acalmava e dizia que tudo ia ficar bem. Foi muito bom e acolhedor dividir com você minhas frustrações e se sentir acolhida de forma empática. Você é incrível e admirável como pesquisadora.

Ao Luke, minha bolinha de pelos, por ter sido meu companheiro fiel durante esses últimos anos, me acalentando com sua companhia e amor. Sua presença foi uma luz que acendeu em minha vida depois de muito tempo apagada. Jamais entenderiam nossa relação e nosso vínculo.

Ao meu querido orientador, Daniel Passos, por me conceder a oportunidade de estudar cascavéis junto ao Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal (LECA). Obrigada por toda ajuda em campo, ensinamentos, conselhos, e incentivo a seguir fazendo pesquisa, que foram cruciais para minha lapidação como pesquisadora.

À minha querida coorientadora, Milena Wachlevski, que foi crucial para o desenvolvimento desse trabalho. Obrigada por toda ajuda no campo, orientações, ensinamentos em bioacústica e por toda parceria construída durante o mestrado. Você é um exemplo de pesquisadora, o qual admiro. Fazer pesquisa com você é prazeroso!

Aos membros convidados à minha banca de avaliação, Dra. Daniella França e Dr. Lucas Forti. Obrigada por todas as críticas e sugestões de melhoria desse trabalho. É um prazer compartilhar e fazer ciência com vocês!

Aos colaboradores dos núcleos de pesquisa com animais peçonhentos do Brasil por todo suporte de infraestrutura e logística, permitindo acessar aos planteis de serpentes para seguir com as gravações acústicas de cascavéis: Castiele Bezerra, Roberta Rocha e Robson Ávila no Núcleo de Ofiologia do Ceará; Kleber Silva, Myllena Iys, Ana Carolina e Thiago Ferreira no Parque Zoobotânico João Câmara; Silvaney Medeiros no Museu Vivo Répteis da Caatinga; Thabata Cavalcante, Mariny Oliveira, Ronildo Benício e Rodrigo Gonzalez no Museu de História Natural do Ceará, Roberto Oliveira, Patricia Witt e Braz no Núcleo Regional de Ofiologia de Porto Alegre, Rômulo Toledo, Juliana Cabral, Leo Noronha e Rebeca Moreira, na Fundação

Ezequiel Dias, Breno Almeida, Milena Almeida, Davi e Maicon, no Centro Amazônico de Herpetologia.

Aos pesquisadores Marcos Persil e Lincoln pelo empréstimo de gravadores. Devido o nosso equipamento de gravação ter quebrado, se não fossem vocês, não teríamos conseguido concluir as gravações em Benevides – PA.

À Kátia Wachlevski e sua família pela estadia e recepção em sua casa em Porto Alegre – RS no período de coleta no Núcleo Regional de Ofiologia de Porto Alegre. Serei imensamente grata por sua receptividade.

Aos amigos do LECA, Daniella Lacerda pela amizade construída durante o mestrado, pelo auxílio na coleta e análise dos dados acústicos desse trabalho e parceria em projetos paralelos. Foi um prazer trabalhar com uma mulher maravilhosa como você. Ao Netto Rosseti por toda ajuda na coleta de dados em Benevides – PA, aprendizado em conjunto e companhia durante a coleta.

Aos pesquisadores e pesquisadoras que seguem fazendo ciência e compartilhando com o mundo os seus achados. Se não fossem os trabalhos publicados, seria impossível fazer pesquisa. Em especial, gostaria de agradecer às meninas e mulheres que seguem fazendo ciência. Obrigada por não desistirem, mesmo com todas as dificuldades existentes. Sejam fortes e corajosas!

Ao LECA por toda infraestrutura e empréstimo de materiais de trabalho para desenvolver a minha pesquisa. Também agradeço aos membros do laboratório pelos momentos em conjunto com grupos de estudo sobre herpetologia.

À Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA) e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação (PPGEC) pela oportunidade em cursar o mestrado.

As agências de fomento Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida, Pró-Reitoria de Pós-Graduação (PROPPG/UFERSA) e a Fundação de Apoio à Pesquisa do Rio Grande do Norte (FAPERN) pelo financiamento parcial da pesquisa.

Por fim, agradeço a todos que de forma direta ou indireta foram cruciais a minha formação como pesquisadora.

Só faz sentido o que te faz feliz!

(Anônimo)

RESUMO

Os sons produzidos pelos chocalhos das cascavéis (*Crotalus* e *Sistrurus*) constituem as emissões sonoras mais conhecidas entre as serpentes, tendo sido descritas bioacusticamente para muitas espécies. No entanto, a ocorrência de variação geográfica na exibição sonora do chocalho, sobretudo nas espécies de ampla distribuição, permanece um tema inexplorado. Neste trabalho investigamos se os sons dos chocalhos variam entre as subespécies da Cascavel sul-americana, *Crotalus durissus*, testando a hipótese de que haveria variação geográfica nas emissões acústicas dos chocalhos. Especificamente, avaliamos a influência das características anátomo-fisiológicas dos indivíduos e morfológicas dos chocalhos nos parâmetros acústicos das emissões. Gravamos 87 indivíduos de *C. durissus*, pertencentes a seis subespécies (*C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. durissus*, *C. d. marajoensis*, *C. d. ruruima* e *C. d. terrificus*), distribuídas em diferentes domínios morfoclimáticos da América do Sul. Descrevemos as emissões sonoras através dos seguintes parâmetros acústicos: Razão de duração emissão/estímulo (%), frequência mínima (Hz), frequência dominante (Hz), amplitude de frequências (Hz). Avaliamos também parâmetros morfofisiológicos dos indivíduos emissores: comprimento rostro-cloacal (cm), temperatura corpórea (°C), sexo e altura do primeiro lóbulo do segmento proximal do chocalho (mm). A exibição sonora das subespécies de *C. durissus* não apresentou diferenças geográficas consideráveis, pelo menos entre as subespécies mais amplamente distribuídas (*C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus* e *C. d. terrificus*). No entanto, a frequência mínima de *C. d. terrificus* foi mais alta que das subespécies com distribuição mais restrita (*C. d. durissus*, *C. d. marajoensis* e *C. d. ruruima*). Independente da subespécie, o som dos chocalhos de *C. durissus* foi melhor predito pelos parâmetros morfológicos dos indivíduos emissores. O comprimento rostro-cloacal influenciou negativamente a razão de duração emissão/estímulo, a frequência mínima e a frequência dominante. Já a altura do primeiro lóbulo do segmento proximal do chocalho influenciou negativamente a frequência dominante e positivamente a amplitude de frequências. Estes resultados revelaram que os parâmetros acústicos do chocalho da Cascavel sul-americana não diferem substancialmente entre as subespécies, mas é primariamente determinado pelo tamanho corpóreo e pelas dimensões do chocalho dos emissores. Nossos achados ampliam o conhecimento sobre a bioacústica do gênero *Crotalus*, além de contribuir para a compreensão comunicação acústica em serpentes de forma geral.

Palavras-chave: Comunicação acústica. Comportamento defensivo. Serpentes.

ABSTRACT

The sounds produced by the rattles of rattlesnakes (*Crotalus* and *Sistrurus*) constitute the best-known sound emissions among snakes, having been described bioacoustically for many species. However, the occurrence of geographic variation in the rattle's sound display, especially in widely distributed species, remains an unexplored topic. In this work we investigated whether the sounds of rattles vary between subspecies of the South American Rattlesnake, *Crotalus durissus*, testing the hypothesis that there would be geographic variation in the acoustic emissions of rattles. Specifically, we evaluated the influence of the anatomical-physiological characteristics of the individuals and the morphological characteristics of the rattles on the acoustic parameters of the emissions. We recorded 87 individuals of *C. durissus*, belonging to six subspecies (*C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus*, *C. d. durissus*, *C. d. marajoensis*, *C. d. ruruima* and *C. d. terrificus*), distributed in different morphoclimatic domains of South America. We describe sound emissions using the following acoustic parameters: Emission/stimulus duration ratio (%), minimum frequency (Hz), dominant frequency (Hz), frequency amplitude (Hz). We also evaluated morphophysiological parameters of the emitting individuals: snout-vent length (cm), body temperature (°C), sex, height of the first lobe of the proximal segment of the rattle (mm). The sound display of *C. durissus* subspecies did not show considerable geographic differences, at least among the most widely distributed subspecies (*C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus* and *C. d. terrificus*). However, the minimum frequency of *C. d. terrificus* was higher than the subspecies with a more restricted distribution (*C. d. durissus*, *C. d. marajoensis* and *C. d. ruruima*). Regardless of the subspecies, the sound of *C. durissus* rattles was best predicted by the morphological parameters of the emitting individuals. The snout-vent length negatively influenced the emission/stimulus duration ratio, the minimum frequency and the dominant frequency. The height of the first lobe of the proximal segment of the rattle negatively influenced the dominant frequency and positively influenced the frequency amplitude. These results revealed that the acoustic parameters of the South American Rattlesnake's rattle do not differ substantially between subspecies, but are primarily determined by the emitters' body size and rattle dimensions. Our findings expand knowledge about the bioacoustics of the genus *Crotalus*, in addition to contributing to the understanding of acoustic communication in snakes in general.

Keywords: Acoustic communication. Defensive behavior. Snakes.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1	Espécie-alvo	14
2.2	Procedimentos amostrais	15
2.3	Análises acústicas	16
2.4	Análises estatísticas	17
3	RESULTADOS	17
4	DISCUSSÃO	23
4.1	Variação do som do chocalho entre subespécies.....	23
4.2	Fatores preditores dos parâmetros acústicos do som do chocalho.....	24
4.3	Implicações taxonômicas e comportamentais.....	25
	REFERÊNCIAS	27
	APÊNDICE A- Espectrograma e oscilograma da emissão do som do chocalho da Cascavel <i>Crotalus durissus</i> : (A) – <i>C. d. cascavella</i> , (B) – <i>C. d. collilineatus</i> , (C) – <i>C. d. terrificus</i> , (D) – <i>C. d. durissus</i> , (E) – <i>C. d. ruruima</i> e (F) – <i>C. d. marajoensis</i>	31

1 INTRODUÇÃO

As emissões acústicas de uma espécie podem variar ao longo de sua distribuição geográfica (Rohr *et al.*, 2020; Dennis *et al.*, 2020). Essas variações geográficas (i.e. dialetos) podem afetar a eficiência da comunicação acústica intra e interespecífica e, inclusive, culminar em especiação (Parmentier *et al.*, 2005; Henry *et al.*, 2015). A ocorrência de dialetos pode ser advinda de inúmeros fatores, desde variações morfológicas (e.g. polimorfismo) que influenciam os mecanismos de fonação, bem como variações comportamentais (e.g. plasticidade fenotípica) em resposta a pressões ecológicas diferentes (Henry *et al.*, 2015). A variação geográfica nas emissões acústicas entre populações é bem conhecida para anfíbios (Pimenta *et al.*, 2008; Rohr *et al.*, 2020) e mamíferos (Risch *et al.*, 2007; Dennis *et al.*, 2020), mas entre os répteis é basicamente limitada às vocalizações das aves (e.g. Martins *et al.*, 2018) e de alguns lagartos (e.g. Yu *et al.*, 2011).

Embora as serpentes apresentem limitações auditivas, como ausência de orelha externa e média e percebam sons mais comumente de baixa frequência (Young, 1997; Zdenek *et al.*, 2023), elas são capazes de produzir sinais acústicos peculiares através da expulsão de ar da cloaca, da fricção das escamas e da vibração da cauda (Young, 2003; Russel & Bauer, 2020). Sons produzidos pela vibração da cauda são observados em outros viperídeos e alguns colubrídeos (Young & Brown, 1993). Entre as serpentes dessas famílias, as cascavéis (*Sistrurus* e *Crotalus*) são as mais conhecidas e bem estudadas quanto à produção de sinais acústicos por vibração da cauda (Young & Brown, 1993; Cook *et al.*, 1994). O som característico das cascavéis é produzido pela articulação entre os segmentos do chocalho queratinizado localizado na ponta da cauda (Zimmermann & Popper, 1948; Fenton & Licht, 1990). O comportamento de vibrar o chocalho tem sido extensivamente estudado sob perspectivas anatômicas (Fenton & Licht, 1990; Young & Brown, 1995), fisiológicas (Martin & Bagby, 1972; Moon, 2001) e evolutivas (Allf *et al.*, 2016; Reiserer & Schuett, 2016), no entanto, ainda há lacunas sobre seus aspectos acústicos.

Entre os fatores que podem influenciar as propriedades acústicas do som do chocalho das cascavéis, estão os atributos morfo-fisiológicos do indivíduo emissor (e.g. tamanho e temperatura corpórea) e as características do chocalho (e.g. tamanho e dimensões dos segmentos). O aumento da temperatura corpórea usualmente está relacionado com o aumento da amplitude do som emitido (Chadwick & Rahn, 1954; Martin & Bagby, 1972; Swaisgood *et al.*, 1999), enquanto o aumento do tamanho do corpo tende a diminuir as frequências das emissões (Fenton & Licht, 1990; Cook *et al.*, 1994; Swaisgood *et al.*, 1999). Já em relação aos parâmetros do chocalho, a altura e a largura do primeiro segmento parecem ser

os melhores preditores do perfil acústico do som (Young & Brown, 1993; 1995). Portanto, de forma geral, sabe-se que indivíduos maiores ou com chocalhos mais longos tendem a produzir sons mais graves (Cook *et al.*, 1994; Young & Brown, 1995).

A espécie *Crotalus durissus* Linnaeus, 1758, conhecida popularmente como Cascavel, Cobra-de-Chocalho, Boicininga ou Maracaboia (Gonzalez *et al.*, 2020), é amplamente distribuída na América do Sul, com exceção do Equador e Chile (Campbell & Lamar, 2004). Dada sua ampla distribuição e ocorrência em diferentes domínios morfoclimáticos, com nítida variação fenotípica, *C. durissus* é usualmente considerada um complexo de espécies com pelo menos nove subespécies reconhecidas (Carbajal-Márquez *et al.*, 2020; Reyes-Velasco *et al.*, 2022). Neste contexto, avaliar a variação das emissões acústicas ao longo da distribuição da espécie pode contribuir para compreensão das diferentes pressões seletivas que atuaram sobre as populações de *C. durissus* ao longo da sua trajetória biogeográfica na América do Sul. Diante do exposto, o objetivo central desse trabalho foi investigar se os sons dos chocalhos variam entre as subespécies de *C. durissus*, testando a hipótese de que haveria variação geográfica nas emissões acústicas dos chocalhos. Especificamente, avaliamos a influência das características anátomo-fisiológicas dos indivíduos e morfológicas dos chocalhos nos parâmetros acústicos das emissões.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2. 1 Espécie-alvo

Crotalus durissus é uma espécie noturna (Tozetti & Martins, 2013), de hábitos terrícolas (Tozetti & Martins, 2008), vivípara, com ciclo reprodutivo bianual (Almeida-Santos *et al.*, 2004) e com dieta primariamente constituída de roedores (Hoyos & Almeida-Santos, 2016; Sant'Anna & Abe, 2007). Essa espécie apresenta uma ampla diversidade de comportamentos defensivos, incluindo, se enrodilhar, dar bote, virar a cabeça em relação ao observador e produzir um som característico através do chocalho da cauda (Sawaya *et al.*, 2008). Entre as funções potenciais demonstradas para o som do chocalho de *Crotalus* estão interações com espécies de presas (e.g. Rowe & Owings, 1978; Henessy & Owings, 1988; Swaisgood *et al.*, 1999), mimetismo acústico com espécies simpátricas (e.g. Rowe *et al.*, 1986; Owings *et al.*, 2002), mas sobretudo, relacionada com a defesa contra predadores (Klauber, 1956; Greene, 1997; Caine *et al.*, 2019; Forsthofer *et al.*, 2021).

Neste estudo, amostramos seis subespécies de *C. durissus* que ocorrem em diferentes domínios morfoclimáticos brasileiros (Campbell & Lamar, 2004; Reyes-Velasco *et*

al., 2022): *Crotalus durissus cascavella* Wagler, 1824 possui distribuição geográfica na região Nordeste do Brasil e norte do estado de Minas Gerais; *Crotalus durissus collilineatus* Amaral, 1926 ocorre nas regiões Centro-Oeste, Sudeste e Nordeste do Brasil, incluindo os estados de Rondônia, Mato Grosso, Goiás, sudoeste da Bahia, oeste de Minas Gerais, São Paulo e oeste do Paraná; *Crotalus durissus durissus* Linnaeus 1758 habita porções costeiras do norte da Guiana, Guiana Francesa, Suriname e interior do território do Amapá; *Crotalus durissus marajoensis* Hoge, 1966 ocorre na região Norte do Brasil, estando restrita as savanas da ilha de Marajó no estado do Pará; *Crotalus durissus ruruima* Hoge, 1966 se distribui em áreas abertas de savanas no estado de Roraima e nas encostas do Monte Roraima e Monte Cariman no Peru e na Venezuela; *Crotalus durissus terrificus* (Laurenti, 1768) se distribui do Sul ao Sudeste do Brasil, além da região Centro-Oeste ao norte do Mato Grosso do Sul, bem como pode ser encontrada no Peru, Bolívia, Paraguai, Uruguai e Argentina.

2.2 Procedimentos amostrais

Nós amostramos 87 indivíduos de *C. durissus* entre julho de 2021 a janeiro de 2023, provenientes de 14 estados brasileiros e mantidas em sete instituições de pesquisa sobre animais peçonhentos: Centro Amazônico de Herpetologia, em Benevides – PA, Fundação Ezequiel Dias, em Belo Horizonte – MG, Museu de História Natural do Ceará, em Pacoti, – CE, Núcleo Regional de Ofiologia do Ceará, em Fortaleza – CE, Parque Zoobotânico João Câmara, em João Pessoa – PB; Museu Vivo Répteis da Caatinga, em Puxinanã – PB e, Núcleo Regional de Ofiologia de Porto Alegre, em Porto Alegre – RS. A maioria dos indivíduos amostrados eram mantidos em cativeiro de um a 14 anos, com exceção de cinco indivíduos do Ceará que foram gravados há poucos dias após sua captura na natureza.

Para registrar os sons do chocalho, translocamos cada indivíduo-alvo do seu recinto particular para uma arena de plástico circular (1 m de diâmetro e 0,3 m de altura), na qual o indivíduo foi submetido a um estímulo padronizado. O mesmo observador (DCP) estimulou cada indivíduo com sucessivos toques com um gancho herpetológico (1,1 m de comprimento) ao longo do corpo do indivíduo (cabeça, tronco e cauda), por dois minutos, incluindo sua compressão contra o substrato. Durante os estímulos, gravamos as emissões defensivas do chocalho com um gravador profissional (Marantz PMD660/PMD661) acoplado a um microfone unidirecional (Sennheiser ME67), posicionado a um metro do indivíduo-alvo. Os sons foram obtidos na extensão “wav”, com uma taxa de amostragem de frequência de 44,1 kHz e resolução de 16 bit.

Após cada gravação, o indivíduo-alvo foi contido em um tubo plástico transparente para coleta das seguintes variáveis: temperatura corpórea, medida com um termômetro cloacal de leitura rápida (resolução de 0,2°C); comprimento rostro-cloacal, mensurado com uma fita métrica (resolução de 1 cm); o número de segmentos do chocalho; a altura (dorso-ventral) do primeiro lóbulo do segmento proximal do chocalho, mensurado com um paquímetro (resolução de 1 mm); e o sexo, determinado pela presença de hemipênis nos machos.

Todos os procedimentos amostrais prezaram pela saúde dos indivíduos-alvo e segurança dos pesquisadores envolvidos, tendo sido aprovados por Comissões de Ética no Uso de Animais (CEUAs), da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (parecer #05/2022) e da Fundação Ezequiel Dias (parecer #018/2022).

2. 3 Análises acústicas

Para descrição bioacústica dos sons dos chocalhos, consideramos os seguintes parâmetros espectrais: frequência mínima (Hz), frequência dominante (Hz) e 90% da amplitude de frequências (Hz). Além disso, calculamos a proporção de tempo em que o indivíduo-alvo emitiu som durante o tempo de estimulação (~2 minutos), variável que denominamos de razão de duração emissão/estímulo. Nós não coletamos informações sobre intensidade/amplitude (dB) dos sons emitidos devido a impossibilidade de manter a serpente a uma distância exata do microfone, o que certamente enviesaria a coleta da variável (como salientado por Young & Brown, 1995).

Nós avaliamos as gravações inteiras de cada indivíduo-alvo, identificando todos os trechos de emissão separados por silêncio (quando o indivíduo parava de emitir) ou por ruído intenso (oriundo do contato do gancho herpetológico com o recinto). No geral, as gravações foram subdivididas em média por 11 (de 1 a 60) trechos de emissão e todos os trechos de cada indivíduo foram considerados para estimar as medidas centrais descritivas dos parâmetros acústicos individuais. Todas as variáveis acústicas foram coletadas de forma padronizada no programa Raven pro.1.6.1 (Center for Conservation Bioacoustic, 2019).

Para as análises, excluímos indivíduos híbridos ($n = 2$), provenientes do cruzamento de diferentes subespécies; indivíduos com razão de duração emissão/estímulo inferior a 40% do tempo de estimulação ($n = 2$); além de indivíduos cuja gravação possuiu grande interferência de ruído de fundo como vento, chuva ou sons de outras espécies ($n = 23$), que poderiam influenciar a definição da frequência mínima.

2. 4 Análises estatísticas

Para comparar o som do chocalho entre as subespécies, realizamos seleções de modelos lineares generalizados (GLMs) ajustados a distribuição de erros gaussianas, tendo como variáveis respostas os parâmetros acústicos (razão de duração emissão/estímulo, frequência mínima, frequência dominante e 90% da amplitude de frequências), e como variáveis preditoras: as subespécies, o comprimento rostro-cloacal (CRC), altura do primeiro lóbulo do segmento proximal do chocalho (APS), temperatura corpórea e sexo. Antes das reduções dos modelos, avaliamos o atendimento das premissas de normalidade e homocedasticidade da distribuição de erros de cada variável resposta. Selecionamos os modelos mais parcimoniosos (menor modelo significativo) através da sucessiva remoção das variáveis não significativas dos modelos mais gerais.

Conduzimos todas as análises estatísticas e a elaboração gráfica na plataforma R v.4.1.0 (R Core Team, 2021). Para a construção dos oscilogramas e espectrogramas usamos o pacote *seewave* (Sueur *et al.*, 2008), com tipo de janela *Hanning*, transformada rápida de Fourier no valor de 512 e sobreposição de 75%. Para elaboração gráfica, utilizamos os pacotes *ggplot2* (Wickham, 2016). As estatísticas descritivas são fornecidas como mediana, interquartis e tamanho amostral, com exceção do número de segmentos do chocalho que é dado como moda, amplitude e tamanho amostral.

3 RESULTADOS

Dos 87 indivíduos de *Crotalus durissus* amostrados, 70 (81%) emitiram som mediante a estimulação (12.952 segundos de gravação), destes 27 (31%) não foram analisados pela presença de ruídos externos (ver detalhes nos métodos). Assim, o banco de dados considerado nas análises foi constituído por 43 (49%) indivíduos de seis subespécies (*C. d. cascavella*, n=12; *C. d. collilineatus*, n=7; *C. d. durissus*, n=1; *C. d. terrificus*, n=18; *C. d. marajoensis*, n=2; *C. d. ruruima*, n=3), sendo 22 machos e 21 fêmeas, com tamanho rostro-cloacal de 97,2 cm (90– 104 cm), temperatura corpórea de 26,8°C (26,2 – 25,8°C), chocalhos com 8 segmentos (2– 18 segmentos) e altura do primeiro lóbulo do segmento proximal com 13,6 mm (12,5 – 14,5 mm) (ver detalhes na Tabela 1). A descrição dos parâmetros acústicos das subespécies de *C. durissus* estão na Tabela 1 (ver espectrogramas e oscilogramas no Apêndice A).

Tabela 1 – Caracterização das variáveis preditoras e bioacústicas das subespécies de *Crotalus durissus*. Valores fornecidos como: mediana (1° quartil- 3° quartil); n = tamanho amostral. Legenda: Temp – Temperatura; APS – Altura do primeiro lóbulo do segmento proximal do chocalho; CRC – Comprimento-Rostro-Cloacal.

	Sexo	CRC (cm)	Temp (°C)	APS (mm)	Razão de duração emissão/estímulo (%)	Frequência mínima (Hz)	Frequência dominante (Hz)	Amplitude de frequências 90% (Hz)
População (n=43)	♀n=21; ♂n=22	97,2 (90 – 104)	26,8 (26,2 – 25,8)	13,6 (12,5 – 14,5)	0,94 (0,84 – 0,96)	1194 (819– 1193)	5513 (4651 – 6158)	7494 (6395 – 8484)
<i>C. d. cascavella</i> (n=12)	♀n=3; ♂n=9	100 (95,7 – 104,3)	27,1 (25,5 – 29)	14 (11,9 – 16,3)	0,95 (0,88 – 0,96)	1227 (772 – 1302)	5104 (4554 – 3879)	7623 (6675– 8549)
<i>C. d. collilineatus</i> (n=13)	♀n=3; ♂n=4	96 (92 – 103,5)	27 (27 – 27,2)	12,4 (12 – 13,6)	0,93 (0,86 – 0,96)	1005 (766 – 1136)	5513 (5340 – 5944)	6202 (6180 – 7515)
<i>C. d. durissus</i> (n=1)	♂n=1	100	26,8	14,4	0,94	635	4996	5685
<i>C. d. marajoensis</i> (n=2)	♂n=2	109 (104,5 – 113,5)	26,4 (26,4–26,4)	13,6 (13,1 – 14,1)	0,67 (0,56 – 0,78)	714 (648 – 780)	4586 (4576 – 4597)	8312 (7817– 8807)
<i>C. d. ruruima</i> (n=3)	♀n=2; ♂n=1	94,5 (88,7 – 96,5)	27,6 (27-27,8)	12,8 (12,4 – 13,2)	0,94	789 (606 – 870)	4823 (4737– 5340)	8269 (6826– 8635)
<i>C. d. terrificus</i> (n=18)	♀n=13; ♂n=5	94 (85 – 107,7)	26,80 (19,8–27)	13,9 (12 – 15,9)	0,92 (0,84 – 0,94)	1414 (1200 – 1891)	5986 (4877 – 6266)	7537 (6955– 8043)

A variável “subespécies” só afetou significativamente a frequência mínima das emissões (modelo final: frequência mínima ~ subespécies + CRC - $F_{1,41}=6,70$; $P<0,01$), evidenciando que *C. d. terrificus* apresentou frequência mínima maior que subespécies com amostras menos representativas, como *C. d. durissus*, *C. d. marajoensis* e *C. d. ruruima* (Figura 1). A frequência mínima também foi influenciada negativamente pelo CRC ($F_{1,41}=10,28$; $R^2=0,47$; $P<0,01$; Figura 2). Contudo, não houve diferença entre as emissões das subespécies em termos de razão de duração emissão/estímulo, frequência dominante e amplitude de frequências. Assim, as emissões sonoras de *C. durissus* podem ser caracterizadas de forma geral (ver detalhes na Tabela 1), com razão de duração emissão/estímulo de 0,9 % (0,8– 0,9 %), frequência mínima de 1194 Hz (819– 1193 Hz), frequência dominante de 5513 Hz (4651 – 6180 Hz) e amplitude de frequências de 7494 Hz (6395 – 8484 Hz).

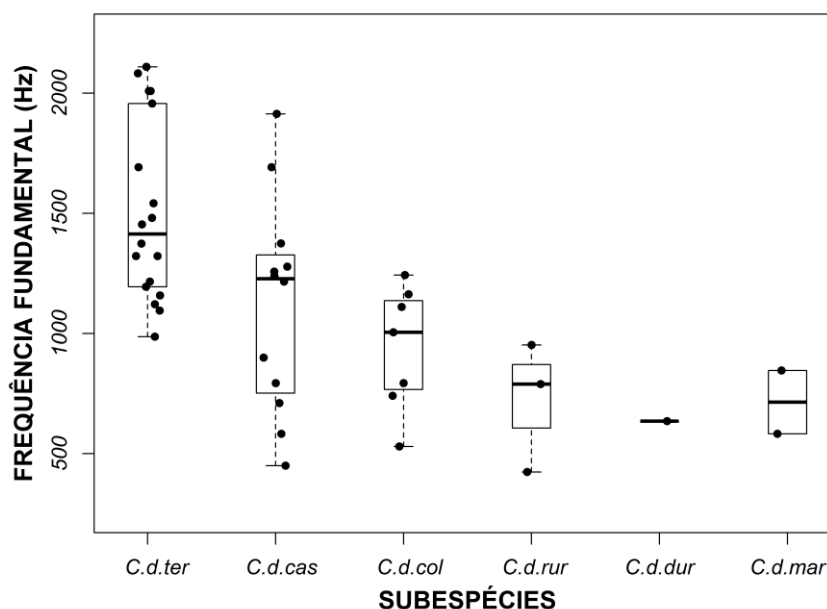


Figura 1. Variação na frequência mínima (Hz) das emissões acústicas do chocalho entre as subespécies de *Crotalus durissus*. Siglas: *C. d. ter* – *C. d. terrificus*; *C. d. cas* – *C. d. cascavella*; *C. d. col* – *C. d. collilineatus*; *C. d. rur* – *C. d. ruruima* e *C. d. mar* – *C. d. marajoensis*. Os gráficos representam: mediana (linha espessa), primeiro-terceiro quartil (caixa) e mínimo-máximo (tracejado).

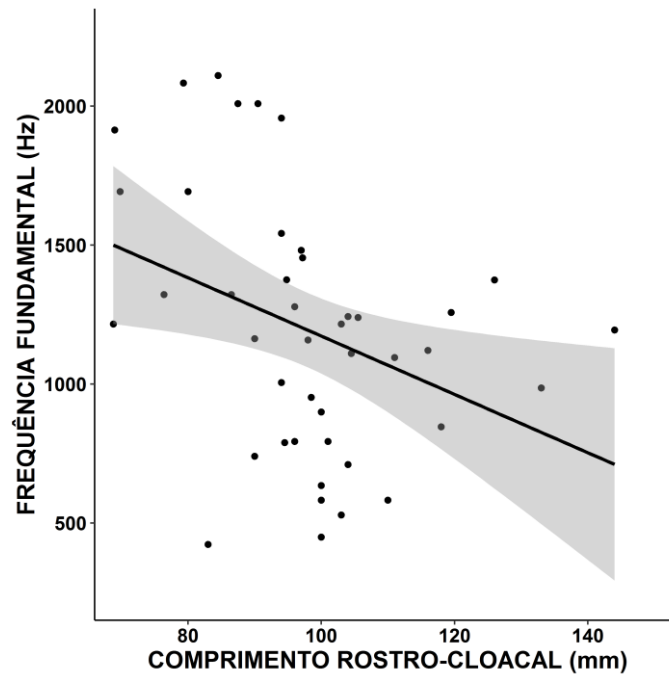


Figura 2. Relação negativa entre a frequência mínima (Hz) das emissões acústicas do chocalho de *Crotalus durissus* e o comprimento rostro-cloacal dos indivíduos emissores. Intervalo de confiança de 95% do modelo ajustado à amplitude dos dados em cinza.

O comprimento rostro-cloacal influenciou negativamente a razão de duração emissão/estímulo (razão de duração emissão/estímulo $\sim$ CRC - $F_{1,41}=12,29$; $R^2=0,23$; $P<0,01$; Figura 3), a frequência mínima (Tabela 1), e a frequência dominante (frequência dominante $\sim$ CRC - $F_{1,41}=44,95$; $R^2=0,52$; $P<0,01$; Figura 4). A altura do primeiro lóbulo do segmento proximal influenciou negativamente a frequência dominante (frequência dominante $\sim$ APS - $F_{1,41}=42,85$; $R^2=0,51$; $P<0,01$; Figura 5) e positivamente a amplitude de frequências (amplitude de frequências $\sim$ APS - $F_{1,41}=6,03$; $R^2=0,13$; $P<0,01$; Figura 6). A temperatura corpórea e o sexo não influenciaram significativamente nenhum dos parâmetros acústicos.

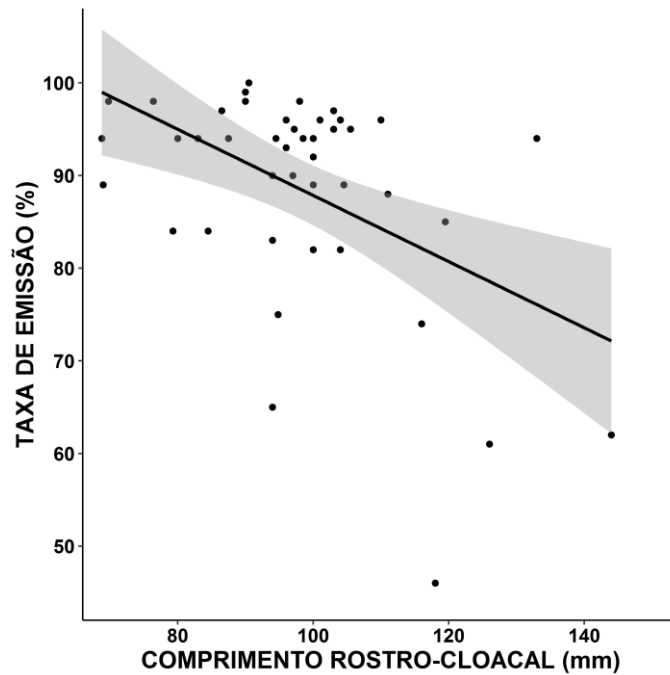


Figura 3. Relação negativa entre a razão de duração emissão/estímulo (%) das emissões acústicas do chocalho de *Crotalus durissus* e o comprimento rostro-cloacal dos indivíduos emissores. Intervalo de confiança de 95% do modelo ajustado à amplitude dos dados em cinza.

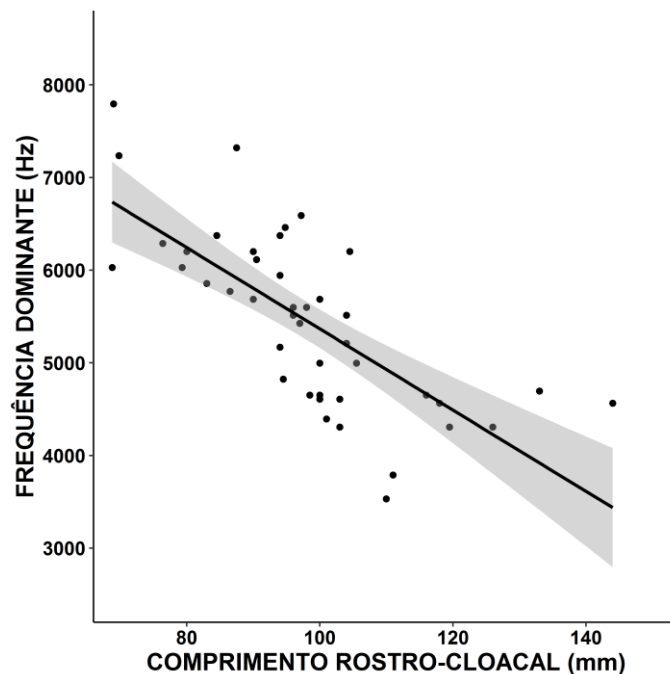


Figura 4. Relação negativa entre a frequência dominante (Hz) das emissões acústicas do chocalho de *Crotalus durissus* e o comprimento rostro-cloacal dos indivíduos emissores. Intervalo de confiança de 95% do modelo ajustado à amplitude dos dados em cinza.

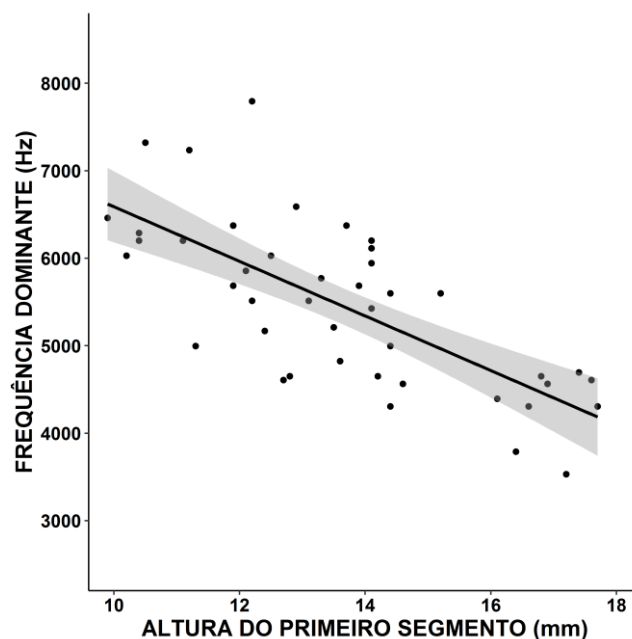


Figura 5. Relação negativa entre a frequência dominante (Hz) das emissões acústicas de *Crotalus durissus* e a altura do primeiro lóbulo do segmento proximal do chocalho dos indivíduos emissores. Intervalo de confiança de 95% do modelo ajustado à amplitude dos dados em cinza.

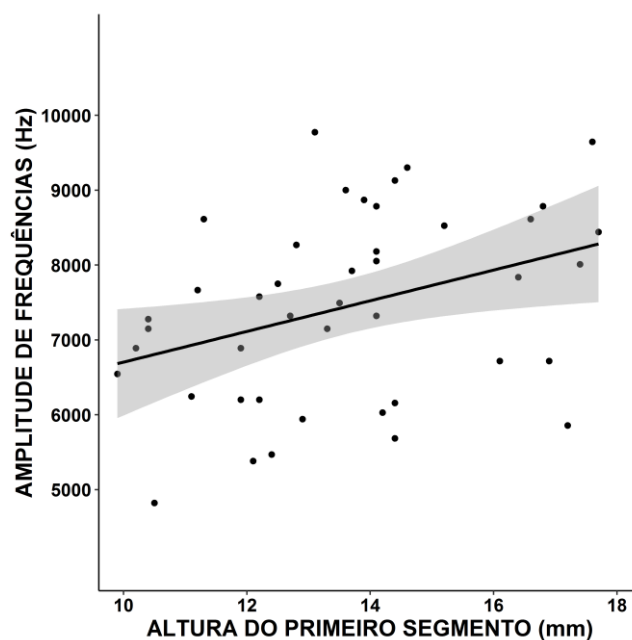


Figura 6. Relação positiva entre 90% da amplitude de frequências (Hz) das emissões acústicas de *Crotalus durissus* e a altura do primeiro lóbulo do segmento proximal do chocalho dos indivíduos emissores. Intervalo de confiança de 95% do modelo ajustado à amplitude dos dados em cinza.

4 DISCUSSÃO

4. 1 Variação do som do chocalho entre subespécies

O som emitido pelo chocalho de *C. durissus* não diferiu entre as subespécies avaliadas, pelo menos considerando as linhagens mais amplamente distribuídas (*C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus* e *C. d. terrificus*). Algumas evidências apontam que algumas subespécies de *C. durissus* divergem em seus aspectos ecológicos (e.g. Sant'Anna & Abe 2007) e venômicos (Pucca *et al.*, 2020). Entretanto, de forma geral, as pequenas diferenças observadas na composição da dieta e do veneno sugerem mais provavelmente que essas linhagens tratadas como subespécies constituam apenas variações geográficas (Rangel-Santos *et al.*, 2004; Hoyos & Almeida-Santos, 2016; Silva-Junior *et al.*, 2020). De fato, apesar de sua ampla distribuição e polimorfismo geográfico (Campbell & Lamar, 2004), *C. durissus* é frequentemente tratada como um complexo de espécies que carece de resolução taxonômica (Carbajal-Márquez *et al.*, 2020). Inclusive, as filogenias moleculares mais recentes têm revelado merofiletismo entre as subespécies de *C. durissus*, sugerindo que estas linhagens não necessariamente estão em curso de especiação (Reyes-Velasco *et al.*, 2022).

Os sons emitidos pelo chocalho de *C. durissus* apresentam estrutura espectral uniforme, uma vez que não foi possível reconhecer diferentes notas, número de harmônicos, modulações de frequência ou elementos ultrassônicos, à semelhança do padrão já registrado para outras espécies congêneras (Fenton & Licht, 1990; Cook *et al.*, 1994; Young & Brown, 1995). De fato, os estudos que compararam as emissões acústicas entre espécies do gênero *Crotalus* revelaram que não há diferenças interespecíficas consistentes nos parâmetros sonoros (Fenton & Licht, 1990; Young & Brown, 1995). Entretanto, sabe-se também que algumas cascavéis do gênero *Sistrurus*, como a Cascavel Pigmeia (*S. miliarius*), emitem sons substancialmente mais agudos do que as espécies do gênero *Crotalus* (Cook *et al.*, 1994), reforçando a importância da descrição bioacústica dos sons dos chocalhos de outras espécies. Ao todo, cerca de 40% das espécies de cascavéis (*Crotalus* e *Sistrurus*) possuem os sons dos seus chocalhos descritos (Fenton & Licht, 1990; Young & Brown, 1993; Cook *et al.*, 1994; Young & Brown, 1995), o que ainda limita a compreensão da evolução desses sinais de alerta, especialmente porque descrições no nível de subespécies são ainda menos conhecidas (Young & Brown, 1993, 1995).

O fato do som emitido pelo chocalho não ter diferido entre as subespécies mais amplamente distribuídas de *C. durissus* (i.e. *C. d. cascavella*, *C. d. collilineatus* e *C. d. terrificus*), não suporta a delimitação taxonômica no nível de subespécie proposta para *C.*

durissus, além de indicar a existência de um considerável sinal filogenético neste comportamento defensivo. Estes achados reforçam a ideia de que o som dos chocalhos das cascavéis do gênero *Crotalus* pode ser descrito de forma geral como um oscilador multidimensional generalizado (*sensu* Young & Brown, 1995), o que sugere um baixo potencial para comunicação intraespecífica (Young, 1991; 1997; 2003). Vale salientar, dada a baixa representatividade das subespécies com distribuição mais restrita (i.e. *C. d. durissus*, *C. d. ruruima* e *C. d. marajoensis*) nas nossas análises, que as distinções observadas em relação a elas podem ter sido enviesadas por amostras pequenas de algumas linhagens em particular. De toda forma, como a maioria das espécies com emissões de chocalho descritas é proveniente da América do Norte, nossos resultados contribuem para o preenchimento de lacunas de conhecimento geográficas e taxonômicas, ao demonstrar a baixa variação interpopulacional na emissão acústica de uma espécie que ocorre no extremo sul da distribuição geográfica do gênero *Crotalus*.

4. 2 Fatores preditores dos parâmetros acústicos do som do chocalho

O tamanho corpóreo é considerado um fator primário que contribui para explicar a variação interindividual nas emissões sonoras das cascavéis. Nossos dados relativos ao tamanho do corpo corroboraram com as evidências acumuladas na literatura, revelando que indivíduos de *C. durissus* maiores emitem sons mais graves (Fenton & Licht, 1990; Young & Brown, 1993; Cook *et al.*, 1994; Young & Brown, 1995). Além disso, observamos também que a razão de duração emissão/estímulo foi igualmente influenciada negativamente pelo tamanho corpóreo, indicando que indivíduos maiores também passam proporcionalmente menos tempo emitindo sons pelo chocalho. É sabido que as características dos sons dos chocalhos podem influenciar o comportamento das presas das cascavéis, como demonstrado para esquilos que conseguem distinguir os sons de predadores de diferentes tamanhos (Rowe & Owings, 1978; Swaisgood *et al.*, 1999), se comportando com mais cautela diante dos sons de cascavéis maiores (Owings *et al.*, 2002). Com base no exposto, é possível que o som do chocalho constitua um sinal acústico honesto, revelando propriedades individuais dos emissores (Swaisgood *et al.*, 1999).

Como observado entre diferentes linhagens de *Crotalus* norte-americanas, a altura do primeiro lóbulo do segmento proximal parece ser o melhor preditor do perfil acústico do som das cascavéis (Young & Brown, 1993; 1995). De forma geral, a altura do primeiro segmento tende a ser negativamente relacionada com os parâmetros espectrais, indicando que chocalhos com maiores dimensões emitem sons mais graves, ou seja, com frequências mais

baixas (Young & Brown, 1993; Cook *et al.*, 1994; Young & Brown, 1995). De forma similar, a altura do primeiro lóbulo do segmento proximal do chocalho também influenciou negativamente a frequência dominante emitida pelos chocalhos de *C. durissus*. Quanto a amplitude de frequências, se por um lado Cook *et al.* (1994) não evidenciaram nenhum preditor morfofisiológico relacionado a este parâmetro acústico, Young & Brown (1995) observaram que o aumento da altura do segmento proximal do chocalho reduziu substancialmente a amplitude de frequência das emissões. Contrário às evidências da literatura, demonstramos que em *C. durissus* existe uma relação positiva da amplitude de frequências com a altura do primeiro segmento do chocalho. Estes resultados indicam que chocalhos com dimensões maiores produzem emissões sonoras com uma faixa mais ampla de frequências, talvez permitindo que esses indivíduos com chocalhos maiores possam interagir acusticamente com mais espécies, já que sinais com maior amplitude podem ser percebidos por uma gama maior de espécies cobrindo diferentes capacidades auditivas.

Por consequência do tamanho corpóreo, também seria esperado que as emissões sonoras diferissem entre os sexos, já que os indivíduos machos de cascavéis possuem tamanho corpóreo maior que as fêmeas na maioria das espécies do gênero *Crotalus* (Gibbons, 1972; Shine, 1994). O dimorfismo sexual nessa espécie pode estar associado às disputas agonísticas entre machos rivais em processo de pré-acasalamento (Shine, 1978; 1994). Apensar disso, o dimorfismo sexual não foi observado em muitas espécies do gênero *Crotalus* (Young & Brown, 1993; Rothe-Groleau, 2018; Cabajal-Marquez *et al.*, 2020; 2022). No caso de *C. durissus*, as evidências são divergentes na literatura, e alguns estudos demonstraram diferenças intersexuais no tamanho corpóreo com machos maiores que fêmeas (Sant'anna & Abe, 2007; Tozetti & Martins, 2013). No entanto, no nosso estudo não encontramos diferenças nas emissões sonoras entre machos e fêmeas em *C. durissus*, como já observado para outras espécies de *Crotalus* (Young & Brown, 1993). De forma similar, embora a temperatura corpórea também pode ser uma boa preditora de alguns parâmetros acústicos do som do chocalho (Chadwick & Rahn, 1954), esta variável não influenciou as emissões acústicas de *C. durissus*. Contudo, vale salientar que a temperatura influencia primariamente parâmetros acústicos temporais, como a taxa de vibração da cauda (Martin & Bagby, 1972) e a intensidade do som (Swaigood *et al.*, 1999).

De forma similar, embora a temperatura corpórea também possa ser uma boa preditora de alguns parâmetros acústicos do som do chocalho (Chadwick & Rahn, 1954), esta variável não influenciou as emissões acústicas de *C. durissus*. Contudo, vale salientar que a temperatura influencia primariamente parâmetros acústicos temporais, como a taxa de vibração

da cauda (Martin & Bagby, 1972) e a intensidade do som (Swaissgood *et al.*, 1999). Assim, como neste trabalho avaliamos apenas parâmetros espectrais das emissões dos chocalhos, os resultados encontrados para a Cascavel sul-americana não necessariamente divergem dos padrões observados na literatura com relação às espécies do hemisfério norte.

4. 3 Implicações taxonômicas e comportamentais

Como o som emitido pelo chocalho da Cascavel sul-americana não difere a nível de subespécies, sendo melhor explicado por características morfológicas (tamanho corpóreo e dimensões do chocalho) dos emissores, este caráter comportamental não sustenta a delimitação taxonômica sugerida a nível de subespécie para *C. durissus*, portanto relativizando a validade biológica desta classificação. A ausência de variação geográfica consistente no som emitido pelas cascavéis sul-americanas, analogamente ao que já foi observado para espécies no hemisfério norte, evidencia uma forte conservação filogenética deste comportamento. Isso sugere que as diferentes pressões ecológicas as quais as populações têm sido submetidas não tem sido suficiente para moldar particularidades no som emitido entre as linhagens geograficamente isoladas. Estes achados contribuem para a compreensão geral sobre a comunicação acústica em serpentes, através da ampliação geográfica e taxonômica do conhecimento sobre os sons dos chocalhos do gênero *Crotalus*.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao suporte logístico e de infraestrutura fornecido por C. Bezerra, R. Rocha e R. Ávila no Núcleo de Ofiologia do Ceará; K. Silva, M. Iys, A. Carolina e T. Ferreira no Parque Zoobotânico João Câmara; S. Medeiros no Museu Vivo Répteis da Caatinga; T. Cavalcante, M. Oliveira, R. Benício e R. Gonzalez no Museu de História Natural do Ceará; R. Oliveira, P. Witt e a Braz, no Núcleo Regional de Ofiologia de Porto Alegre; R. Toledo, J. Cabral, L. Noronha e R. Moreira, na Fundação Ezequiel Dias; B. Almeida, M. Almeida, Davi e Maicon, no Centro Amazônico de Herpetologia. Agradecemos ao F.N. Rosseti e D. Lacerda pelo auxílio na coleta e análise dos dados acústicos junto ao Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal (LECA/UFERSA). L. Silva-Sousa agradece pela bolsa de Mestrado concedida pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). Agradecemos pelos auxílios financeiros da Pró-Reitoria de Pós-Graduação (PROPPG/UFERSA) e a Fundação de Apoio à Pesquisa do Rio Grande do Norte (FAPERN).

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA-SANTOS. et al. Reproductive cycle of the Neotropical *Crotalus durissus terrificus*: I. Seasonal levels and interplay between steroid hormones and vasotocinase. **General and Comparative Endocrinology**, v.139, n. 2, p. 143-150, 2004.
- ALLF, B. C. et al. History notes behavioral plasticity and the origins of novelty: The evolution of the rattlesnake rattle. **The American Naturalist**, v.188, n.4, p. 475-483, 2016.
- CARBAJAL-MÁRQUEZ, R. A. et al. history, activity pattern, and morphology of *Crotalus tzabcan* Klauber, 1952 (Serpentes: Viperidae). **Herpetological Conservation Biology**, v.15, 228-37, 2020.
- CARBAJAL-MÁRQUEZ, R. A. et al. CEDEÑO-VÁZQUEZ, J. R. Natural history and Mmorphology of *Crotalus ehecatl* (Serpentes: Viperidae). **Diversity**, v. 14, n. 4, 2022.
- CAINE, N. G; MUÑOZ, R; MULHOLLAND, M. M. Does rattling deter? The case of domestic dogs. **Ethology**, v. 126, n. 5, p. 503-508, 2020.
- CAMPBELL, J. A; LAMAR, W. W. **The venomous reptiles of the Western Hemisphere**. Vol. 1–2. Cornell University Press: Ithaca and London, 2004. 870 p.
- CENTER FOR CONSERVATION BIOACOUSTICS. (2019). **Raven pro**: interactive Sound Analysis Software (Version 1.6.1) [Computer Softwarer]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Disponível em: <<http://ravensoundsoftware.com/>>. Acesso em: 01 ago. 2022.
- CHADWICK, L. E; RAHN, H. Temperature dependence of rattling frequency in the rattlesnake, *Crotalus v. viridis*. **Science**, v. 119, p. 442–443, 1954.
- COOK, P. M. et al. Allometric scaling and interspecific differences in the rattling sounds of rattlesnakes. **Herpetologica**, v. 50, n. 3, p. 358–368, 1994.
- DENNIS, P. et al. Slobodchikoff, Dialects in the alarm calls of black- tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*): A case of cultural diffusion? **Behavioural Processes**, v.181, 2020
- FENTON, M, LICHT, L. Why rattle snake? **Journal of Herpetology**, v. 24, n. 3, p. 274–279, 1990.
- FORSTHOFER, M. et al. Frequency modulation of rattlesnake acoustic display affects acoustic distance perception in humans. **Current Biology**, v. 31, n. 19, p. 4367-4372, 2021.
- GIBBONS, J. WHITFIELD. Reproduction, growth and sexual dimorphism in the Canabrava rattlesnake (*Crotalus horridus atricaudatus*). **Copeia**, n. 2, p. 222-226, 1972.
- GONZALEZ, R. C. et al. Lista dos nomes populares dos répteis no Brasil - Primeira Versão. **Herpetologia Brasileira**, v. 9, n. 2, p. 121 – 214, 2020.
- GREENE, H. W. **Snakes. The evolution of mystery in nature**. Berkeley, CA: University of California Press, 1997.

HENRY L. et al. Dialects in animals: Evidence, development and potential functions. **Animal Behavior and Cognition**, v. 2, n.2, p.132-55, 2015

HENNESSY, D. F; OWINGS, D. H. Rattlesnakes create a context for localizing their search for potential prey. **Ethology**, v. 77, n.4, p. 317-329, 1988.

HOYOS, M. A; ALMEIDA-SANTOS, S. M. The South-American rattlesnake *Crotalus durissus*: feeding ecology in the central region of Brazil. **Biota Neotropica**, v. 16, n. 3, 2016.

KLAUBER, L. **Rattlesnakes, Their Habits, Life Histories and Influences on Mankind**, 2 vols. University of California Press, Berkeley, 1956.

MARTIN, J. H; BAGBY, R. M. Temperature-frequency relationship of the rattlesnake rattle. **Copeia**, v.1972, n. 3, p.482–485, 1972.

MARTINS, B. A. et al. Vocal dialects and their implications for bird reintroductions. **Perspectives in Ecology and Conservation**. v, 16, n. 2, p. 83-89, 2018

MOON, BRAD R. Muscle Physiology and the Evolution of the Rattling System in Rattlesnakes. **Journal of Herpetology**, v. 35, n. 3, p. 497-500, 2001.

OWINGS, D. H, RUNDUS, A. S, ROWE, M. P. The rattling sound of rattlesnakes (*Crotalus viridis*) as a communicative resource for ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) and burrowing owls (*Athene cunicularia*). **Journal of Comparative Psychology**, v. 116, n. 2, p. 197-205, 2002.

PARMENTIER, E. et al. 2005. Geographical variation in sound production in the anemonefish *Amphiprion akallopisos*. **Proceedings of the Royal Society**, v. 272, n. 1573, p.1697–1703, 2005.

PIMENTA, B. V. S. et al. Morphological and Acoustical Variation, Geographic Distribution, and Conservation Status of the Spinythumb Frog *Crossodactylus bokermanni* Caramaschi and Sazima, 1985 (Anura, Hylodidae). **Journal of Herpetology**, v. 42, n. 3, p. 481–492, 2008.

PUCCA, M. B. et al. *Crotalus durissus ruruima*: current knowledge on natural history, medical importance, and clinical toxinology. **Frontiers in Immunology**, v. 12, p.659515, 2021.

R CORE TEAM. 2021. **A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Disponível em: <https://www.R-project.org>>. Acesso em: 20 ago. 2022

RANGEL-SANTOS, A. et al. A comparative study of biological activities of crotoxin and CB fraction of venoms from *Crotalus durissus terrificus*, *Crotalus durissus cascavella* and *Crotalus durissus collilineatus*. **Toxicon**, 2004.

REISERER, RANDALL, S; GORDON, W, SCHUETT. **The origin and evolution of the rattlesnake rattle: misdirection, clarification, theory, and progress**. *Rattlesnakes of Arizona*, 2, p. 245-274, 2016.

- REYES-VELASCO, J. et al. How many species of rattlesnakes are there in the *Crotalus durissus* species group (Serpentes: Crotalidae)? **Revista Latinoamericana de Herpetología**, v.5, n. 1, p. 43-55, 2022.
- RISCH, D. Vocalizations of male bearded seals, *Erignathus barbatus*: classification and geographical variation. **Animal Behaviour**, v. 73, p. 747-762, 2007
- ROTHER-GROLEAU, C. et al. Morphological traits as indicators of sexual dimorphism in prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis*), 2018.
- ROHR, D. L. et al. Habitat-dependent advertisement call variation in the monkey frog *Phyllomedusa nordestina*. **Ethology**, v. 126, n. 6, pp.651-659, 2020.
- ROWE, M. P; OWINGS, D. H. The meaning of meaning of the sound of rattling by rattlesnakes to California ground squirrels. **Behavior**, v.66, n. 3-4, p. 252-267, 1978.
- ROWE, M. P; COSS, R. G, OWINGS, D.H. Rattlesnake rattles and burrowing owl hisses: a case of acoustic Batesian mimicry. **Ethology**, v. 72, p.53-71, 1986.
- RUSSEL, A. P; BAUER, A. M. Vocalization by extant non-avian reptiles: A synthetic overview of phonation and the vocal apparatus. **The Anatomical Record**, n. 304, v. 7, p. 1–51, 2020.
- SANT'ANNA S; ABE, A. S. Diet of the rattlesnake *Crotalus durissus* in southeastern Brazil (Serpentes, Viperidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 42, n. 3, p. 169-174, 2007.
- SAWAYA, R. J. et al. Composition and natural history of a Cerrado snake assemblage at Itirapina, São Paulo State, southeastern Brazil. **Biota Neotropica**. v. 8, n. 2, 2008.
- SILVA-JÚNIOR, L. N. et al. Geographic Variation of Individual Venom Profile of *Crotalus durissus* Snakes. **Journal of venomous animals and toxins including tropical diseases**, v. 26, 2020.
- SUEUR, J. et al. Seewave, a free modular tool for sound analysis and synthesis. **Bioacoustics**, v. 18, p. 213-226, 2008.
- SWAISGOOD, R. R. et al. Assessment of rattlesnake dangerousness by California ground squirrels: exploitation of cues from rattling sounds. **Animal Behaviour**, v. 57, p. 1301–1310, 1999.
- SHINE, R. Growth rates and sexual maturation in six species of Australian elapid snakes. **Herpetologica** v. 34, p. 73–79, 1978.
- SHINE, RICHARD. Sexual Size Dimorphism in Snakes Revisited. **Copeia**, v. 1994, n. 2, p. 326–46, 1994.
- TOZETTI, A. M; MARTINS, M. Daily and seasonal activity patterns of free range South-American rattlesnake (*Crotalus durissus*). **Anais da Academia Brasileira de Ciências (Impresso)**, v. 85, n. 3, p. 1047-1052, 2013.

TOZETTI, A. M; MARTINS, M. Habitat use by the South-American rattlesnake (*Crotalus durissus*) in south-eastern Brazil. **Journal of Natural History**, v. 42, p.1435-444, 2008.

WICKHAM, H; WICKHAM, H. **Programming with ggplot2**. Ggplot2: elegant graphics for data analysis, p. 241-253, 2016.

YOUNG, B. A. Morphological basis of “growling” in the King Cobra, *Ophiophagus hannah*. **Journal of Experimental Zoology**, v. 260, p. 275–287, 1991

YOUNG, B; BROWN, I. On the acoustic profile of the rattlesnake rattle. **Amphibia-Reptilia**. v. 14, p. 373–380, 1993.

YOUNG, B; BROWN, I. The physical basis of the rattling sound in the rattlesnake *Crotalus viridis oreganus*. **Journal of Herpetology**, n. 29, p. 80–85,1995.

YOUNG, B. Snake bioacoustics: toward a richer understanding of the behavioral ecology of snakes. **The Quarterly Review of Biology**, v. 78, n. 3, p. 303-325, 2003.

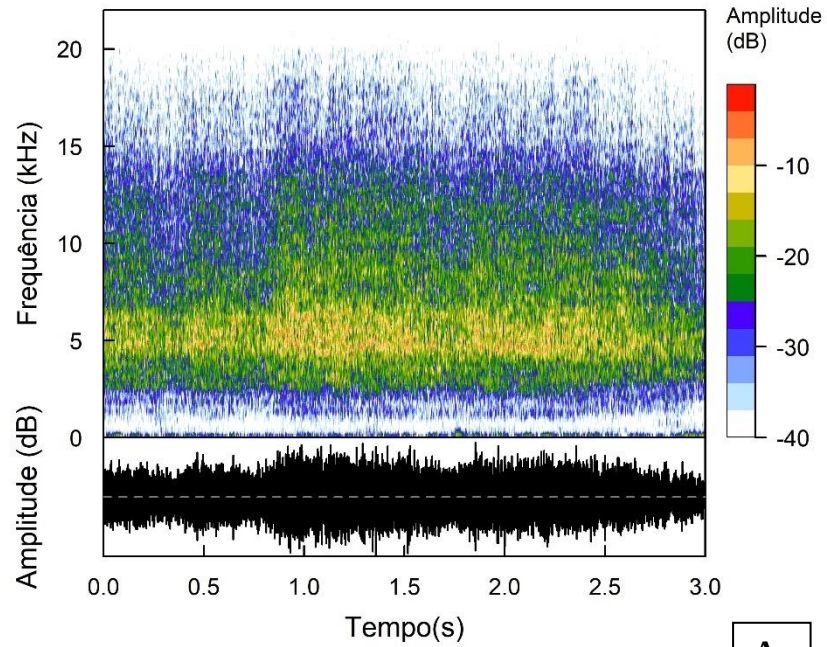
YOUNG, B. A. A review of sound production and hearing in snakes, with a discussion of intraspecific acoustic communication in snakes. **Journal of the Pennsylvania Academy of Science**, v. 71, p. 39–46, 1997.

YU, X. et al. Geographic variation in Gekko gecko advertisement calls in relation to variations in morphological characteristics: implications for regional population differentiation. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 23, n. 3, p. 211-228, 2011.

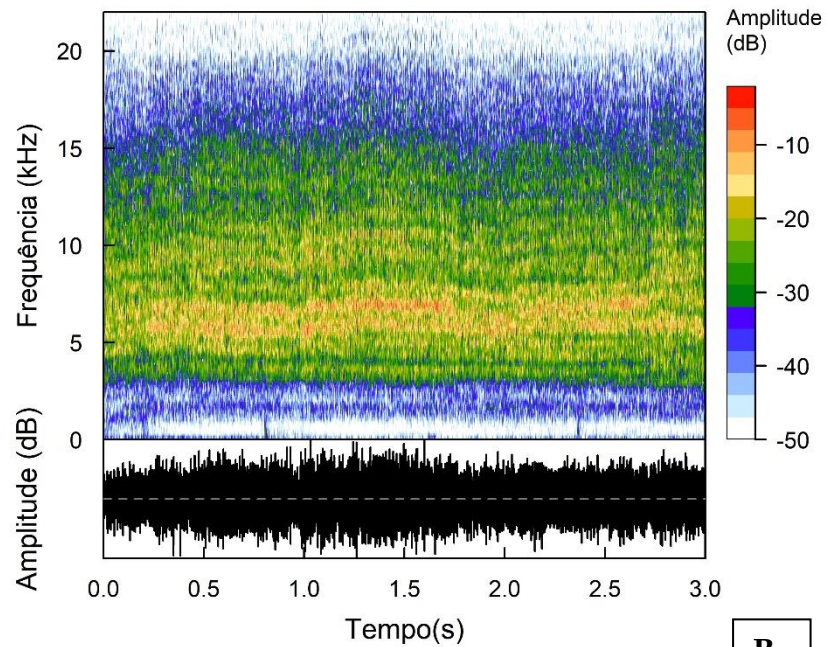
ZDENEK, C. N et al. Sound garden: How snakes respond to airborne and ground borne sounds. **PLoS ONE**, v. 18, n. 2, 2023.

ZIMMERMAN, A. A; POPE C H. **Development and growth of the rattle of rattlesnakes**. Fieldiana (Zoology), 1948.

APÊNDICE A – Espectrograma e oscilograma da emissão do som do chocalho da Cascavel *Crotalus durissus*: (A) – *C. d. cascavella*, (B) – *C. d. collilineatus*, (C) – *C. d. terrificus*, (D) – *C. d. durissus*, (E) – *C. d. ruruima* e (F) – *C. d. marajoensis*.



A



B

