



Pós-Graduação
ZOOLOGIA
MPEG/UFPA

**MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA
CURSO DE MESTRADO EM ZOOLOGIA**

Morfologia e taxonomia de *Atractus latifrons* (Günther, 1868) (Serpentes: Dipsadidae) e seu relacionamento mimético com corais verdadeiras na Amazônia

Paula Carolina Rodrigues de Almeida

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Curso de Mestrado, do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito parcial para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientadora: Dra. Ana Lúcia da Costa Prudente

Belém – PA

2012

PAULA CAROLINA RODRIGUES DE ALMEIDA

Morfologia e taxonomia de *Atractus latifrons* (Günther, 1868) (Serpentes: Dipsadidae) e seu relacionamento mimético com corais verdadeiras na
Amazônia

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Curso de Mestrado, do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito parcial para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientadora: Dra. Ana Lúcia da Costa Prudente

Belém – PA

2012

Dedicatória

A todos aqueles que acreditaram e me apoiaram nas horas mais difíceis.

Obrigada.

Agradecimentos

Finalmente cheguei ao fim de mais um ciclo! Tenho certeza de que sem toda a ajuda que eu recebi, de tantas pessoas, para tantas coisas, certamente eu não teria o mesmo sucesso...então, gostaria de aproveitar para agradecer de coração, todos aqueles que foram tão importantes para essa construção.

Ao Programa de Capacitação em Taxonomia (PROTAX- CNPq) pelo apoio financeiro fundamental para o desenvolvimento desta dissertação, sem o qual talvez eu não conseguisse desenvolvê-la com o mesmo entusiasmo.

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi (PPGZOO –UFPA/MPEG), bem como seu colegiado pela oportunidade de cursar o mestrado nesta instituição.

*Aos curadores e seguintes pessoas por conceder o material examinado: D. Borges-
Nojosa (CHUFC); R. Casallas e A. Rodríguez (MLS); M. Carvalho (UFMT); J. Samonek e
C. Jatobá (FMT); F. Franco e V. Germano (IBSP); L. Gonzalez e R. Montaña (MNKR); J.
Lynch (ICN); D. Perico (IAvH); J. Santa-Gadea e C. Aguilar (MHNSM); G. Señaris Rivas
(MHNLS); R. Vogt (INPA); H. Zaher, C. Castro (MZUSP),*

À minha orientadora, Dra. Ana Prudente (Aninha) pela credibilidade, pela confiança depositada em mim para desenvolver esta complexa pesquisa, por todos os anos de dedicação, paciência e incentivo (desde minha Iniciação Científica), pela amizade e cumplicidade. Agradeço pela participação chave na minha construção e amadurecimento como cientista e todos os momentos compartilhados. Muito obrigada, Aninha!

Aos professores Dr. Leandro Juen e Dr. Denis Silva Nogueira pelo auxílio com os programas estatísticos e com o programa Ecosim,

Ao Dr. Paulo Passos por todas as colaborações no primeiro capítulo, o que resultou na publicação do primeiro artigo desta dissertação.

Ao Dr. Marinus Hoogmoed pelos pdf's concedidos que me auxiliaram na discussão do primeiro capítulo desta dissertação.

Aos avaliadores do meu projeto de qualificação Dr. Gleomar Maschio, Dr. Marcos Pérsio e Dr. Orlando Tobias pelas valiosas sugestões que muito contribuíram para a melhoria do resultado final do presente trabalho.

À banca avaliadora Dr. Alfredo Pedroso, Dr. Francisco Franco, Dr. Felipe Curcio, Dr. Gleomar Maschio e Dr. Júlio Cesar de Moura-Leite por ter aceitado o convite para avaliar esta dissertação.

Às queridas secretárias da Pós-graduação, Anete Marques (Nete), Dorotéia de Fátima (Doró) e Wanessa Martinna por terem sempre me assessorado muito bem quanto ao cumprimento do meu papel de aluna do PPGZOO, pela disponibilidade e acessibilidade sempre que precisei de algum recurso administrativo da secretaria e, sobretudo, pela amizade desde o início de minha “morada” no MPEG. Obrigada, meninas!

Aos técnicos do Laboratório de Herpetologia do MPEG, Reginaldo Rocha (Rochinha) e Fabrício Sarmiento pelo auxílio na separação de todo material emprestado de outras coleções brasileiras, pelas boas risadas, e por proporcionarem um ambiente de descontração e respeito, essencial para o desenvolvimento de um bom trabalho.

Ao amigo de todas as horas de tormento e dúvidas sobre diversos assuntos referentes às corais, Darlan Feitosa (Darlanzinho). Obrigada por fazer parte do meu amadurecimento profissional, por ter me ensinado o quanto era importante e prazeroso o estudo sobre corais verdadeiras e falsas; por estar sempre presente em todas as vezes que precisei tirar uma dúvida; por me incentivar, quando eu achava que não seria mais produtivo continuar trabalhando; e pela excelente companhia no laboratório. Muito obrigada, Darlanzinho!

Aos amigos Lywouty Reymond (tiute!) e Darlan Feitosa (Darlanzinho) pelas ilustrações de Micrurus.

*Aos colegas Saymon Albuquerque e Renato Gaiga pelas fotos de *Atractus latifrons* em ambiente natural.*

Aos amigos Adriano Maciel (Adric), Marcélia Basto (Cereja) e Isabela Brcko (Bela) pelo grande auxílio com as coordenadas geográficas e os mapas presentes no segundo capítulo. MUITÍSSIMO obrigada por toda a ajuda, pela paciência e amizade!

Ao colega (de longe) Dr. Felipe Curcio (Felipão) pelas discussões construtivas sobre as falsas-corais e pelos pdf's compartilhados que muito me auxiliaram na construção e discussão dos capítulos. Valeu, cabeleira!

Aos amigos João Carlos (João) e Ângelo Dourado (Teco) pelas discussões construtivas sobre serpentes em alguns momentos,

Gostaria de agradecer especialmente aos amigos Darlan Feitosa (Darlanzinho), João Carlos (João), Marcélia Basto (Cereja), Marina Mendonça (Veeeeeeeeerme!) e Alessandro Menks (Fresco) por todo apoio, incentivo, carinho e amizade nas horas de desânimo e pelos momentos de descontração. A amizade de vocês foi fundamental nos momentos mais difíceis que passei até chegar aqui! Muito obrigada pelos conselhos, pela cumplicidade e parceria de vocês!!

Aos colegas Ariane Araújo (Mariane), Annelise D'Angiolella (Anne), Marcelo Sturaro (Fralda), Gerson Moreira, Alexandre Cordeiro, Luciana Oliveira (Lu), Rogério Nunes (SEMA), Júlio Meyer (SEMA), entre outros, pelo respeito e boa convivência.

Aos colegas do "grupo de estudo para o mestrado" Alessandro Menks (Fresco), Bruno Rodrigues (Dasa), Chris Godinho, Romina Batista (Carniça), Carla (Carlinha ornito) e Marina Mendonça (Veeeeeeeeerme!) por não terem permitido que eu desistisse antes mesmo de fazer a prova. Adorei a convivência e aprendi muito com vocês também. Valeu muito a força, galera!

Às amigas Marina Mendonça (Veeeeeeeeerme!) e Wáldima Rocha (Cerejinha) por me ensinarem como a vida pode ser divertida, hahaha! Obrigada meninas, vocês são essenciais para a manutenção do meu bom-humor! Cerejinhas, ativar!!!

À minha mãe, Socorro Almeida e ao meu padrasto, Rubens Silva pela criação, pelo apoio, pelo amor e cumplicidade. Nesses dois seres humanos me inspiro para ter o bom caráter que tenho hoje, para trilhar sempre o melhor caminho, cujos princípios incluem lealdade, companheirismo, tolerância, verdade e amor. Com esses princípios vocês me ajudaram a ser uma pessoa mais madura, responsável e tolerante. Muito obrigada por tudo. Vocês são tudo pra mim! Amo vocês!

À minha avó, Eliete (vozinha) e minha tia Jacira (dindinha) por participarem com tanto amor e entusiasmo de minha criação e evolução como ser humano. A dedicação e o amor incondicionais de vocês me fortaleceram nos piores momentos da minha vida e me ajudaram a ser forte e superar as dificuldades. Amo muito vocês, obrigada!

Aos irmãos, Brunno e Marcelo pelo apoio e amor incondicionais, tão fundamentais em todas as fases da minha vida. Muito obrigada pelo prazer de conviver e aprender com vocês em boa parte da minha vida. Amo muito vocês!

À minha irmã e alma gêmea, Paula Cristina Almeida (passarinho), que me ensinou e ensina tantas coisas maravilhosas todos os dias, da qual desfruto do prazer da companhia e convivência dia e noite a seu lado e a quem eu dedico tudo o que há de mais bonito dentro de mim, pra quem eu tento ser o melhor dos seres humanos a cada dia. Irmã, é por você tudo o que faço de melhor nessa vida. Te amo muito, minha parceira, minha cúmplice, minha irmã, amiga!

Ao meu amigo e companheiro Arthur Souza pela enorme paciência sempre, pelo amor, carinho e respeito com que me trata e por fazer eu me sentir uma mulher especial. Pelas conversas e conselhos nos momentos em que precisei, por fazer questão de me apoiar em todas as minhas decisões e por pacientemente me oferecer o apoio logístico do dia a dia, dentre eles, o de me resgatar no museu altas horas, para que eu pudesse chegar com segurança em casa. Muito obrigada por tudo, meu amor!

Aos amigos, parceiros e irmãos que ganhei da vida, Ana Carolina (Karuja), Bruno Cicalise (Parceiro), Carol Corrêa (Carolzona), Isabel Moreira (Isa), Luciana Rodrigues (Lu Patinha), Marcelo Farias (Tchelo), Rodrigo (Mano), Socorro Brito (Socorrinha) e Yury Maués (Cunhado). Obrigada pela amizade e carinho, pela excelente companhia a qualquer hora, pelas conversas, risadas e pelo prazer da companhia em momentos tristes e alegres da minha vida.

Agradeço a todos aqueles que se não me ajudaram, pelo menos não me atrapalharam nesse período. Se por ventura eu me esqueci de mencionar o nome de alguém, minhas sinceras desculpas.

Meus sinceros agradecimentos a todos que me acompanharam até aqui!

Muito Obrigada!

ÍNDICE

Agradecimentos.....	ii
Lista de Figuras.....	9
Resumo.....	12
Abstract.....	13
Introdução Geral.....	14
Referências Bibliográficas.....	24
Capítulo 1 – Variação Morfológica e Taxonomia de <i>Atractus latifrons</i> (Günther, 1868) (Serpentes: Dipsadidae).....	30
ABSTRACT.....	31
RESUMO.....	32
INTRODUÇÃO.....	33
MATERIAL e MÉTODOS.....	35
RESULTADOS.....	37
- Variabilidade cromática.....	37
- Frequência de Ocorrência dos Padrões Cromáticos.....	44
- Variação hemipeniana.....	45
- Variação morfológica.....	46
- Diagnose.....	47
- Redescrição do holótipo.....	49
- Variação merísticas e morfométricas.....	50
- Morfologia hemipeniana.....	52
- Distribuição Geográfica.....	52
- Discussão.....	53
AGRADECIMENTOS.....	56
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	57
Capítulo 2 – Relações miméticas entre <i>Atractus latifrons</i> e corais verdadeiras na Amazônia.....	61
RESUMO.....	62

INTRODUÇÃO.....	63
MATERIAL e MÉTODOS.....	65
RESULTADOS.....	70
DISCUSSÃO.....	84
AGRADECIMENTOS.....	86
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	88
ESPÉCIMES EXAMINADOS (Anexos).....	92

Lista de Figuras

Introdução Geral

Figura 1. Exemplo de padrões aposemáticos encontrados na natureza. (A) Coral verdadeira, *Micrurus frontalis*, com padrão em anéis vermelhos, bancos e pretos; (B) Anfíbio, *Phyllomedusa azurea*, com coloração laranja na lateral do corpo e região interna dos membros anteriores e posteriores. Escala: 10mm.....17

Figura 2. Visão geral do padrão de desenho e coloração de *Atractus latifrons*. (A) padrão bicolor em mônades; (B) padrão tricolor em díades; e (C) padrão tricolor em tétrades.....23

Capítulo 1

Figura 1. Exemplar (MPEG 20363) com padrão bicolor em mônades de *Atractus latifrons*. A. Vista dorsal do corpo; B. Vista ventral do corpo; C. Vista lateral mostrando os anéis no meio do corpo; D. Vista dorsal da cabeça; E. Vista lateral da cabeça; F. Vista ventral da cabeça. Escala: 10mm.....41

Figura 2. Exemplar (MPEG 17460) com padrão tricolor em mônades de *Atractus latifrons*. A. Vista dorsal do corpo; B. Vista ventral do corpo; C. Vista lateral mostrando os anéis no meio do corpo; D. Vista dorsal da cabeça; E. Vista lateral da cabeça; F. Vista ventral da cabeça. Escala: 10mm.....42

Figura 3. Exemplar (MPEG 19261) com padrão tricolor em mônades de *Atractus latifrons*. A. Vista dorsal do corpo; B. Vista ventral do corpo; C. Vista lateral mostrando os anéis no meio do corpo; D. Vista dorsal da cabeça; E. Vista lateral da cabeça; F. Vista ventral da cabeça. Escala: 10mm.....43

Figura 4. Exemplar (MZUSP 6594) com padrão tricolor em díades de *Atractus latifrons*. A. Vista dorsal do corpo; B. Vista ventral do corpo; C. Vista lateral mostrando os anéis no meio do corpo; D. Vista dorsal da cabeça; E. Vista lateral da cabeça; F. Vista ventral da cabeça. Escala: 10mm.....44

Figura 5. Exemplar (MPEG 17548) com padrão Tricolor em tétrades de *Atractus latifrons*. A. Vista dorsal do corpo; B. Vista ventral do corpo; C. Vista lateral mostrando os anéis no meio do corpo; D. Vista dorsal da cabeça; E. Vista lateral da cabeça; F. Vista ventral da cabeça. Escala: 10mm.....45

Figura 6. Mapa de frequência dos padrões de *Atractus latifrons*. Legenda: TRD: padrão tricolor em díades; TRT: padrão tricolor em tétrades; TRM-I: padrão tricolor em mônades – Exemplar MPEG 17460; TRM-II: padrão tricolor em mônades – Exemplar MPEG 19261; BIM: padrão Bicolor em mônades.....46

Figura 7. Hemipênis de *Atractus latifrons*. A - hemipênis esquerdo do exemplar UFMT 3698, procedente do Mato Grosso; B - hemipênis direito do exemplar MPEG 17548, procedente do Amazonas; C - hemipênis esquerdo do exemplar MPEG 17564, procedente do Amazonas. Escala: 5 mm.....47

Figura 8. Parcelas bivariadas com regiões de confiança de 95% para os dois primeiros eixos resultantes de análises discriminantes para machos (A) e fêmeas (B) de *Atractus latifrons*.....48

Figura 9. Holótipo (BM 1946.1.6.52) de *Atractus latifrons*. A. Vista dorsal do corpo; B. Vista ventral do corpo; C. Vista lateral mostrando os anéis no meio do corpo; D. Vista dorsal da cabeça; E. Vista lateral da cabeça; F. Vista ventral da cabeça. Escala: 10mm.....52

Figura 10. Distribuição geográfica de *Atractus latifrons* conforme material analisado e dados bibliográficos. Legenda: círculo fechado= material analisado; círculo aberto= Dixon & Soini (1977); triângulo fechado= Boulenger (1894); triângulo aberto= Martins & Oliveira (1993); quadrado fechado= Hoogmoed (1980); quadrado aberto= Gasc & Rodrigues (1980); losango aberto= Chippaux (1986).....55

Capítulo 2

Figura 1. Distribuição das localidades amostradas no bioma amazônico.....72

Figura 2. Representação esquemática dos padrões de desenho e coloração das corais verdadeiras do gênero *Micrurus*, identificadas como possíveis modelos miméticos para *Atractus latifrons*: a) *Micrurus albicinctus*; b) *Micrurus averyi*; c) *Micrurus langsdorffi*; d) *Micrurus filiformis*; e) *Micrurus lemniscatus*; e f) *Micrurus diutius*. Ilustrações: Feitosa, D. T.....73

Figura 3. Padrão bicolor em mônades do mímico *Atractus latifrons* (MPEG 20363) com o modelo *Micrurus albicinctus* (MPEG 20372). A. Representação esquemática do padrão de desenho e coloração da região cefálica; B. Representação esquemática do padrão de desenho e coloração da região dorsal. C. Colorido em vida de *Atractus latifrons*; D. Colorido em vida de *Micrurus albicinctus*. Escala: 5 mm. Fotos: Vitt, L.....75

Figura 4. Padrão tricolor em mônades do mímico *Atractus latifrons* (MPEG 17460) com o modelo *Micrurus averyi* (MPEG 23704). A. Representação esquemática do padrão de desenho e coloração da região cefálica; B. Representação esquemática do padrão de desenho e coloração da região dorsal. C. Colorido geral dorsal de *Atractus latifrons*; D. Colorido em vida de *Micrurus averyi*. Foto: D - Fraga *et.al.* Escala: 5 mm.....77

Figura 5. Padrão tricolor em mônades do mímico *Atractus latifrons* (MPEG 19261) com o modelo *Micrurus langsdorffi*. A. Representação esquemática do padrão de desenho e coloração da região cefálica; B. Representação esquemática do padrão de

desenho e coloração da região dorsal. C. Colorido geral dorsal de *Atractus latifrons*; D. Colorido em vida de *Micrurus langsdorffi*. Foto: Maldonado, J. H. Escala: 5 mm.....79

Figura 6. Padrão tricolor em tétrades do mímico *Atractus latifrons* (MPEG 17548) com o modelo *Micrurus filiformis* (MPEG 23907). A. Representação esquemática do padrão de desenho e coloração da região cefálica; B. Representação esquemática do padrão de desenho e coloração da região dorsal. C. Colorido geral dorsal de *Atractus latifrons*; D. Colorido em vida de *Micrurus filiformis*. Foto: Maschio, G. F. Escala: 5 mm.....80

Figura 7. Padrão tricolor em díades do mímico *Atractus latifrons* (MZUSP 6594) com o modelo *Micrurus lemniscatus* (MPEG 23164). A. Representação esquemática do padrão de desenho e coloração da região cefálica; B. Representação esquemática do padrão de desenho e coloração da região dorsal; C. Colorido em vida de *Atractus latifrons*; Foto: Albuquerque, S.; D. Colorido em vida de *Micrurus lemniscatus*. Foto: Dourado, A. Escala: 5 mm.....82

Figura 8. Padrão tricolor em díades do mímico *Atractus latifrons* (MZUSP 6594) com o modelo *Micrurus diutius* (MPEG 20787). A. Representação esquemática do padrão de desenho e coloração da região cefálica; B. Representação esquemática do padrão de desenho e coloração da região dorsal. C. Colorido em vida de *Atractus latifrons*; Foto: Albuquerque, S.; D. Colorido em vida de *Micrurus diutius*. Foto: Hili, P. Escala: 5 mm.....83

Figura 9. Distribuição do padrão bicolor em mônades de *Atractus latifrons* (círculo preto) e *Micrurus albicinctus* (triângulo vermelho).....84

Figura 10. Distribuição do padrão tricolor em mônades de *A. latifrons* (círculo preto) com *Micrurus averyi* (quadrado azul) e *M. langsdorffi* (triângulo vermelho) com os mesmos padrões.....85

Figura 11. Distribuição do padrão tricolor em díades de *A. latifrons* (círculos pretos) e o padrão tricolor em tríades de *M. lemniscatus* (quadrados azuis), *M. diutius* (triângulos vermelhos).....86

Figura 12. Distribuição do padrão tricolor em tétrades de *Atractus latifrons* (círculo preto) e *Micrurus filiformis* (triângulo vermelho).....88

Resumo

A coloração animal é um importante atributo biológico com diferentes funções relacionadas às estratégias de vida adotadas pelos indivíduos no ambiente, como a termorregulação, a defesa e a comunicação inter e intraespecífica. O mimetismo é talvez, um dos mais importantes mecanismos biológicos de comunicação, frequentemente envolvendo similaridade de cor com conotação defensiva. Os sistemas miméticos refletem um complexo processo de evolução, que acentua semelhanças morfológicas ou comportamentais entre duas ou mais espécies, garantindo vantagens adaptativas em pelo menos uma delas. Apesar de comum entre os invertebrados, o mimetismo também pode ser observado em grupos de vertebrados como lagartos e serpentes, por exemplo. Dentre os exemplos mais comuns de mimetismo em serpentes são descritas as relações entre os corais verdadeiras e falsas. A falsa-coral, *Atractus latifrons* (Günther, 1868) é endêmica da Amazônia e ocorre nos territórios de Brasil, Colômbia, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela. Em função da semelhança cromática de seus diferentes padrões, esta espécie foi relacionada à algumas espécies de corais verdadeiras do gênero *Micrurus* que também apresentam distribuição amazônica. Embora a variação cromática desta espécie tenha sido relatada por alguns autores, algumas questões sobre o polimorfismo intraespecífico e sua relação com a distribuição geográfica, assim como a relação mimética com as corais verdadeiras de *Micrurus* ainda não foram estudadas. Com o objetivo de contribuir com a elucidação destas questões, este estudo foi organizado em dois capítulos: no primeiro capítulo, intitulado “Variação morfológica e taxonomia de *Atractus latifrons* (Günther, 1868) (Serpentes: Dipsadidae)”, foram apresentadas as variações da morfologia externa e hemipeniana da espécie, incluindo sua redescrição e descrição do holótipo, além das descrições dos padrões cromáticos e análise de dimorfismo sexual; e no segundo capítulo, intitulado “Relações miméticas entre *Atractus latifrons* e corais verdadeiras na Amazônia”, foram identificados os possíveis modelos miméticos para *A. latifrons*, inferindo suas relações miméticas através da análise de co-ocorrência e apresentando mapas de distribuição dos padrões miméticos entre as espécies envolvidas.

Palavras chave: *Atractus latifrons*, morfologia, mimetismo, Amazônia

Abstract

Animal coloration is an important biological attribute with different functions related to the strategies adopted by individuals in the environment, such as thermoregulation, defense and inter and intraspecific communication. The mimicry is perhaps one of the most important biological communication mechanisms, often involving similarity of color with a defensive connotation. Systems mimetics reflect a complex evolution process that accentuates similarities morphological or behavioral between two or more species guaranteeing adaptive advantages at least one. Though common between invertebrates, mimicry also observed in vertebrate groups as lizards and serpents eg. For examples common mimicry snakes are described relations between corals true and false. The false coral, *Atractus latifrons* (Günther, 1868) is endemic in the Amazon and occurs in the Brazil, Colombia, French Guiana, Peru, Suriname and Venezuela. Due to the similarity of their different color patterns, this species was related to some species of the genus *Micrurus* coral snakes that also have Amazon distribution. Although the chromatic variation of this species has been reported by some authors, some questions about the intraspecific polymorphism and its relation to geographic distribution, as well as the mimetic relationship with the coral snakes *Micrurus* not yet been studied. With the purpose of contribute to the elucidation of these issues, this study was organized into two chapters: In first entitled "Variation Morphological and Taxonomy *Atractus latifrons* (Günther, 1868) (Serpentes: Dipsadidae)" were presented morphological variations species including descriptions their standards chromatic and variations morphological intraspecific *A. latifrons* and analysis sexual dimorphism group; in second chapter entitled "Relations mimicry between *Atractus latifrons* and corals true Amazon" were identified for possible models mimetics *A. latifrons*, inferring their mimetic relationships through the analysis of co-occurrence and distribution maps showing patterns among mimetic species involved.

Key words: *Atractus latifrons*, morphology, mimicry, Amazonian.

1- Introdução geral

A coloração animal e os diferentes padrões de desenho são atributos morfológicos de grande importância para as populações em seus ambientes naturais. Estas características refletem estratégias de vida, com base na termorregulação, na comunicação inter e intraespecífica e na seleção sexual, viabilizando o sucesso evolutivo das espécies (Endler 1978, 1988; Brakefield 1985; Del-Claro 2004).

Os padrões de coloração são interpretados como sendo o resultado de um processo evolutivo direcionado a predadores visualmente orientados (Vasconcelos-Neto & Gonzaga 2000). Dentre a comunicação intra e interespecífica, um dos mecanismos de defesa mais conhecidos é o aposematismo, cujo termo foi proposto por Poulton (1890). O aposematismo representa o resultado de uma combinação entre sinais de advertência e defesas secundárias (p.ex. compostos químicos ou características morfológicas) desempenhadas por organismos que possuem coloração chamativa (cores como vermelho, amarelo, branco, etc) e sabor impalatável (Bates 1862; Wallace 1867; Müller 1878; Brower & Brower 1964; Rothschild & Kellet 1972; Edmunds 1974; Vasconcelos-Neto & Gonzaga 2000).

Segundo Ruxton *et al.* (2004), durante o desenvolvimento do aposematismo, a coloração chamativa teria evoluído após o estabelecimento das defesas químicas, denotando a impalatabilidade à possíveis predadores. Vale ressaltar que estes sinais só teriam significado para um animal visualmente orientado, que após experimentar uma presa impalatável e com coloração aposemática, aprenderia a evitar animais com aparência similar, aumentando, assim, a taxa de sobrevivência de espécies aposemáticas no ambiente (Edmunds 1974; Endler 1978, 1988; Harvey *et al.* 1982; Del-Claro 1991; Del-Claro & Vasconcelos-Neto 1992; Nascimento 2009).

Segundo a teoria da coloração de advertência, postulado por Endler (1978, 1988), presas aposemáticas são exemplos de animais especializados e bem adaptados, que expressam suas qualidades através da coloração conspícua. Além das propriedades inerentes ao padrão de cor e comportamento do organismo (p.ex. cor predominante e brilho), características como a visão e táticas de caça do predador, assim como, os padrões de coloração do substrato, também influenciam na detecção de visibilidade do indivíduo (Del-Claro & Vasconcelos-Neto 1992; Nascimento 2009).

Predadores com orientação visual refinada, como muitas aves e alguns primatas, apresentam alta capacidade cognitiva, uma resolução uniforme da imagem e uma acomodação à luz superior à do ser humano. Esses predadores conseguem distinguir cores laranja e vermelho, que exibem um forte contraste com o substrato verde (Rothschild 1972; Del-Claro & Vasconcelos-Neto 1992). Dessa forma, combinações das cores preto, vermelho, laranja, amarelo, branco e seus diferentes tons, são interpretados, pelo predador, como sinais de advertência (Wickler 1968; Edmunds 1981; Del-Claro 1991). Neste caso, ao associarem impalatabilidade e/ou periculosidade com as cores aposemáticas, os indivíduos se protegem contra predação, podendo, ainda, servirem como modelos para outras espécies (Wickler 1968; Ford 1975; Turner 1977; Gittleman & Harvey 1980; Waldbauer 1988; Futuyma 1992; Del-Claro & Vasconcelos-Neto 1992; Mappes *et al.* 2005) (Figura 1).

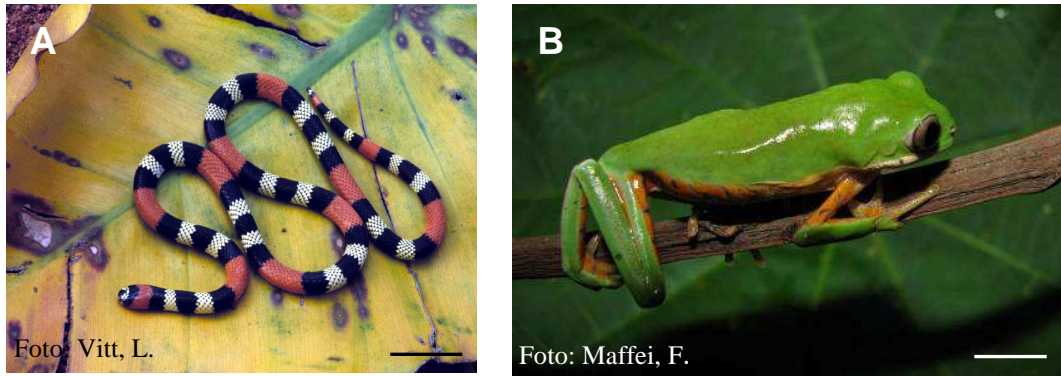


Figura 1. Exemplo de padrões aposemáticos encontrados na natureza. (A) Coral verdadeira, *Micrurus frontalis*, com padrão em anéis vermelhos, bancos e pretos; (B) Anfíbio, *Phyllomedusa azurea*, com coloração laranja na lateral do corpo e região interna dos membros anteriores e posteriores. Escala: 10mm.

A partir dessas vantagens decorrentes do aposematismo, algumas espécies se favorecem de estratégias deste padrão como tática anti-predatória (Endler 1988; Del-Claro 1991, 1996; Vasconcelos-Neto & Gonzaga 2000; França 2008). O mimetismo é um fenômeno evolutivo que pode estar relacionado à defesa, reprodução ou predação. Geralmente, o fenômeno baseia-se em cópias fenotípicas de coloração e comportamento (Wickler 1968). O mimetismo reflete um complexo processo de adaptação envolvendo genética, ecologia, fisiologia, comportamento e comunicação intra e interespecífica, através da convergência para um modelo padrão mais apto, com características que podem contribuir com o sucesso evolutivo/reprodutivo de determinada espécie (Del-Claro & Vasconcelos-Neto 1992; Del-Claro 1996; Vasconcelos-Neto & Gonzaga 2000; Lutz 2002; Nascimento 2009).

A definição original do termo mimetismo (do grego *mimos* = imitador) foi proposta por Bates (1862) em seu clássico trabalho com borboletas palatáveis (Pieridae) e impalatáveis (Heliconiidae) na bacia Amazônica. Por este motivo esse modelo ficou conhecido como *mimetismo batesiano* (França 2008; Nascimento 2009).

Posteriormente, o termo foi discutido e diferentes conceitos foram propostos por inúmeros autores (Wickler 1968; Vane-Wright 1980, 1981; Edmunds 1981; Endler 1981; Robinson 1981; Rothschild 1981; Vane-Wright 1981; Campbell & Lamar 1989).

Segundo Pough (1988), o mimetismo é um processo evolutivo que acentua semelhanças (morfológicas ou comportamentais) entre duas ou mais espécies não relacionadas, implicando em vantagens adaptativas a pelo menos uma delas. Em sistemas ou complexos miméticos estão envolvidos obrigatoriamente três elementos, que são: **modelo**, que emite um sinal (visual, acústico ou químico); **mímico**, que “imita” ou reproduz o sinal emitido pelo modelo e; organismo **receptor**, sensível a este sinal (Pasteur 1892; Vane-Wright 1980).

Uma das premissas básicas do mimetismo é de que na natureza os modelos sempre devem ser mais abundantes do que os mímicos, tornando o aprendizado, por parte do predador, mais eficaz (Pasteur 1982; França 2008). Entretanto, características envolvendo cor, sinais químicos e comportamentais, refletem a alta periculosidade do modelo, desestimulando ataques de predadores, o que indiretamente favorece mímicos inofensivos, resultando em um cenário onde os mímicos podem ser mais abundantes do que modelos (Pasteur 1982; Nascimento 2009). Dessa forma, quanto maior o número de morfotipos em uma determinada área, mais chances os mímicos locais têm de garantir sua proteção (Greene & McDiarmid 1981; França 2008).

Segundo Greene & McDiarmid (1981), outras características importantes devem ser consideradas em estudos de comportamentos miméticos: 1) a dependência de frequência; 2) a percepção e aprendizagem do predador; 3) o grau de toxicidade do modelo e; 4) as características ambientais. Tais informações podem exercer grande

influência nas relações miméticas entre as espécies (Greene & McDiarmid 1981; Pfennig *et al.* 2001).

No mimetismo batesiano, espécies venenosas e não venenosas geralmente apresentam padrões cromáticos muito parecidos e distribuições geográficas congruentes (Rettenmeyer 1970). Diversos exemplos deste modelo podem ser citados como entre as espécies de serpentes *Bothrops asper* (Linnaeus 1758) e *Xenodon rhabdocephalus* (Wied 1824) (Campbell & Lamar 1989), entre *Bothropoides jararaca* (Wied 1824) e *Xenodon merremii* (Wagler 1824) (Sazima 1992; Martins 1996), e entre as corais verdadeiras *Micrurus albicinctus* (Amaral 1925) e *Micrurus* spp. e a falsa coral *Atractus latifrons* (Günther 1868) (Savage & Slowinski 1992; Martins & Oliveira 1993, 1999; Silva Jr. 1993; Silva 2004).

Outras relações de toxicidade entre modelos e mímicos já foram descritas, tais como o modelo proposto por Müller (1878), onde existe uma correlação entre espécies de diferentes graus de toxicidade. Este modelo tornou-se conhecido como *mimetismo mülleriano* (Wickler 1968; Greene & McDiarmid 1981; Campbell & Lamar 1989; Joron & Mallet 1998; Nascimento 2009). Neste contexto, as espécies emissoras do sinal podem ser consideradas simultaneamente mímicas e modelos, onde todas as espécies envolvidas desfrutariam das eventuais vantagens resultantes da relação mimética (Sheppard & Turner 1977).

Segundo Sanders *et al.* (2006), no *mimetismo mülleriano* duas ou mais espécies tóxicas (emissoras do sinal) possuem fenótipos semelhantes (padrão aposemático). Assim, um eventual predador passaria a evitar todas as espécies com este fenótipo em decorrência da experiência desagradável com apenas uma delas, garantindo uma mútua proteção contra predadores (Sanders *et al.* 2006).

Como exemplo de espécies participantes do sistema mimético *mülleriano*, alguns autores (Müller 1878; Wickler 1968; Curcio 2008) citaram a relação entre espécies de serpentes opistóglifas, como as falsas corais dos gêneros *Erythrolamprus*, *Oxyrhopus* e *Rhynobothrium* e espécies de corais verdadeiras do gênero *Micrurus*. As semelhanças entre as espécies não precisariam ser exatas e as espécies envolvidas raramente apresentariam policromatismo (Campbell & Lamar 1989; Turner & Speed 1996; Joron & Mallet 1998; Speed & Turner 1999; Speed 2000).

Um terceiro modelo de mimetismo proposto por Mertens (1956), o *mimetismo mertensiano*, envolve três espécies aposemáticas de corais com diferentes graus de toxicidade. Para este sistema, Wickler (1968) descreveu a relação entre *Lampropeltis annulata* (Kennicott 1861) (mímico), *Micrurus fulvius* (Linnaeus 1766) (serpente “meio-venenosa”) e *Micruroides euryxanthus* (Kennicott 1860) (serpente muito venenosa). Cabe ressaltar que esse modelo está atualmente inserido no conceito de *mimetismo mülleriano*, tornando o termo mimetismo “mertensiano” desnecessário ou em desuso (Wickler 1968; França 2008).

Em outro modelo de mimetismo proposto por Gehlbach (1970, 1972), o *automimetismo*, as serpentes com padrão coralino (anéis vermelhos, pretos e brancos/amarelos) escapam de seus predadores utilizando apenas o comportamento defensivo e seu colorido aposemático não teria papel seletivo de fato. Grobman (1978) propôs o *pseudomimetismo* para explicar um modelo onde padrões de cores semelhantes que teriam surgido de forma independente em espécies simpátricas e que poderiam evoluir sem a pressão da predação diferencial.

Para corroborar a existência das relações miméticas entre corais verdadeiras e falsas, Greene & McDiarmid (1981) usaram os seguintes argumentos: 1) por apresentar um tamanho pequeno, espécies de corais verdadeiras teriam mais chance de fugir de

seus predadores, tornando-se menos propensas a ataques dos mesmos, além disso, indivíduos muito pequenos de corais verdadeiras seriam incapazes de inocular uma quantidade letal de veneno, mas ainda assim poderiam servir como modelos; 2) pequenos predadores poderiam sofrer apenas algumas injúrias, porém, não necessariamente chegando a morrer após o ataque de uma coral verdadeira; 3) colubrídeos opistóglifos poderiam ser mímicos batesianos ou modelos müllerianos e causar algum tipo de injúria ou até envenenamento não letal ao predador, que registra o episódio como experiência negativa; 4) o aprendizado social a partir de observações poderia ocorrer, embora só estivesse presente em espécies onde jovens e adultos forrageariam juntos.

Outra hipótese refutada por Greene & McDiarmid (1981) é a de que corais verdadeiras possuem hábitos noturnos, não estando sujeitas aos ataques de predadores diurnos, visualmente orientados. Para esta hipótese, os autores argumentaram que algumas espécies de corais podem ser observadas em atividade durante o dia, sendo assim, passíveis de encontros por predadores diurnos em condições plenas de detecção, ou mesmo descobertas em refúgios, como as camadas de folhiços ou troncos no interior da mata (Greene & McDiarmid 1981).

Diversos estudos experimentais já foram produzidos para testar a eficiência dos padrões coralinos em modelos e mímicos contra predadores com visão refinada (Brodie III & Jazen 1995; Brodie & Moore 1995; Joron & Mallet 1998; Mallet & Joron 1999; Pfennig *et al.* 2001; Bittner 2003; Harper & Pfennig 2007; Pfennig *et al.* 2007; Harper & Pfennig 2008; França 2008; Kikuchi & Pfennig 2009). Estes experimentos comprovaram que os mímicos são predados de forma diferenciada, conforme a semelhança morfológica e comportamental com seus modelos. Além disso, os mímicos

que possuem distribuição simpátrica com seus modelos estão menos propensos aos ataques de predadores.

Exemplos de polimorfismo cromático em serpentes foram descritos por diversos autores, como Martins & Oliveira (1993, 1999), Bittner (2003), Curcio (2008) e Sueiro *et al.* (2010). Soini (1974) observou o policromatismo da coral verdadeira *Micrurus langsdorffi* (Wagler 1824) da bacia do Rio Nanay, na Amazônia peruana e descreveu duas subespécies (*M. langsdorffi* e *M. ornatissimus* (Jan 1858)), com três padrões de coloração, sendo diferenciadas a partir do número de anéis no corpo. Posteriormente, Marques & Puerto (1991) e Curcio (2008) relataram a variação cromática exibida por *Erythrolamprus aesculapii* (Linnaeus 1758) e destacaram a vantagem da espécie em relação aos seus predadores, ao exibir padrões de coloração semelhantes ao das espécies *Micrurus corallinus* (Merrem 1820), *M. frontalis* Duméril, Bibron & Duméril 1854 ou *M. lemniscatus* (Linnaeus 1758).

Segundo Pfennig *et al.* (2007) e França (2008), a dependência de frequência de um padrão cromático é outro fator que deve ser considerado nas relações entre modelos e mímicos batesianos, pois isto é favorecida a manutenção de polimorfismos intra-específicos, podendo ainda estar diretamente relacionado à presença de mímicos imperfeitos em determinadas áreas.

Savage & Slowinski (1990, 1992, 1996) descreveram e compararam padrões de coloração de 56 espécies de corais verdadeiras dos gêneros *Leptomicrurus*, *Micrurus* e *Micruroides* e 115 de falsas-corais das famílias Aniliidae, Colubridae e Dipsadidae, sendo identificados quatro padrões de coloração (unicolor, bicolor, tricolor, tetracolor). Os autores verificaram diferenças entre os arranjos dos anéis pretos ao longo do corpo (mônades, díades, tríades e tétrades) das espécies de corais verdadeiras e falsas. Entre as

falsas corais citadas por Savage & Slowinski (1990, 1992, 1996), estão as serpentes do gênero *Atractus*, com algumas espécies apresentando padrões miméticos com as espécies de corais verdadeiras do gênero *Micrurus*. Dentre estas espécies miméticas de *Atractus* (*A. elaps* (Günther 1858), *A. erythromelas* Boulenger 1903, *A. guentheri* (Wucherer 1861), *A. latifrons*, *A. obesus* Marx 1960, *A. poeppigi* (Jan 1862) e *A. reticulatus* (Boulenger 1885)), *A. latifrons* apresenta grande variação cromática (Figura 2), característica inicialmente descrita por Cunha & Nascimento (1983) com base em um exemplar da região Leste do Estado do Pará, Brasil.

Savage & Slowinski (1992) identificaram a relação mimética entre *A. latifrons* e as espécies de *Micrurus* ao observarem a presença de três padrões cromáticos exibidos por *A. latifrons* (tricolor em díades, tricolor em tríades e tricolor em tétrades). Este polimorfismo também foi registrado por Martins & Oliveira (1993) em espécimes de *A. latifrons* provenientes dos municípios de Tefé e Manaus, Amazonas, cujo padrão tricolor em mônades assemelha-se ao padrão de *M. langsdorffi*; enquanto que, indivíduos do Município de Porto Velho, Rondônia, apresentaram padrão bicolor em mônades semelhante ao de *M. albicinctus*.



Figura 2. Visão geral do padrão de desenho e coloração de *Atractus latifrons*. (A) padrão bicolor em mônades; (B) padrão tricolor em díades; e (C) padrão tricolor em tétrades.

Segundo Silva (1993) e Silva (2004), espécimes de *A. latifrons* procedentes da Amazônia colombiana e brasileira apresentaram variações nos padrões de desenho e

coloração semelhantes às espécies *Micrurus albicinctus*, *M. hemprichii ortonii* (Schmidt 1953a), *M. filiformis* (Günther 1859), *M. langsdorffi*, *M. lemniscatus*, *M. l. helleri* (Schmidt & Schmidt 1925), *M. l. diutus* (Burger 1955) e aos dipsadídeos amazônicos de hábitos terrestres *Erythrolampus aesculapii*, *Oxyrhopus petolarius* (Linnaeus 1758) e *O. melanogenys* (Tschudi 1845).

Atractus latifrons possui hábitos fossoriais e ocasionalmente criptozóicos, ocorre tanto em florestas primárias como em áreas antropizadas e alimenta-se basicamente de pequenos invertebrados (Hoogmoed 1980; Martins & Oliveira 1993). Apresenta ampla distribuição na Amazônia, ocorrendo desde a Colômbia, Venezuela, Peru, Guiana Francesa, Suriname até o Brasil. No Brasil, é registrada para os estados do Amazonas, Acre, Rondônia, Manaus, Pará, Mato Grosso até o oeste do Maranhão (Hoogmoed 1980; Martins & Oliveira 1999; Passos & Fernandes 2008). Apesar dos relatos de policromatismo de *A. latifrons* e de suas relações miméticas com espécies de *Micrurus*, pouco se conhece sobre a relação entre o polimorfismo e a distribuição geográfica, assim como se essas relações miméticas de fato se confirmam. Nesse contexto, este trabalho pretende descrever a variação morfológica de *Atractus latifrons* ao longo de sua distribuição geográfica e testar as possíveis relações miméticas com as espécies de corais verdadeiras presentes na Amazônia. Para tanto, este trabalho está organizado em dois capítulos: o primeiro capítulo intitulado “Morfologia e taxonomia de *Atractus latifrons* (Günther 1868) (Serpentes: Dipsadidae)”, redescrive a espécie com base nos caracteres morfológicos (merísticos e morfométricos), incluindo a descrição dos seus padrões cromáticos e sua variação com relação a sua distribuição geográfica; o segundo capítulo, intitulado “Relações miméticas entre *Atractus latifrons* e corais verdadeiras na Amazônia”, identifica os possíveis modelos miméticos para *A. latifrons*, testa os

padrões cromáticos congruentes entre *A. latifrons* e espécies de corais verdadeiras, que ocorrem em simpatria na Amazônia, apresentando mapas de distribuição dos padrões cromáticos congruentes entre as espécies, descrevendo as características dos padrões de distribuição das espécies do complexo mimético. O primeiro capítulo foi submetido à revista *Zootaxa* e o segundo capítulo será submetido à revista *South American Journal of Herpetology*.

Referência Bibliográfica (Segue regras da revista Zootaxa)

- Bates, H. W. (1862) Contributions to an insect fauna Amazon valley: Leptoptera: Heliconidae. *Transactions of the Linnean Society of London*, 23, 495-566.
- Bittner, D. T. (2003) Polymorphic Clay Models of *Thamnophis sirtalis* Suggest Patterns of Avian Predation. *Ohio J SCI*, 103, 3, 62-66.
- Brakefield, P. M. (1985) Polymorphism, Müllerian mimicry, and interactions with thermal melanism in ladybirds and a soldier beetle: an hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 26, 243-267.
- Brodie, E. D. III & Janzen, F. J. (1995) Experimental studies of coral snakes mimicry: Generalized avoidance of ringed snake patterns by free-ranging avian predators. *Functional Ecology*, 9, 186-190.
- Brodie, E. D. & Moore, A. J. (1995) Experimental studies of coral snakes mimicry: Do snakes mimic millipedes? *Animal Behaviour*, 49, 534-536.
- Brower, L. P. & Brower, J. V. Z. (1964) Birds, butterflies, and plants poisons: a study in ecological chemistry. *Zoologica*, 49, 3, 137-158.
- Campbell, J. A. & Lamar, W. W. (1989) The Venomous Reptiles of Latin America. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- Cunha, O. R. & Nascimento, F. P. (1983) Ofídios da Amazônia XX - As espécies de *Atractus* Wagler, 1828, na Amazônia Oriental e Maranhão. (Ophidia, Colubridae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Nova Série Zoologia*, 123, 1-40.
- Curcio, F. F. (2008) Revisão Taxonômica e variação geográfica do gênero *Erythrolamprus* Boie, 1826 (Serpentes, Xenodontinae). Volume I. Tese de Doutorado em Ciências Biológicas – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. xii + 305.
- Del-Claro, K. (1991a) Polimorfismo mimético de *Scaphura nigra* Thunberg 1824 (Tettigoniidae: Phaneropterinae). Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas – Ecologia – Instituto de Biologia da Universidade de Campinas.
- Del-Claro, K. (1991b) Camuflagem, aposematismo e mimetismo. Termos usados em ecologia. *Ciência Hoje*, 72, 54.
- Del-Claro, K. & Vasconcelos-Neto, J. (1992) Os padrões de coloração animal: exemplos na Serra do Japi. In História Natural da Serra do Japi. Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil (Morellato, L.P.org.). Editora da Unicamp/Fapesp. 228-308.
- Del-Claro, K. (1996) A função defensiva da coloração animal. *Anais de Etologia*, 14, 175-183.
- Del-Claro, K. (2004) Comportamento animal - Uma introdução à ecologia comportamental. Editora/Livraria Conceito. 1-132
- Edmunds, M. (1974) Defense in Animals. Essex & New York: Harlow: Longman.
- Edmunds, M. (1981) On defining "mimicry". *Biological Journal of the Linnean Society*, 16, 9-10.
- Endler, I. A. (1978) A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology*, 11, 319 - 364.
- Endler, I. A. (1988) Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 319, 505-523.

- França, F. G. R. (2008) O mimetismo das serpentes corais em ambientes campestres, savânicos e florestais da América do Sul. Tese de Doutorado em Ecologia-Instituto de Ciências biológicas da Universidade de Brasília. 1-153.
- Ford, E. B. (1975) *Ecological Genetics*. Chapman/Hall, London.
- Futuyma, D. J. (1992) *Biologia Evolutiva*. SBG, Ribeirão Preto.
- Gehlbach, F. (1970) Death-feigning and erratic behavior in leptotiphlopid, colubrid and elapid snakes. *Herpetologica*, 1, 26, 24-34.
- Gehlbach, F. (1972) Coral snake mimicry reconsidered: strategy of self-mimicry. *Forma et function*, 5, 311-320.
- Gittleman, J. L. & Harvey, P. H. (1980) Why are distasteful prey not cryptic? *Nature*, 286, 149-150.
- Greene, H. W. & McDiarmid, R. W. (1981) Coral Snake Mimicry: does it occur? *Science*, 213 4513, 1207-1212.
- Grobman, A. (1978) An alternative solution to the coral snake mimic problem (Reptilia, Serpentes, Elapidae). *Journal of Herpetology*, 12, 1, 1-11.
- Harvey, P. H.; Bull, J. J.; Pemberton, M. & Paxton, R. J. (1982) The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: a family model. *The American Naturalist*, 119, 710-719.
- Harper, G. R. Jr. & Pfennig, D. W. (2007) Mimicry on the edge: why the mimics vary in resemblance to their model in different parts of their geographical range? *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 1955-1961.
- Harper, G. R. Jr & Pfennig, D. W. (2008) Selection overrides gene flow to break down maladaptive mimicry. *Nature*, 451, 1103-1106.
- Hoogmoed, M. S. (1980) Revision of the genus *Atractus* in Surinam, with the resurrection of two species (Colubridae, Reptilia). Notes on the herpetofauna of Surinam VII. *Zoologische Verhandelingen*, 175, 1-47.
- Joron, M. & Mallet, J. L. B. (1998) Diversity in mimicry: paradox or paradigm? *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 11, 461-466.
- Kikuchi, D. W. & Pfennig, D. W. (2009) High model abundance may permit the gradual evolution of the Batesian mimicry: an experimental test. *Proceedings of the Royal Society B*, Published online 1-8.
- Lutz, L. V. (2002) Contextos Fenotípicos Multifuncionais: influência do padrão de coloração de uma borboleta impalatável (*Heliconius erato phyllis*) sobre seu sucesso de acasalamento, ritmo diário de atividades e sobrevivência em campo. Tese (Doutorado) – Programa de Pós Graduação em Genética e Biologia Molecular da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 1-268.
- Mallet, J. & Joron, M. (1999) Evolution of diversity in warning colour and mimicry: polymorphisms, shifting balance, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 201–233. (doi:10. 1146/annurev.ecolsys.30.1.201).
- Mappes, J.; Marples, N. & Endler, J. A. (2005) The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 598 – 603.
- Marques, O. A. V. & Puerto, G. (1991) Padrões cromáticos, distribuição e possível mimetismo em *Erythrolamprus aesculapii* (Serpentes: Colubridae). *Memórias do Instituto Butantan*, 53, 1, 127-134.
- Martins, M. (1996) Defensive Tactics in Lizards and Snakes: The Potential Contribution of the Neotropical Fauna. *Anais de Etologia*, 14, 1-15.

- Martins, M. & Oliveira, M. E. (1993) The snakes of the genus *Atractus* Wagler (Reptilia: Squamata: Colubridae) from the Manaus region, central Amazonia, Brazil. *Zoologische Mededelingen*, 67, 1-26, 21-40.
- Martins, M. & Oliveira, M. E. (1999) Natural History of Snakes in Forest in the Manaus Region, Central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History*, 6, 2, 78-150.
- Mertens, R. (1956) Das problem der Mimikry bei Korallenschlangen. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, 84, 6, 541-576.
- Müller, F. (1878) Über die Vortheile der Mimicry bei Schmetterlingen. *Zoologischer Anzeiger*, 1, 54-55.
- Nascimento, E. A. (2009) Estudos de mimetismo em Lycidae (Insecta: Coleóptera). Tese de doutorado em Ciências – Entomologia. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – Universidade de São Paulo. 1-176.
- Passos, P. & Fernandes R. (2008) A new species of colubrid snake genus *Atractus* (Reptilia: Serpentes) from the central Amazon of Brazil. *Zootaxa*, 1849, 59-66.
- Pasteur, G. (1892) A Classification Review of Mimicry Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 169 -199.
- Pfennig, D. W., Harcombe, W. R. & Pfennig, K. S. (2001) Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature*, 410, 6826, 323.
- Pfennig, D. W., George Jr., R. H., Brumo, A. F., Harcombe, W. R. & Pfennig, K. S. (2007) Population differences in predation on Batesian mimics in allopatry with their model: selection against mimic is strongest when day are common. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 61, 505-511.
- Pough, F. H. (1988) Mimicry of vertebrates: are the rules different? In *Mimicry and the Evolutionary Process* (Brower, L. P., ed.), 67-102.
- Poulton, E. B. (1890) The colours of animals: their meaning and use specially considered in the case of insects. Kegan Paul, Trench, Trubner and Co. Ltd.
- Rettenmeyer, C. (1970) Insect mimicry. *Annual Review of Entomology*, 15, 43-74.
- Robinson, M. H. (1981) A stick is a stick and do not worth eating - on the definition of mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society*, 16, 15-20.
- Rothschild, M. (1972) Colour and poisons in insect protection. *New Scientist*, 11, 170 - 172.
- Rothschild, M. e Kellett, D. N. (1972) Reactions of various predators to insects storing heart poisons (cardiac glycosides) in their tissues. *Journal of Entomology*, 46, 103 - 110.
- Rothschild, M. (1981) The mimicrats must move with the times. *Biological Journal of the Linnean Society*, 16, 1, 21-23.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N. & Speed, M. P. (2004) Avoiding Attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry. *Oxford University Press*, 249.
- Sanders, K. L., Malhotra, A. & Torpe, R. S. (2006) Evidence for a Müllerian mimetic radiation in Asia pitvipers. *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 1135-1141.
- Savage, J. M. & Slowinski, J. B. (1990) A simple and consistent terminology for the basic color patterns of the coral snakes and their mimics. *Herpetological Journal*, 1, 530-532.

- Savage, J. M. & Slowinski, J. B. (1992) The colouration of the venomous coral snakes (Family Elapidae) and their mimics (families Aniliidae and Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 45, 235-254.
- Savage, J. M. & Slowinski, J. B. (1996) Evolution of coloration, urotomy and coral snake mimicry in the snake genus *Scaphiodontophis* (Serpentes: Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 57, 129–194.
- Sazima, I. (1992) Natural History of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil. In *Biology of Pitviper* (Campbel, J.A. & Brodie, E.D., eds), 199-216.
- Sheppard, P. M. & Turner, J. R. G. (1977) The existence of Müllerian mimicry. *Evolution*, 31, 452-453.
- Silva Jr., N. J. (1993) The snakes from Samuel Hydroelectric Power plant and vicinity, Rondônia, Brazil. *Herpetological Natural History*, 1, 1, 37-86.
- Silva Haad, J. J. (2004) Las Serpientes del Género *Atractus* Wagler, 1828 (Colubridae, Xenodontinae) en la Amazonia Colombiana. *Revista Academica Colombiana de Ciencias*, XXVIII, 108, 409-446.
- Soini, P. (1974) Polychromatism in a population of *Micrurus langsdorffi*. *Journal of Herpetology*, 8, 3, 265-267.
- Speed, M. P. (2000) Warning signals, receiver psychology and predator memory. *Animal Behaviour*, 60, 269-278.
- Speed, M. P. & Turner, J. R. G. (1999) Learning and memory in mimicry: II. Do we understand the mimicry spectrum? *Biological Journal of the Linnean Society*, 67, 281-312.
- Sueiro, L. R., Rojas, C. A., Risk, J. Y., França, F. O. S. & Almeida-Santos, S. M. (2010) Anomalias cromáticas em *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae): Xantismo interfere na sobrevivência? *Biotemas*, 23, 1, 155-160.
- Turner, J. R. G. (1977) Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. *Evolutionary Biology*, 10, 163-296.
- Turner, J. R. G. & Speed, M. P. (1996) Learning and memory in mimicry. I. Simulations of laboratory experiments. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 351, 1157-1170.
- Vane-Wright, R. I. (1980) On the definition of mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society*, 13, 1-6.
- Vane-Wright, R. I. (1981) Only connect. *Biological Journal of the Linnean Society*, 16, 33-40.
- Vasconcelos-Neto, J. & Gonzaga, M. O. (2000) Evolução de padrões de coloração em artrópodes. In Martins, R.P., Lewinsohn, T.M. e Barbeiros, M.S. (eds). Ecologia e comportamento de insetos. *Série Oecologia Brasiliensis*, PPGE-UFRJ VIII, 337-370.
- Wallace, A. R. (1867) Mimicry and other protective resemblances among animals. *Westminster and Foreign Quarterly Review*, 32, 1-43.
- Waldbauer, G. P. (1988) Aposematism and Batesian Mimicry. *Evolutionary Biology*, 22, 227 - 259.
- Wickler, W. (1968) *Mimicry in Plants and Animals*, McGraw-Hill, 256.

Capítulo 1

**Variação morfológica e taxonomia de *Atractus latifrons* (Günther, 1868)
(Serpentes: Dipsadidae)**

PAULA CAROLINA. R. DE ALMEIDA^{1,3}, ANA L. C. PRUDENTE¹, DARLAN T.
FEITOSA¹ & PAULO PASSOS²

¹ Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi & Departamento de Zoologia, Laboratório de Herpetologia. Avenida Perimetral, 1901. Caixa Postal 399, Terra Firme, Belém, Pará, CEP 66017-970, Brasil.

² Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Departamento de Vertebrados, Quinta da Boa Vista, s/n. São Cristovão, Rio de Janeiro, RJ, 20940-40, Brasil.

³ Correspondência do autor: e-mail: pcralmeida@gmail.com

Abstract

As currently understood *A. latifrons* presents a distribution in arch throughout Amazonian lowlands, occurring from Suriname to Bolivia in the east of the Andes. Along this widespread distribution at least three distinct colour patterns were previously reported in literature. In this study, we tested if the quantitative variation and qualitative distribution of morphological characters are correlated with any color pattern displayed by the species. We recognize four mainly aposematic colour patterns (bicolor in monads, tricolor in monads, tricolor in diads and tricolor in tetrads) to *Atractus latifrons*. We found no obvious correspondence between these patterns and any character systems analysed here. In the absence of geographic basis to the chromatic patterns, we suggest that the mimicry phenomenon between *A. latifrons* populations and different sympatric species of the genus *Micrurus* may play a major role in the polychromatism of the species. Additionally, we redescribe the holotype of the *A. latifrons* and report on the morphological variability (meristics, morphometrics, colour patterns, and hemipenes) to the species.

Key words: Amazonia, Polychromatism, Mimicry, *Micrurus*, Amazon biogeography.

Resumo

Atractus latifrons apresenta uma distribuição em arco através das planícies amazônicas, ocorrendo a partir de Suriname para a Bolívia, a leste dos Andes. Ao longo desta ampla distribuição pelo menos três padrões de cores distintas foram anteriormente relatados na literatura. Neste estudo, verificamos se as variações de caracteres qualitativos e quantitativos estão relacionados com diferentes padrões de distribuição da espécie. Reconhecemos quatro padrões de cores aposemáticas (bicolor em mônades, tricolor em mônades, tricolor em diades e tricolor nas tétrades) para *A. latifrons*. Não foi encontrada nenhuma correspondência óbvia entre esses padrões e os caracteres aqui analisados. Na ausência de base geográfica para os padrões cromáticos, especula-se que o fenômeno mimetismo entre as populações de *A. latifrons* e diferentes espécies simpátricas do gênero *Micrurus* pode desempenhar um papel importante no policromatismo da espécie. Além disso, redescrevemos o holótipo do *A. latifrons* e descrevemos a variabilidade morfológica (caracteres merísticos, morfométricos, padrões de cores e morfologia hemipeniana) da espécie.

Palavras-chave: Amazônia, Policromatismo, Mimetismo, *Micrurus*, Biogeografia Amazônica.

Introdução

As espécies de *Atractus* são endêmicas da região Neotropical e ocorrem desde o Panamá até o norte da Argentina, compreendendo atualmente cerca de 130 espécies válidas (Myers 2003; Passos *et al.* 2005; Prudente & Passos 2008; Passos & Arredondo 2009; Passos *et al.* 2010). Este gênero é caracterizado por apresentar grande variação morfológica, principalmente quanto ao tamanho e disposição de algumas escamas cefálicas, como loreal, pré-frontal, frontal, pós-ocular e rostral (Martins & Oliveira 1993; Silva 2004).

O histórico taxômico do gênero é confuso, sendo a maioria das espécies descrita somente com base no holótipo, a partir de caracteres merísticos, morfométricos, padrões de coloração, morfologia hemipeniana e dentição maxilar (Passos *et al.* 2009; Passos *et al.* 2010).

Atractus latifrons é uma espécie endêmica da Amazônia, que apresenta ampla distribuição, ocorrendo nas planícies amazônicas da Colômbia, Venezuela, Peru, Guiana Francesa, Suriname até o Brasil. No Brasil é registrada para os estados do Acre, Amazonas, Rondônia, Pará, Mato Grosso e oeste do Maranhão (Peters & Orejas-Miranda 1970; Gasc & Rodrigues 1980; Hoogmoed 1980; Cunha & Nascimento 1983; Martins & Oliveira 1993; Passos & Fernandes 2008). Com hábitos fossoriais e ocasionalmente criptozóicos, esta espécie alimenta-se de pequenos invertebrados e alguns lagartos (Hoogmoed 1980; Martins & Oliveira 1993). Pode ser encontrada tanto em ambientes de Floresta Ombrófila Densa como em campos abertos e áreas antropizadas (Peters 1960; Hoogmoed 1980; Martins & Oliveira 1993, 1999; Silva 2004).

Descrita por Günther (1868) no gênero *Geophis*, com base em um exemplar procedente de Pebas, Peru, esta espécie foi posteriormente alocada por Boulenger (1894) no gênero *Atractus*, considerando a coloração e a contagem de escamas cefálicas, ventrais e subcaudais de quatro exemplares coletados em Pebas, Moyobamba e Alto Amazonas, no Peru. Peters & Orejas-Miranda (1970) registraram sua ocorrência para o oeste do Brasil, leste do Peru e leste da Colômbia, incluindo na sinonímia a espécie *Elaps herthae* descrita por Ahl (1927), a partir de um exemplar procedente de Mundurucú, no Rio Manacapurú, Amazonas, próximo ao Município de Manaus. Com base no material procedente de Centro Unión, Mishana e Moropon, no Peru, Dixon & Soini (1977) descreveram a coloração de *A. latifrons*, ressaltando seu melanismo e as variações nas escamas ventrais, subcaudais e número de dentes maxilares. Hoogmoed (1980) acrescentou informações referentes à morfologia hemipeniana, hábitat e distribuição geográfica da espécie, ampliando sua ocorrência para o Suriname.

O padrão de coloração aposemático de *A. latifrons* foi descrito por Cunha & Nascimento (1983) a partir de uma fêmea com padrão tricolor em díades, sugerindo uma possível relação mimética com algumas espécies de corais verdadeiras de *Micrurus* Wagler, 1824. Savage & Slowinski (1992) identificaram três padrões cromáticos para *A. latifrons* (tricolor em díades, tricolor em tríades e tricolor em tétrades) e reforçaram o possível mimetismo entre esta espécie e algumas espécies de *Micrurus*. Posteriormente, vários autores indicaram a associação entre o padrão de desenho e coloração de *A. latifrons* e algumas espécies amazônicas de *Micrurus* (*M. albicinctus*, *M. hemprichii ortonii*, *M. filiformis*, *M. lemniscatus lemniscatus*, *M. l. diutus*, *M. l. helleri*) com *Erythrolampus aesculapii* (Martins & Oliveira 1993; Silva Jr. 1993; Silva 2004).

Considerando os relatos de policromatismo em *A. latifrons*, neste trabalho, investigamos uma possível relação entre a variação cromática, o sexo e sua distribuição geográfica, analisando a variação dos caracteres merísticos, morfométricos e morfológicos da espécie.

Material e Métodos

Foram analisados 150 exemplares, depositados nas seguintes coleções: *Alemanha*: Zoologisches Museum zu Berlin (ZMB), Berlim. *Argentina*: Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN), Buenos Aires; Museo de Ciencias Naturales de La Plata (MCNLP), La Plata. *Bolívia*: Museo Noel Kempff Mercado (MNKR), Santa Cruz. *Brasil*: Centro de Estudos e Pesquisas Biológicas da Pontifícia Universidade Católica de Goiás (CEPB), Goiânia, Goiás; Fundação Medicina Tropical (FMT), Manaus, Amazonas; Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas; Instituto Butantan de São Paulo (IBSP), São Paulo; Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo; Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Belém, Pará; Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT), Cuiabá, Mato Grosso; Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Rio de Janeiro. *Colômbia*: Instituto Alexander von Humboldt (IAvH), Villa de Leyva; Museo de la Universidad La Salle (MLS), Bogotá; Universidad Nacional de Colômbia (ICN), Bogotá. *Inglaterra*: British Museum of Natural History (BMNH), Londres. *Peru*: Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos (MHNSM), Lima (Anexo 1).

Para a terminologia dos escudos cefálicos e para o método de contagem das escamas ventrais de *Atractus* seguiu-se as propostas de Savage (1960) e Dowling (1951), respectivamente. A nomenclatura da condição loreal seguiu a proposta de

Passos *et al.* (2007) e para as demais medidas e caracteres discretos seguiu-se Passos *et al.* (2009e). A descrição dos padrões cromáticos foi baseada na proposta de Savage & Slowinski (1992). A técnica para preparação do hemipênis seguiu a proposta de Pesantes (1994), incorporando algumas modificações para os órgãos totalmente evertido, sugeridas por Zaher & Prudente (2003). A terminologia adotada para a descrição do hemipênis seguiu a proposta de Dowling & Savage (1960), com sugestões de Zaher (1999). O sexo foi verificado por meio de incisão subcaudal. As medidas foram tomadas com um paquímetro digital com precisão de 0,1 mm sob estereoscópio, com exceção dos comprimentos rostro-cloacal (CRC) e caudal (CL), que foram obtidos a partir de uma régua flexível com a aproximação de 1 mm. Nesta amostragem foram considerados apenas indivíduos adultos. Alguns exemplares não puderam ser considerados nas análises em função de seu mal estado de conservação, geralmente relacionado a ausência de escamas cefálicas, dorsais ou ventrais, dificultando a análise do material.

Análise qualitativa da morfologia

Foram definidos *a priori* quatro padrões de cores distintas ao longo da variação cromática de *Atractus latifrons*, sendo realizada uma análise discreta desses padrões com base na frequência de ocorrência de cada um ao longo da distribuição geográfica dos espécimes. Para definição desses grupos, considerou-se a presença de barreiras naturais (por exemplo, rios) e a proximidade geográfica da amostra disponível. Com base na frequência de distribuição, foi investigado se cada um dos padrões aqui definido apresenta qualquer relação geográfica. De forma independente, buscou-se a correspondência entre os padrões reconhecidos e a morfologia hemipeniana.

Análises quantitativas da morfologia

Foi realizada uma análise de variância (ANOVA), utilizando a contagem segmentar para avaliar a presença ou ausência de dimorfismo sexual dentro de cada grupo e de toda a amostra estudada. Foram avaliados os pressupostos de normalidade univariada e homocedasticidade com o teste de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente (Zar 1999). Em casos onde os caracteres apresentaram variação insuficiente para justificar essas premissas, foram realizados testes não paramétricos, tais como Kruskal-Wallis (Zar 1999). Foi realizada uma análise discriminante (DFA) para machos e fêmeas separadamente, a fim de avaliar a diferenciação entre os padrões cromáticos sem uma definição *a priori* (Manly 2000). Foram projetados os dois primeiros componentes principais para eixos ortogonais e regiões de confiança calculando 95% a partir da simulação de 1000 matrizes pseudoreplicadas, com dados obtidos por bootstrap paramétrico (Efron 1979). Foram definidos quatro grupos de acordo com padrões de cores aqui identificados. Foram utilizados os seguintes caracteres nas análises estatísticas, considerando apenas indivíduos adultos: número de escamas ventrais, de subcaudais, comprimento rostro-cloacal, comprimento da cauda e comprimento rostro-cloacal/comprimento da cauda. Os cálculos foram feitos no software MATLAB 4.2c1 (MathWorks 1994), exceto para ANOVA, testes de normalidade e homocedasticidade. A edição do gráfico foi feita com auxílio do STATISTICA 5 (Statsoft 1998).

Resultados

Variabilidade cromática

Foram reconhecidos quatro padrões de cores, com base na extensão, número e combinação de anéis pretos, brancos (ou amarelos) e vermelhos ao longo do corpo e da cauda. São eles: bicolor em mônades (Fig. 1), tricolor em mônades (Figs. 2-3), tricolor em díades (Fig. 4) e tricolor em tétrades (Fig. 5). Como regra, os espécimes exibiram um padrão dorsal mais visível e a cor ventral, por vezes, mostrou a formação incompleta dos anéis. No entanto, alguns indivíduos (n= 16; frequência total de 11%) mostraram algumas discrepâncias em relação à forma, número, posição e combinação de anéis pretos, vermelhos, brancos e/ou amarelos do corpo e cauda. Por essa razão, foram considerados como espécimes anômalos, sendo classificados dentro de um dos quatro padrões definidos. Não foi observada qualquer associação entre os padrões reconhecidos e sexo ou classe de idade. Os quatro padrões cromáticos e suas variações estão descritos a seguir.

Bicolor em mônades (n= 18; frequência total 12,1%): Dorso da cabeça uniformemente preto, formando um capuz cefálico que é interrompido na altura dos parietais por um colar nugal claro, e este, abrange a 5ª e a 6ª supralabiais e temporais, seguido do primeiro anel preto do corpo; sinfisial, cinco primeiros infralabiais e região anterior dos mentonianos pretos; corpo apresentando 26-50 anéis pretos (2-8 dorsal e 2-4 escamas ventrais de comprimento), intercalados por 25-50 anéis brancos (0,5-1,0 dorsal e 1-3 escamas ventrais de comprimento); e cauda com 1-13 anéis pretos (2 dorsal -4 e 1-2 escamas ventrais de comprimento) delimitados por 1-13 anéis brancos (0,5-1,0 dorsal e 1-4 escamas ventrais de comprimento). Anéis brancos, ocasionalmente interrompidos por manchas irregulares ventralmente (Fig. 1).

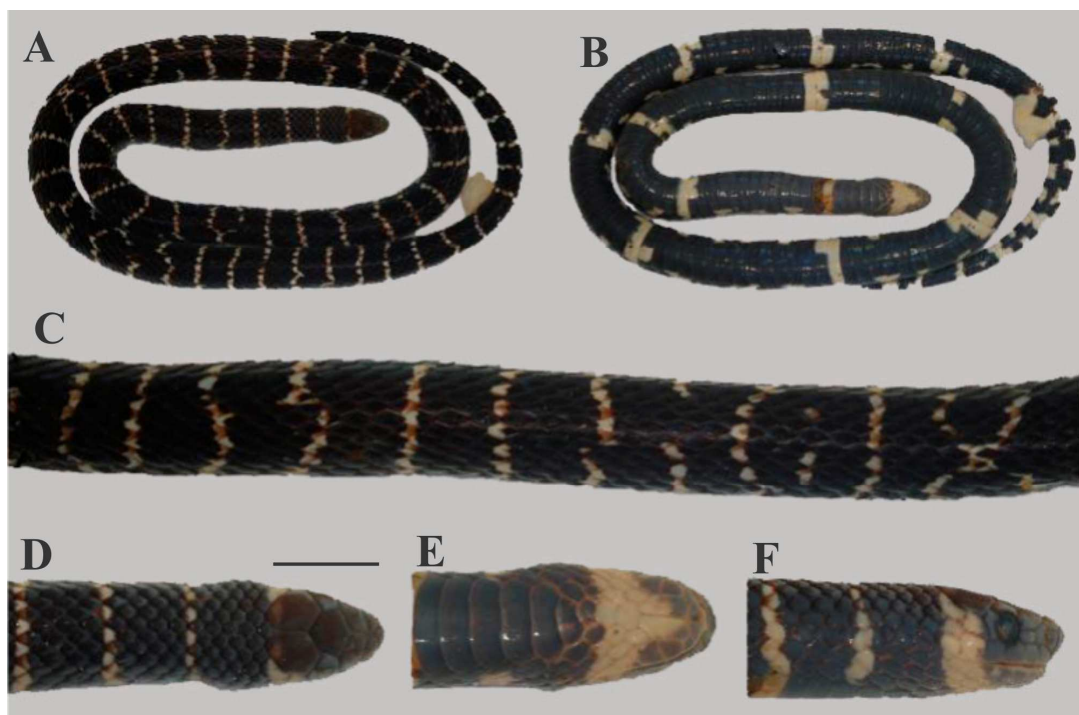


Figura 1. Padrão bicolor em mônades de *Atractus latifrons*. Dorsal (A), ventral (B), e vista dorsal do meio do corpo (C), vista cefálica dorsal (D), ventral (E) e lateral (F) do exemplar (MPEG 20363), procedente do Parque Estadual Guajará Mirim, município de Espigão d'Oeste, estado de Rondônia, Brasil. Escala: 10mm.

Tricolor em mônades (n = 19; frequência total 12,8%): Dorso da cabeça com capuz cefálico preto, que se estende desde o rostral para região posterior dos parietais; capuz cefálico interrompido por um colar nucal claro situado na região posterior das parietais e temporais, separando o capuz cefálico do primeiro anel preto do corpo; fundo da cabeça preta até região pós-ocular, com exceção de mancha branca que, em geral, abrange os nasais e as duas primeiras supralabiais; mancha branca que, eventualmente, se estende dorsalmente nas prefrontais, dando uma impressão de anel dorsalmente incompleto; sinfisial, região anterior dos mentonianos e as quatro primeiras infralabiais pretos; restantes dos mentonianos, gulares e preventrais brancos; primeiro anel preto do corpo geralmente interrompido na região ventral. Com base no comprimento dos anéis vermelhos, duas formas são reconhecidas dentro desse padrão: 9 mônades no corpo e,

normalmente, três na cauda, e anéis vermelhos formados por 10-20 escamas dorsais e 9-17 escamas ventrais no corpo, 5-8 escamas dorsais e 1-2 escamas subcaudais (Fig. 2); 14 mônades no corpo e, normalmente, três na cauda, e anéis vermelhos formados por 2-3 escamas dorsais e 1-3 escamas ventrais no corpo e 1-2 escamas ventrais na cauda (Fig. 3).



Figura 2. Padrão tricolor em mônades de *Atractus latifrons*. Dorsal (A), ventral (B), e vista dorsal do meio do corpo (C), vista cefálica dorsal (D), ventral (E) e lateral (F) do exemplar (MPEG 17460), procedente da Usina Hidrelétrica de Balbina, município de Presidente Figueiredo, estado do Amazonas, Brasil. Escala: 10mm.



Figura 3. Padrão tricolor em mônades de *Atractus latifrons*. Dorsal (A), ventral (B), e vista dorsal do meio do corpo (C), vista cefálica dorsal (D), ventral (E) e lateral (F) do exemplar (MPEG 19261), procedente de Porto Urucu, estado do Amazonas, Brasil. Escala: 10mm.

Tricolor em díades (n= 85; frequência total 57,4%): padrão constituído pela presença predominante de dois anéis pretos formando díades no corpo, porém, eventualmente as díades podem apresentar-se fusionadas, sendo possível observar formações de mônades, alternadas com as díades do padrão natural, ao longo do corpo, conforme pode ser observado no exemplar que ilustra este padrão. Dorso da cabeça com capuz cefálico preto, que se estende desde o rostral até a região posterior dos parietais; capuz cefálico interrompido por um estreito colar nugal claro situado após os parietais e temporais, separando o capuz cefálico do primeiro anel preto do corpo; cabeça preta até a região pós-ocular, com exceção de mancha branca em geral, abrangendo tanto nasais e as duas primeiras supralabiais, eventualmente mancha branca se estende dorsalmente em prefrontais, dando uma impressão de anel incompleto no dorso; região sinfisial, região anterior dos mentonianos e as quatro primeiras infralabiais pretas; região anterior das gulares e região posterior dos mentonianos brancas; região posterior das gulares e pré-

ventrais preta pigmentada na porção ventral do primeiro anel do corpo; 7-14 díades no corpo e 1-3 na cauda; 14-28 anéis pretos (comprimento de 3-7 escamas dorsais e de 2-5 escamas ventrais) no corpo e 2-9 (comprimento de 3-7 escamas dorsais e 2-5 escamas ventrais) na cauda; 8-25 anéis brancos (comprimento de 1-3 escamas dorsais e de 1-4 escamas ventrais) no corpo e 1-4 (comprimento de 0,5-2 escamas dorsais e de 1-3 escamas ventrais) na cauda; 8-15 anéis vermelhos (comprimento de 3-20 escamas dorsais e de 2-17 escamas) no corpo e 1-5 na cauda (comprimento de 4-10 escamas dorsais e 3-10 escamas ventrais) (Fig. 4). Espécimes melânicos são mais comuns neste padrão (n= 9), às vezes dificultando a distinção anéis.

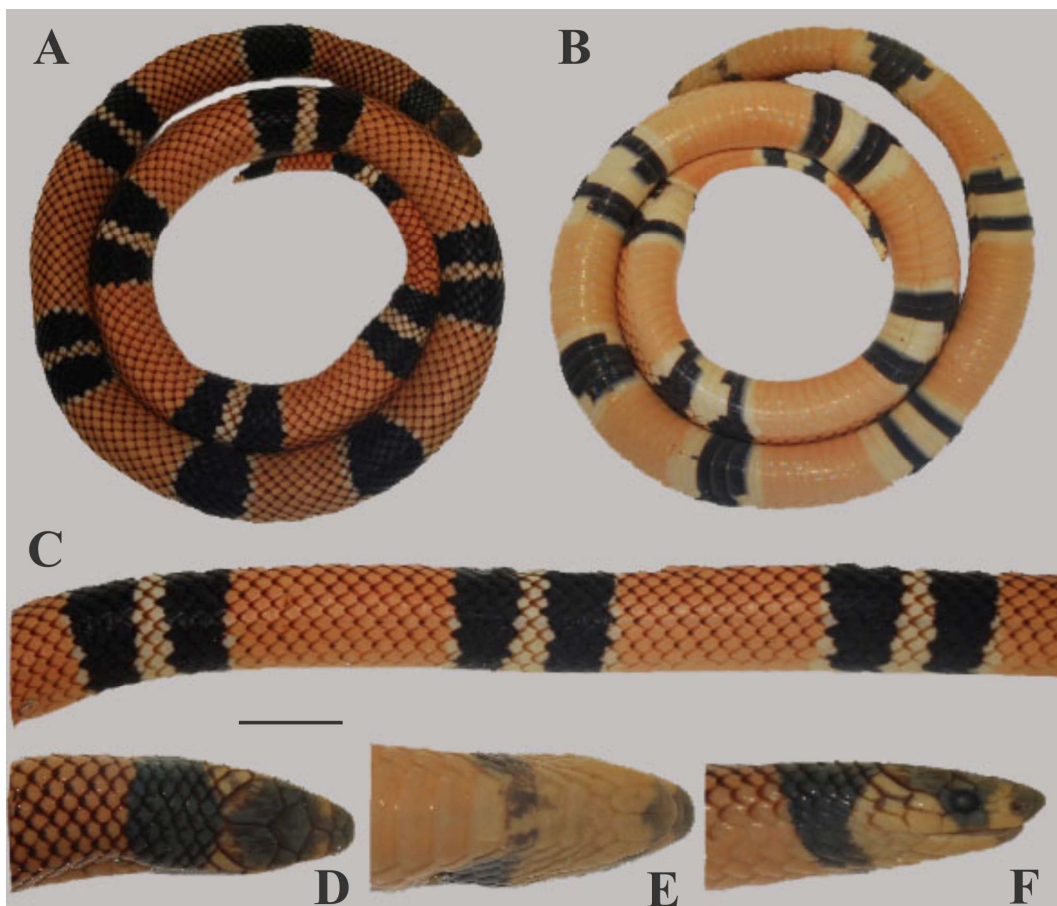


Figura 4. Padrão tricolor em díades de *Atractus latifrons*. Dorsal (A), ventral (B), e vista dorsal do meio do corpo (C), vista cefálica dorsal (D), ventral (E) e lateral (F) do exemplar (MZUSP 6594), procedente do Rio Jurupá, estado do Amazonas, Brasil. Escala: 10mm.

Tricolor em tétrades (n= 10; frequência total 0,6%): Dorso da cabeça com capuz cefálico preto, que se estende desde o rostral até a região posterior dos parietais; capuz cefálico é interrompido por um colar cefálico claro, situado na região posterior dos parietais, ocupando também os temporais; eventualmente os exemplares apresentaram uma mancha clara na altura dos internasais; o anel dorsal preto, situado após o colar nugal claro, eventualmente pode apresentar-se simples ou formando uma díade; lateral da cabeça preta até a região do pós-ocular, com exceção de mancha branca cobrindo internasais, nasal e os duas primeiras supralabiais; sinfisial, região anterior dos mentonianos e as quatro ou cinco primeiras infralabiais geralmente apresentam coloração preta pigmentada; e região posterior dos mentonianos, gulares e pré-ventrais branco; geralmente o primeiro anel do corpo é completo ventralmente após as pré-ventrais; 8-11 tétrades no corpo e 1-3 na cauda; 32 - 44 anéis pretos (comprimento de 2-7 escamas dorsais e de 1-4 escamas ventrais) no corpo e 4-12 (comprimento de 2-3 escamas dorsais e 1-2 escamas ventrais) na cauda; 27-33 anéis brancos (comprimento de 1-2 escamas dorsais e de 1-3 escamas ventrais) no corpo e de 2 -7 (comprimento de 1-2 escamas dorsais e de 1-2 escamas ventrais) na cauda; 8-11 anéis vermelhos (comprimento de 3-8 escamas dorsais e de 4-9 escamas ventrais) no corpo e 1-3 na cauda (comprimento de 3-4 escamas dorsais e de 3-4 escamas ventrais) (Fig. 5).



Figura 5. Padrão tricolor em tétrades de *Atractus latifrons*. Dorsal (A), ventral (B), e vista dorsal do meio do corpo (C), vista cefálica dorsal (D), ventral (E) e lateral (F) do exemplar (MPEG 17548), procedente da Usina Hidrelétrica de Balbina, município de Presidente Figueiredo, estado do Amazonas, Brasil. Escala: 10mm.

Frequência da distribuição geográfica dos padrões cromáticos

Atractus latifrons mostrou ampla distribuição dos quatro padrões cromáticos ao longo da região amazônica. Em casos mais específicos, os padrões cromáticos ocorreram ou predominaram nas populações estudadas, sendo possível observar as seguintes tendências de distribuição: 1) locais com um registro de todos os padrões cromáticos, como o Município de Presidente Figueiredo, Amazonas; 2) padrão cromático presente ao longo da distribuição geográfica, como o padrão tricolor em díades que é o mais frequente e amplamente distribuído, sendo registrado em todas as populações estudadas; 3) padrões presentes em áreas restritas, como o padrão bicolor em mônades (populações dos Estados do Amazonas e Rondônia), tricolor em mônades (populações do oeste da Amazônia) e tricolor em tétrades (populações da Amazônia central) (Fig. 6).

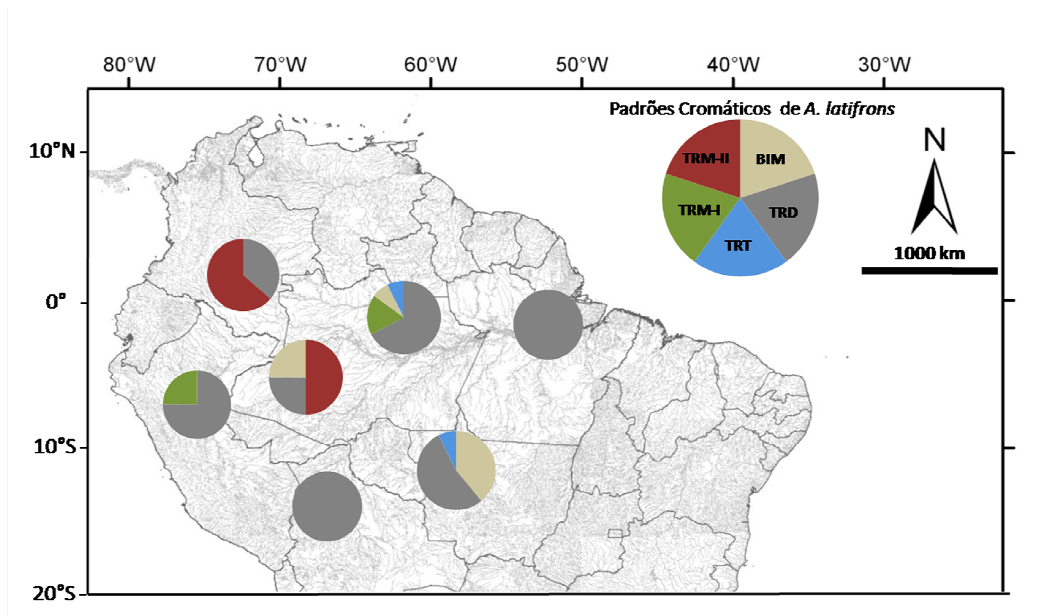


Figura 6. Mapa de frequência dos padrões de *Atractus latifrons*. Legenda: TRD: padrão tricolor em díades; TRT: padrão tricolor em tétrades; TRM-I: padrão tricolor em mônades – Exemplar MPEG 17460; TRM-II: padrão tricolor em mônades – Exemplar MPEG 19261; BIM: padrão Bicolor em mônades.

Variação hemipeniana

Foi observada uma pequena variação na morfologia hemipeniana de *Atractus latifrons* e isso pode ser resumido da seguinte forma: os órgãos são moderadamente a fortemente bilobados; sulco espermático geralmente se bifurca no terço posterior do corpo hemipeniano e a porção lateral do corpo hemipeniano pode ser ornamentada com uma bolsa basal nua em alguns espécimes. Esta variação observada não foi geograficamente estruturada e não pode ser associada a um único padrão cromático (Fig. 7).

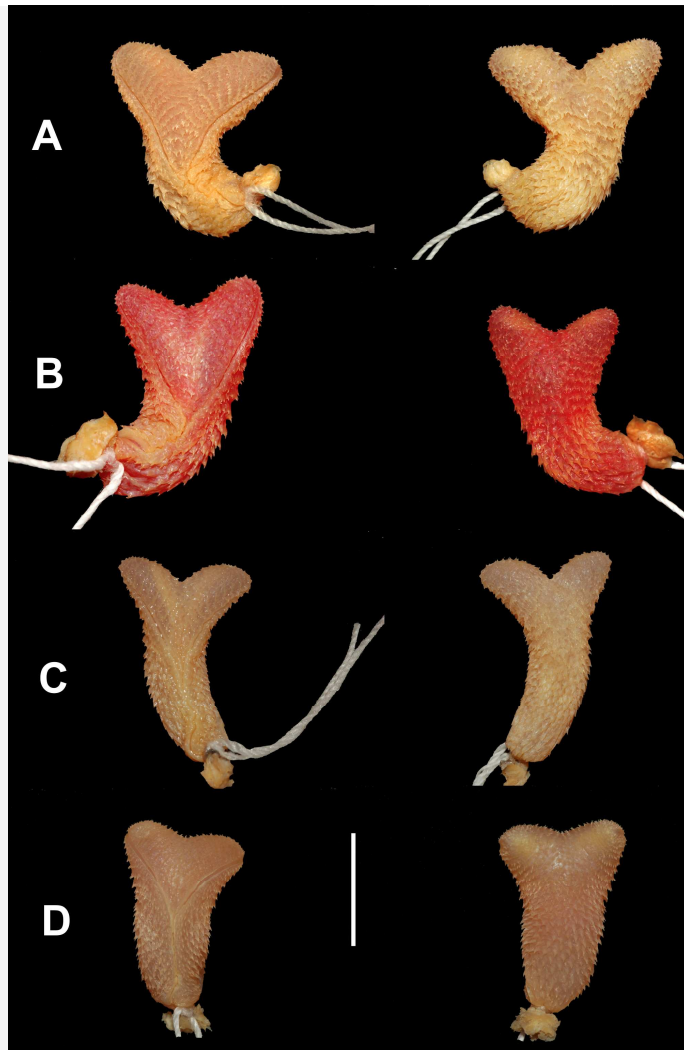


Figura 7. Hemipênis de *Atractus latifrons*. A - hemipênis esquerdo do exemplar UFMT 3698, procedente do Mato Grosso; B - hemipênis direito do exemplar MPEG 17548, procedente do Amazonas; C - hemipênis esquerdo do exemplar MPEG 17564, procedente do Amazonas. Escala: 5 mm.

Varição Morfológica

Atractus latifrons apresentou dimorfismo sexual significativo no número de escamas ventrais ($p > 0,01$; $f = 1,035$; $n = 142$), subcaudais ($p > 0,01$; $f = 2,218$; $n = 142$) e comprimento da cauda ($p > 0,01$; $f = 1,301$; $n = 142$). No entanto, não foi observado dimorfismo sexual significativo no comprimento rostro-cloacal ($p = 0,209$; $f = 1,808$; $n = 142$). Os eixos principais ortogonais da DFA não foram capazes de discriminar os grupos, com base em qualquer um dos padrões de cores do *A. latifrons* (Fig. 8).

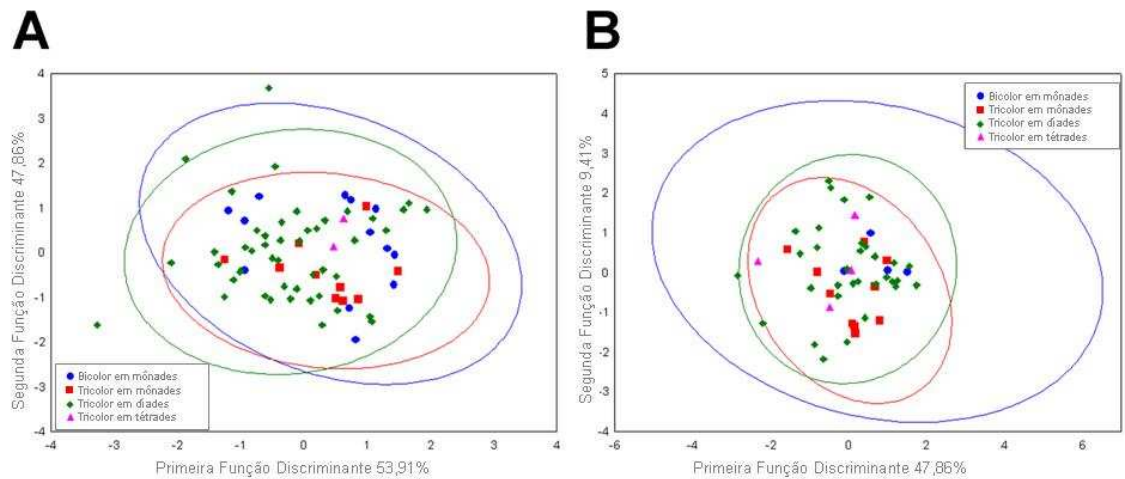


Figura 8. Parcelas bivariadas com regiões de confiança de 95% para os dois primeiros eixos resultantes de análises discriminantes para machos (A) e fêmeas (B) de *Atractus latifrons*.

Taxonomia

Com base nos resultados das análises qualitativa e quantitativa de caracteres morfológicos realizados para *Atractus latifrons* interpretamos sua variabilidade cromática como policromatismo dentro de uma única unidade evolutiva.

Atractus latifrons (Günther, 1868)

Figuras 1–5 e 9

Geophis latifrons Günther, 1868; Annals Magazine of Natural History 4 (1): 415.

Atractus latifrons – Boulenger, 1896; Catalogue of the Snake in the British Museum 3:303.

Elaps herthae Ahl, 1927; Zool. Anz. 70: 252.

Atractus sp. – Silva, 1993; Herpetological Natural History 1 (1): 54.

Holótipo: macho adulto, NHM 1946.1.6.52 (formalmente BMNH 67.9.17.207), coletados por Hauswell, no município de Pebas (= Pevas, 03 ° 20'S, 71 ° 49'W, cerca de 100 m acima do nível do mar.), Departamento de Loreto, Peru (Fig. 9).

Diagnose: *Atractus latifrons* diferencia-se dos demais congêneres por apresentar os seguintes caracteres: região cefálica com capuz negro dorsal e colar nugal claro; rostral mais larga do que longa; 1+2 temporais; 5-6 dentes maxilares, sem diastema; 6 supralabiais, sendo 3^a e 4^a em contato com o olho; 7 infralabiais, sendo o primeiro par de infralabiais em contato com o sinfusal e da primeira a quarta escama infralabial em contato com o par de geniais; 3 a 4 escamas gulares; escamas dorsais lisas em 17/17/17, sem fossetas apicais e tubérculos supra-anais; placa anal inteira; ventrais variando 134-178; subcaudais variando 20-42; fêmea com no máximo 600 mm e machos com 597 mm; padrão de coloração coral com anéis pretos, vermelhos e brancos ou amarelos, formando conjunto de mônades, díades ou tétrades completas no corpo e na cauda; hemipênis moderadamente bilobado, semicapitado e semicaliculado.

Comparações: Dentre todos os congêneres, *Atractus latifrons* compartilha 17 fileiras de escamas dorsais no meio do corpo e padrão de cor coral com *A. badius* e *A. obesus*. *Atractus latifrons* difere de ambas por ter focinho acuminado, loreal curta, pré-frontais grandes (*sensu* Savage 1960), seis supralabiais e dentes superiores cônicos, sem dente pós-diastemal (*vs.* focinho truncado, loreal moderada a longa, pré-frontais moderada, dois pós-oculares, normalmente sete supralabiais e dentes superiores com formato elíptico, tendo um ou dois pós-diastemal). *Atractus elaps* compartilha a maioria das características acima com o grupo de espécies *A. elaps* (*sensu* Savage 1960, acrescido de Passos 2008). *Atractus latifrons* compartilha com *A. elaps* a presença de padrão de

coloração coralino, com anéis pretos, vermelhos e brancos completos ao longo do corpo e cauda, porém, diferencia-se da mesma por apresentar 17/17/17 escamas dorsais, loreal grande e larga, 5-6 dentes maxilares (vs. 15 escamas dorsais, loreal curta, 5-10 dentes maxilares). *Atractus latifrons* difere de *A. charitoae*, *A. franciscopaivai* e *A. poeppigi* por apresentar 17 fileiras de escamas dorsais (vs. 15 fileiras de escamas dorsais). Diferencia-se de *A. franciscopaivai* e *A. poeppigi* por apresentar duas temporais posteriores, loreal eventualmente fusionada a pós-nasal e coloração dorsal em padrão tricolor ou bicolor (vs. uma temporal posterior, loreal não fusionada a pós-nasal e coloração dorsal preto uniforme ou com estrias claras). Além disso, *A. latifrons* difere de *A. franciscopaivai* e *A. poeppigi* por apresentar duas temporais posteriores, loreal eventualmente fundida à pós-nasal e coloração dorsal preta com díades intercaladas por anéis brancos e vermelhos (vs. único temporal posterior, loreal nunca é fundida a pós-nasal e dorso geralmente com preto uniforme e com manchas romboidais cobrindo a região paraventral).

Redescrição do holótipo: Macho adulto; SVL 227 milímetros, 35,7 milímetros CL (15,7% CRC); comprimento da cabeça 12,8 milímetros (5,6% SVL), largura da cabeça 5,4 mm (comprimento da cabeça 42%); altura da cabeça 4,7 milímetros. Cabeça indistinta do corpo, achatada lateralmente e sub-triangular em vista dorsal; focinho acuminado em vista lateral e arredondado em vista dorsal; rostral grande, bem visível em projeção dorsal e arredondado em vista frontal; internasal tão largo quanto longo; sutura internasal sinistral com relação a sutura pré-frontal; pré-frontal mais amplo do que longo; supraocular sub-trapezoidal em vista dorsal, cerca de duas vezes tão longo quanto largo; frontal sub-pentagonal, mais longa que larga; parietal cerca de duas vezes

mais longo do que largo; nasal dividida; narina quase restrita à pre-nasal; nasal cerca de duas vezes mais larga do que longa; loreal curta, quase tão alta quanto longa; loreal contactando segundo e terceiro supralabiais; pupila sub-elíptica; pós-ocular única sub-pentagonal, cerca de duas vezes mais larga do que longa; temporais 1+2; temporal anterior ligeiramente mais longa do que alta; temporais superiores posteriores fusionadas, cerca de duas vezes mais longo do que alto; seis supralabiais, sendo o terceiro e quarto em contato com a órbita; dois primeiros supralabiais com altura equivalente e menor do que o terceiro e quarto supralabiais, o quinto e o sexto supralabial maiores do que os demais supralabiais; sinfial triangular, duas vezes mais larga do que longa; primeiro par de infralabiais evitando o contato entre sinfial e mentonianos, sete infralabiais, os quatro primeiros em contato com os mentonianos; mentonianos duas vezes mais longo do que largo; três linhas de escamas gulares; quatro preventrais, 150 ventrais; 36 subcaudais em ambos os lados; 17/17/17 fileiras de escamas dorsais, sem fossetas apicais, quilhas e tubérculos supra-anal; escudo terminal caudal curto, robusto e cônico. Dorso da cabeça com capuz cefálico preto, que se estende a partir de rostral para região posterior dos parietais; colar nugal claro, que cobre a parte posterior dos parietais e temporais, delimitando a margem posterior do capuz cefálico preto. Colar nugal preto sucede o colar nugal claro; vista lateral da cabeça preta até a pós-ocular, faixa branca cobrindo escamas temporais e occipitais; quatro primeiros supralabiais preto, faixa branca se estende da quinta até a sétima supralabiais; quatro primeiros infralabiais e porção anterior dos mentonianos preto; porção posterior da quarta supralabial e dois terços dos mentonianos branco; restante da região gular e pré-ventrais branco; corpo com 10 díades, com 22 anéis pretos (comprimento de 4-9 escamas) separados por 11 anéis brancos curtos (comprimento de 1-2 escamas), mais largos em vista ventral (comprimento de 3-4 escamas); díades

intercaladas por 11 anéis vermelhos (comprimento de 3-7 escamas); cauda com duas díades, compreendendo quatro anéis pretos (comprimento de 4-6 escamas) separados por dois pequenos anéis brancos (comprimento de 1-2 escamas), mais amplo em vista ventral (comprimento de 3-4 escamas); díades intercaladas por dois anéis vermelhos (comprimento de 5-7 escamas); porções dorsal e lateral dos anéis vermelhos com pigmentação preta na região centro-posterior de cada escama (Fig. 9).

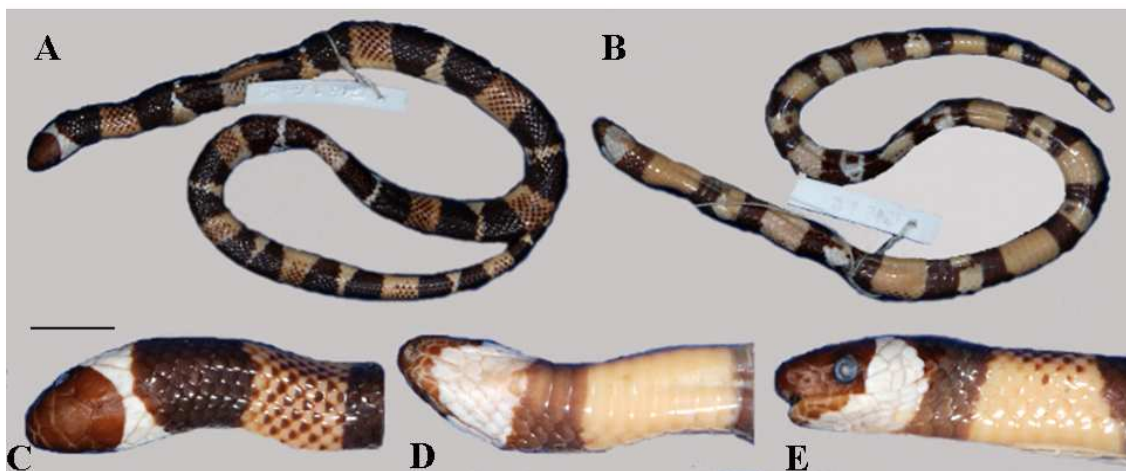


Figura 9. Holótipo (BM 1946.1.6.52) de *Atractus latifrons*. A. Vista dorsal do corpo; B. Vista ventral do corpo; C. Vista lateral mostrando os anéis no meio do corpo; D. Vista dorsal da cabeça; E. Vista lateral da cabeça; F. Vista ventral da cabeça. Escala: 10 mm.

Variações merísticas e morfométricas: Maior macho com 436 milímetros SVL, 84 CL mm; maior fêmea com 503 milímetros SVL, 64 mm CL; CL/SVL 0,13-0,20 (\bar{x} = 17,6; DP= 1,7; n= 26) SVL no sexo masculino, 9,3-14,6% (\bar{x} = 12,1; DP= 1,2; n= 21) SVL nas fêmeas; 134-153 (\bar{x} = 144,6; DP= 4,4; n= 26) ventrais nos machos, 145-183 (\bar{x} = 158; DP= 8,4; n= 19) nas fêmeas; 31-41 (\bar{x} = 35; DP= 2,6; n= 26) subcaudais nos machos, 24-32 (\bar{x} = 27,2; DP= 2; n= 19) subcaudais em fêmeas, 7 (n= 80) ou 8 (n= 8) infralabiais; 3 (n= 6), 4 (n= 77) ou 5 (n= 5) infralabiais em contato com os mentonianos; 3 (n= 44) ou 4 (n= 44) fileiras de escamas gulares; 2-4 (\bar{x} = 3,5; DP= 0,5; n= 45)

preventrais; 7-10 (\bar{x} = 8,4; DP= 0,9; n= 88 lados) fileiras de escamas dorsais no nível do segundo subcaudal; 3,0-10,2 mm (\bar{x} = 8,4; DP= 1,7; n= 6) de diâmetro no meio do corpo, 5 (n= 58) ou 6 (n= 13) dentes maxilares; hemipênis (*in situ*) bifurca entre o sexto e nono e estende-se até o nível do sétimo para a 11 subcaudal (n= 14). Para acessar a variabilidade morfométrica adicional de *Atractus latifrons* ver Tabela 1.

Tabela 1. Variação dos caracteres merísticos e morfométricos de machos e fêmeas de *Atractus latifrons*, apresentando valores mínimos, máximos, média e desvio padrão dos exemplares. Legenda: n= número de exemplares; \bar{X} = média; DP= desvio padrão; Comp.= comprimento.

Variáveis	Machos				Fêmeas			
	n	Min-Máx	\bar{X}	DP	n	Min-Máx	\bar{X}	DP
Comp. da cauda/ Comp. Rostro-cloacal	75	0.06–0.2	0.16	0.02	60	0.08–0.2	0.13	0.02
Comp. Rostro-cloacal	75	150–521	354.5	82	60	150–566	372	108
Comp. da cauda	75	20–92	60.4	17.7	60	20–83	50.2	14.9
Comp. da cabeça	33	5.9–13.6	10.3	1.7	41	7.7–18.6	11.3	2.4
Distância dos Nasais	44	2.8–4.6	3.7	0.5	34	2.5–5.0	3.6	0.6
Altura maior da cabeça	46	4.2–9.3	6.2	1.0	40	3.0–11.0	6.1	1.5
Largura maior da cabeça	46	3.8–10.2	6.9	1.2	40	5.1–10.1	7.1	1.2
Comprimento do rostral	46	1.5–3.4	2.1	0.4	34	1.2–3.0	2.0	0.4
Largura do rostral	46	2.1–4.5	3.1	0.6	33	1.6–4.2	2.9	0.5
Comprimento do frontal	44	2.7–4.4	3.4	0.5	39	2.4–4.9	3.4	0.6
Largura do frontal	44	3.1–5.0	4.0	0.5	39	2.6–5.1	3.8	0.6
Distância do frontal ao olho	44	2.3–4.6	3.1	0.5	39	1.2–4.1	3.1	0.5
Comprimento do parietal	44	3.8–6.3	5.1	0.6	39	3.2–6.1	4.8	0.8
Largura do parietal	44	2.8–4.7	3.6	0.4	33	2.5–4.7	3.5	0.6

Morfologia hemipeniana (n= 11): órgão moderadamente bilobado, podendo eventualmente apresentar-se fortemente bilobado, ligeiramente semicapitato e semicaliculado; lobos cônicos, com tamanho similar e restritos à região distal do capitulo; lobos centrifugamente orientados, cobertos por cálices espinulados, horizontalmente dispostos em ambos os lados do hemipênis; espínulas substituídas por papilas em direção ao ápice dos lobos; ausência de paredes verticais e transversais nos

cálices, formando franjas caliculadas irregulares em ambos os lados do órgão; franjas caliculadas geralmente mais evidentes na região lateral do capítulo; região interlobular repleta de pequenos espinhos, em ambos os lados do hemipênis; sulco capitular indistinto na face sulcada e pouco evidente na face assulcada; região basal do capítulo distinta da porção distal do corpo hemipeniano pela ornamentação dos cálices; sulco espermático bifurcando logo abaixo do capítulo, na região distal do corpo hemipeniano, na porção basal do hemipênis; sulco espermático com ramos ligeiramente orientados centrifugamente, seguindo para as extremidades dos lobos; sulco espermático profundo, delimitado por espínulas dispostas distalmente, sendo substituídas por papilas; corpo hemipeniano com espinhos moderados uniformemente distribuídos; espinhos geralmente reduzindo em tamanho e aumentando em concentração em direção à região distal do corpo hemipeniano; região proximal do corpo hemipeniano nua, com bolsa basal situada lateralmente; região basal do hemipênis coberto por uma prega longitudinal e espínulos dispersos (Fig. 7).

Distribuição: *Atractus latifrons* apresenta uma ampla gama de distribuição na América do Sul, ocorrendo na planície amazônica da Colômbia, Venezuela, Guiana Francesa, Suriname, Brasil e Peru. Apresenta uma distribuição em arco ao leste dos Andes, que vai desde o Rio Paloemeu (03°21'N, 55°26'W), distrito de Marowijne, Suriname, sudoeste de Urubichá (15°23'S, 62°57'W), departamento de Santa Cruz na Bolívia até o sudoeste do Município de Bela Vista (07°33'S, 53°18'W), Estado do Pará, Brasil. *Atractus latifrons* ocorre em serapilheira de floresta amazônica primária, bem como floresta secundária e campos de cultivo (Dixon & Soini 1977, 1986; Hoogmoed 1980; Martins & Oliveira 1993, 1999) a 0-300 metros acima do nível do mar. Dada a atual

distribuição na literatura, a distribuição de *A. latifrons* é ampliada para o Estado de Roraima (Fig. 10).

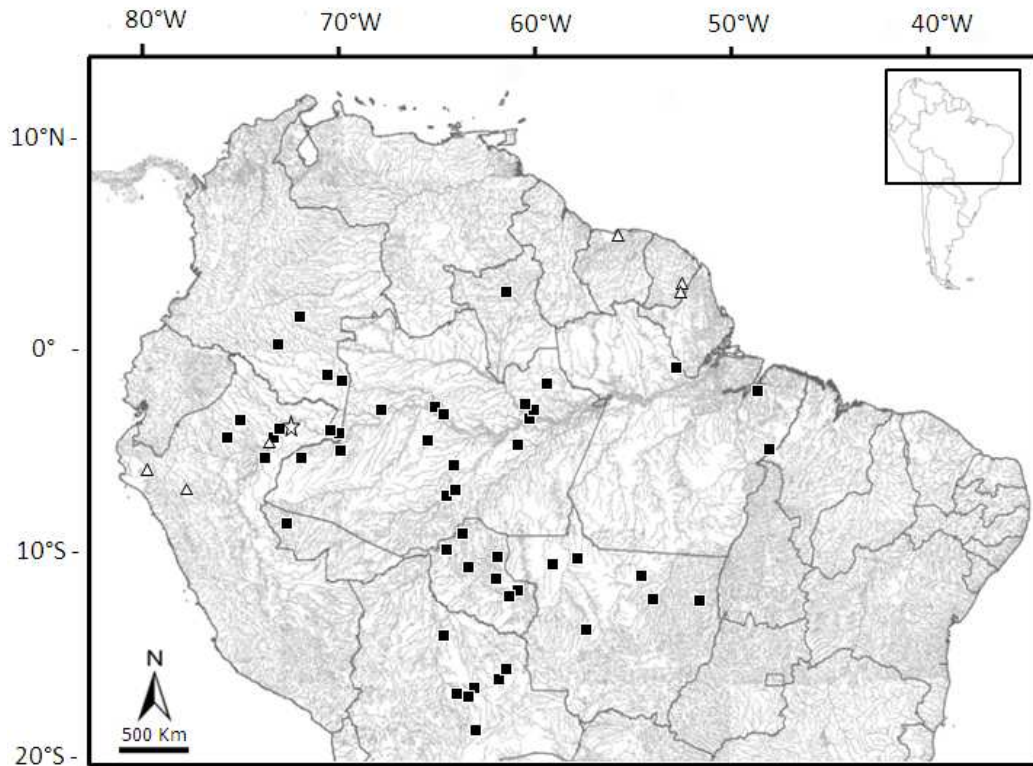


Figura 10. Distribuição geográfica da *A. latifrons*. Triângulo aberto corresponde às referências bibliográficas e os quadrados correspondem ao material analisado. Estrela indica localidade tipo. Registros da literatura são de Boulenger (1894), Dixon e Soini (1977), Gasc e Rodrigues (1980), Hoogmoed (1980) e Chippaux (1986).

Discussão

O policromatismo em serpentes tem sido comumente documentado para as espécies que exibem cores aposemáticas, mais frequentemente aquelas que tenham um padrão de cor coral (Kikuchi & Pfennig 2009; Nascimento 2009). Vários autores associaram o fenômeno com o mimetismo de distintas espécies perigosas (por exemplo Marques & Puerto 1991) e/ou a fatores ambientais (por exemplo, Fraser 1973). Embora os relatos sobre o policromatismo de *Atractus latifrons* não sejam recentes, a falta de qualquer correspondência entre os padrões de cor e outros complexos morfológicos

avaliados aqui foi, de certa forma, inesperado, considerando a enorme diferença entre cada um deles. Na ausência de um sinal filogenético para os padrões de cores distintas da espécie, devemos levar em conta tanto os fatores ambientais, quanto ao mimetismo como possível explicação para a evolução da coloração em *A. latifrons*.

A primeira hipótese, relacionada aos fatores ambientais, pode ser rejeitada pois existem localidades (por exemplo, Município de Presidente Figueiredo) onde estão presentes os quatro padrões de cores ocorrendo sintopicamente (Fig. 6). A segunda hipótese, relacionada ao possível mimetismo com espécies de corais verdadeiras, parece mais provável e foi apontada anteriormente por vários autores (Tab. 2).

Tabela 2. Relacionamento entre o suposto mimetismo dos quatro padrões cromáticos de *Atractus latifrons* anteriormente relatados na literatura e as espécies de *Micrurus*.

Padrões Mímicos	Possíveis Modelos (Referência)
Bicolor em mônades	<i>M. albicinctus</i> (Martins & Oliveira 1993)
Tricolor em mônades	<i>M. averyi</i> e <i>M. langsdorffi</i> (Savage & Slowinski 1992; Martins & Oliveira 1993)
Tricolor em díades	<i>M. l. lemniscatus</i> , <i>M. l. diutius</i> e <i>M. l. helleri</i> (Savage & Slowinski 1992; Silva 1993; Silva 2004)
Tricolor em tétrades	<i>M. filiformis</i> (Cunha & Nascimento 1983; Silva 2004)

Estudos que avaliaram a eficácia do mimetismo batesiano sugeriram que esta relação ocorra numa frequência diferencial de predação de acordo com o nível de semelhanças morfológicas e comportamentais com as espécies modelo (Brodie III & Jazen 1995; Brodie & Moore 1995; Joron & Mallet 1998; Mallet & Joron 1999). Apesar do mimetismo aparente de *A. latifrons* com espécies distintas de *Micrurus* aumentar a aptidão da espécie regionalmente (Pfennig *et al.* 2001; Harper & Pfennig 2007; Pfennig *et al.* 2007; Kikuchi & Pfennig 2009), não está claro como tal fenômeno evoluiu em uma serpente semi-fossorial e criptozóica. De fato, as espécies de *Atractus* alocadas no

grupo *A. elaps* apresentam a morfologia mais adequada para um estilo de vida fossorial (Savage 1960; Passos 2008). Apesar da associação usual do fenômeno policromatismo de *A. latifrons* com mimetismo batesiano, Martins & Oliveira (1999) sugeriram que ela possa ter evoluído como mímico abstrato da cobra coral (Pough 1988) e, por essa razão, a espécie não necessitaria de um mecanismo de evolução *in situ* para explicar o seu policromatismo. Embora suspeitemos que o mimetismo batesiano tenha desempenhado o papel principal na evolução do policromatismo de *A. latifrons*, apenas estudos adicionais investigando a correlação das frequências dos padrões miméticos de *A. latifrons* e a abundância relativa de espécies simpátricas de *Micurus* deverão contribuir de forma mais substancial com esta questão.

Considerando uma das premissas básicas do mimetismo (modelo mais abundante do que os mímicos) e a diversidade de espécies de serpentes amazônicas, em especial de corais verdadeiras e falsas, a co-ocorrência de padrões aposemáticos inter e intra-específicos também pode ter contribuído para o polimorfismo de *Atractus latifrons*.

A variação cromática observada em indivíduos anômalos de *A. latifrons* (n= 16; 11%) mostra que a pressão exercida por predadores sobre padrões coralinos, de fato resulta em uma diversidade fenotípica e polimorfismos intra-específicos, conforme testado por Kikuchi & Pfennig (2009) e Nascimento (2009), reforçando o processo adaptativo pelo qual a espécie passa.

Agradecimentos

Somos gratos ao curadores e seguintes pessoas (em ordem alfabética) por nos conceder o material examinado: D. Borges-Nojosa (CHUFC); R. Casallas e A. Rodriguez (MLS); M. Carvalho (UFMT); J. Samonek e C. Jatobá (FMT); F. Franco e V. Germano (IBSP); L. Gonzalez e R. Montañó (MNKR); J. Lynch (ICN); D. Perico (IAvH); J. Santa-Gadea e C. Aguilar (MHNSM); G. Señaris Rivas (MHNLS); R. Vogt (INPA); H. Zaher e C. Castro (MZUSP). Ao apoio financeiro fornecido para A. Prudente pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq: Pq processo 307999/2008-4 e PROTAX 562171/2010-0). Ao apoio financeiro fornecido para P. Almeida pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - processo PROTAX 562171/2010-0). Agradecemos A. O. Maciel pelas fotografias de hemipênis. Agradecemos o Ministério de Ciências e Tecnologia (MCT) do governo brasileiro por conceder subsídios a P. Passos para visitar o MPEG (processo 170171/2010-8).

Referências Bibliográficas

- Ahl, E. (1927) *Zoologischer Anzeiger*, 70, 252.
- Boulenger, G. A. (1894) *Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)*, vol. 2. Trustees of the British Museum, London, U.K.
- Brodie E. D. III & Janzen, F. J. (1995) Experimental studies of coral snakes mimicry: Generalized avoidance of ringed snake patterns by free-ranging avian predators. *Functional Ecology*, 9, 186–190.
- Brodie E. D. & Moore, A. J. (1995) Experimental studies of coral snakes mimicry: Do snakes mimic millipedes? *Animal Behaviour*, 49, 534–536.
- Cunha, O. R. & Nascimento, F. P. (1983) Ofídios da Amazônia XX - As espécies de *Atractus* Wagler, 1828, na Amazônia Oriental e Maranhão. (Ophidia, Colubridae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Nova Série Zoologia*, 123, 1–38.
- Cunha, O. R. & Nascimento, F. P. (1993) Ofídios da Amazônia. As cobras da Região Leste do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Nova Série Zoologia, Belém*, 9 (1), 1-191.
- Dixon, J. & Soini, P. (1977) The reptiles of the upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru. *Contributions in Biology and Geology, Milwaukee Public Museum*, 12, 1–91.
- Dixon, J. R. & Soini, P. (1986) The Reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru. *Milwaukee Public Museum, Milwaukee, E.U.A.*, 160 pp.
- Dowling, H. G. (1951) A proposed standard system of counting ventral in snakes. *Journal of Herpetology*, 1, 97–99.
- Dowling, H. G. & Savage, J. M. (1960) A Guide to the Snake Hemipenes: a survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica*, 45, 17–27.
- Efron, B. (1979) Bootstrap methods: another look at the jackknife. *Annals Statistics*, 7, 1–26.
- Fraser, D. F. (1973) Variation in the Snake *Micrurus diastema*, *Copeia*, 1, 1–17.
- Gasc, J. P. & Rodrigues, M. T (1980) Une nouvelle spèce du genre *Atractus* (Colubridae, Serpentes) de la Guyane Française. *Bulletin Museum Natural History Paris*, 1, 547-557.
- Giraud, A. R. & Scrocchi, G. J. (2000) The genus *Atractus* (Serpentes: Colubridae) in Northeastern Argentina. *Herpetological Journal*, 10, 81–90.
- Günther, A. (1868) Sixth account of new species of Snakes in the collection of the British Museum. *Annals Magazine of Natural History*, 1, 413–429.
- Harper, G. R. Jr. & Pfennig, D. W. (2007) Mimicry on the edge: why the mimics vary in resemblance to their model in different parts of their geographical range? *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 274, 1955–1961.
- Harper, G. R. Jr & Pfennig, D. W. (2008) Selection overrides gene flow to break down

- maladaptive mimicry. *Nature*, 451, 1103-1106.
- Hoogmoed, M. S. (1980) Revision of the genus *Atractus* in Surinam, with the resurrection of two species (Colubridae, Reptilia). Notes on the herpetofauna of Surinam VII. *Zoologische Verhandelingen*, 175, 1–47.
- Howse, P. E & Allen, J. A. (1994) Satyric mimicry: the evolution of apparent imperfection. *Proceedings of the Royal Society London B*, 257, 111-114.
- Joron, M. & Mallet, J. L. B. (1998) Diversity in mimicry: paradox or paradigm? *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 461–466.
- Kikuchi, D. W. & Pfennig, D. W. (2009) High model abundance may permit the gradual evolution of the Batesian mimicry: an experimental test. *Proceedings of the Royal Society B*, 1098, 1–8.
- Mallet, J. & Joron, M. (1999) Evolution of diversity in warning colour and mimicry: polymorphisms, shifting balance, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 201–233.
- Manly, B. F. (2000) *Multivariate Statistical Methods*. 2nd Edition. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, Florida. 224.
- Marques, O. A. V. & Puerto, G. (1991) Padrões cromáticos, distribuição e possível mimetismo em *Erythrolamprus aesculapii* (Serpentes: Colubridae). *Memórias do Instituto Butantan*, 53, 127–134.
- Martins, M. & Oliveira, M. E. (1993) The snakes of the genus *Atractus* Wagler (Reptilia: Squamata: Colubridae) from the Manaus region, central Amazonia, Brazil. *Zoologische Mededelingem*, 69, 21–40.
- Martins, M. & Oliveira, M. E. (1999) Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazônia, Brazil. *Herpetological Natural History*, 6, 78–150.
- MathWorks. (1994) *Matlab for Windows 4.2c1*. MathWorks, Inc., Natick, USA.
- Myers, C. W. (2003) Rare snakes-five new species from eastern Panama: reviews of northern *Atractus* and southern *Geophis* (Colubridae: Dipsadinae). *American Museum Novitates*, 3391, 1–47.
- Nascimento, E. A. 2009. *Estudos de mimetismo em Lycidae (Insecta: Coleóptera)*. Tese de doutorado em Ciências – Entomologia. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – Universidade de São Paulo, 1-176.
- Passos, P., Fernandes, D. S. & Borges-Nojosa, D. M. (2007) A new species of *Atractus* (Serpentes: Dipsadinae) from a relictual forest in Northeastern Brazil. *Copeia*, 2007, 788–797.
- Passos, P. (2008) *Revisão Taxonômica do Gênero Atractus Wagler, 1828 (Serpentes: Colubridae: Dipsadinae)*. Ph.D. Dissertation, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil, 671 pp.
- Passos, P. & Fernandes, R. (2008) A new species of the colubrid snake genus *Atractus*

- (Reptilia: Serpentes) from the central Amazon of Brazil. *Zootaxa*, 1849, 59–66.
- Passos, P. & Arredondo, J. C. (2009) Rediscovery and redescription of the Andean earth-snake *Atractus wagleri* (Reptilia: Serpentes: Colubridae). *Zootaxa*, 1969, 59–68.
- Passos, P. & Fernandes, R. (2009) “2008” Revision of the *Epicrates cenchria* complex (Serpentes: Boidae). *Herpetological Monographs*, 22, 1–30.
- Passos, P., Aguayo, R. & Scrocchi, G. (2009a) Rediscovery of the rare *Atractus bocki*, with assessment of the taxonomic status of *A. canedii* (Serpentes: Colubridae: Dipsadidae). *Journal of Herpetology*, 43, 710–715.
- Passos, P., Arredondo, J. C., Fernandes, R. & Lynch, J. D. (2009b) Three new *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from Andes of Colombia. *Copeia*, 2009, 425–438.
- Passos, P., Fuenmayor, G. R. & Barrio-Amorós, C. (2009c) Description of two new species from Venezuela in the highly diverse dipsadine genus *Atractus* (Serpentes: Colubridae). *Amphibia-Reptilia*, 30, 233–243.
- Passos, P., Lynch, J. D. & Fernandes, R. (2009d) “2008” Taxonomic status of *Atractus sanctaemartae* and *A. nebularis*, and description of a new species of *Atractus* from Atlantic coast of Colombia. *Herpetological Journal*, 18, 175–186.
- Passos, P., Mueses-Cisneros, J. J., Lynch, J. D. & Fernandes, R. (2009e) Pacific lowland snakes of the genus *Atractus* (Reptilia: Serpentes: Dipsadidae), with descriptions of three new species. *Zootaxa*, 2293, 1–34.
- Passos, P., Chiesse, A., Torres-Carvajal, O. & Savage, J. M. (2010a) “2009” Testing species boundaries within *Atractus occipitoalbus* complex (Serpentes: Dipsadidae). *Herpetologica*, 65, 284–403.
- Passos, P., Fernandes, R., Bérnils, R. S. & Moura-Leite, J. C. (2010b) Revision of the Atlantic Forest *Atractus* (Reptilia: Serpentes: Dipsadidae). *Zootaxa*, 2364, 1–63.
- Passos, P. & Lynch, J. D. (2011) “2010” Revision of *Atractus* from upper and middle Magdalena drainage of Colombia. *Herpetological Monographs*, 24, 149–173.
- Pesantes, O. S. (1994) A Method for preparing the hemipenes of preserved snakes. *Journal of Herpetology*, 28, 93–95.
- Peters, J. A. & Orejas-Miranda, B. (1970) Catalogue of the Neotropical Squamata: Part I. Snakes. *Bulletin of the U. S. National Museum*, 297, 1–347.
- Pfennig, D. W., Harcombe, W. R. & Pfennig, K. S. (2001) Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature*, 410, 323.
- Pfennig, D. W., George Jr., R. H., Brumo, A. F., Harcombe, W. R. & Pfennig, K. S. (2007) Population differences in predation on Batesian mimics in allopatry with their model: selection against mimic is strongest when day are common. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 61, 505–511.
- Pough, F. H. (1988) Mimicry of vertebrates: are the rules different? In *Mimicry and the Evolutionary Process* (Brower, L. P., ed.), 67–102 pp. Univ. Chicago Press.

- Prudente, A. L. C. & Passos, P. (2008) New species of *Atractus* Wagler (Serpentes: Dipsadinae) from Guyana Plateau in Northern Brazil. *Journal of Herpetology*, 42, 723–732.
- Prudente, A. L. C. & Passos, P. (2010) New cryptic species of *Atractus* (Serpentes: Dipsadidae) from Brazilian Amazonia. *Copeia*, 2010, 397–404.
- Savage, J. (1960) A Revision of the Ecuadorian Snakes of the Colubrid Genus *Atractus*. *Museum of Zoology of the University of Michigan*, 112, 1–86.
- Savage, J. M. & Slowinski, J. B. (1992) The colouration of the venomous coral snakes (Family Elapidae) and their mimics (families Aniliidae and Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 45, 235-254.
- Silva Jr., N. J. (1993) The snakes from Samuel Hydroelectric Power plant and vicinity, Rondônia, Brazil. *Herpetological Natural History*, 1, 37–86.
- Silva Haad, J. J. (2004) Las Serpientes del Género *Atractus* Wagler, 1828 (Colubridae, Xenodontinae) en la Amazonia Colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Fisicas, Exactas y Naturales*, 28, 409–446.
- Statsoft, INC. (1998) *Statistica for Windows version 5.1*. Tulsa, USA.
- Zaher, H. (1999) Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic *Xenodontinae* and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 240, 1–168.
- Zaher, H. & Prudente, A. L. C. (2003) Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. *Herpetological Review*, 34, 302–307.
- Zar, J. H. (1999) *Biostatistical Analysis*, Prentice-Hall, Inc., New Jersey.p.

Capítulo 2

[Artigo será submetido à revista *South American Journal of Herpetology*]

RELAÇÕES MIMÉTICAS ENTRE *ATRACTUS LATIFRONS* (GÜNTHER, 1868)
(SERPENTES: DIPSADIDAE) E CORAIS VERDADEIRAS NA AMAZÔNIA

Paula Carolina Rodrigues de Almeida^{1,2} Ana Lúcia da Costa Prudente¹ e Darlan
Tavares Feitosa¹

1 Coordenação de Zoologia, Laboratório de Herpetologia, Museu Paraense Emílio Goeldi. Avenida Perimetral, 1901, Caixa Postal 399, Terra Firme, Belém, Pará, CEP 66017-970, Brasil.

2 Correspondência do autor: E-mail: pcralmeida@gmail.com

RESUMO

Atractus latifrons é uma espécie de falsa-coral, que apresenta diferentes padrões aposemáticos, semelhantes ao padrão de coloração de corais verdadeiras do gênero *Micrurus*, que co-ocorrem ao longo de sua distribuição no bioma amazônico. Neste estudo, considerando a semelhança morfológica e a distribuição geográfica congruente destas espécies, foi testada a existência de relações miméticas entre o padrão tricolor em díades de *A. latifrons* e o padrão tricolor em tríades de *M. lemniscatus* e *M. diutius* ao longo da bacia amazônica. Com base no teste de co-ocorrência, foi testada a hipótese de que a distribuição de modelos e mímicos pode ou não ser explicada ao acaso. Foram reconhecidas seis espécies de corais verdadeiras passíveis de servirem como modelos miméticos para *A. latifrons*, dentre estas, a existência de relações miméticas foi confirmada apenas para duas espécies, sendo *Micrurus lemniscatus* e *M. diutius*.

Palavras-chave: Aposematismo, mimetismo, *Atractus latifrons*, *Micrurus*, Amazônia

INTRODUÇÃO

O mimetismo batesiano é um dos sistemas miméticos mais conhecidos e abordados cientificamente (Rettenmeyer, 1970). Este sistema tem como premissa básica a distribuição geográfica congruente entre espécies venenosas e não venenosas e a semelhança entre os padrões cromáticos das espécies envolvidas (Bates, 1862).

O mimetismo entre corais verdadeiras e falsas é um fenômeno encontrado apenas nas Américas (Cunha e Nascimento, 1983; Savage e Slowinski, 1990, 1992, 1996; Marques e Puerto, 1991; Martins e Oliveira, 1993, 1999; Silva, 1993; Silva, 2004). Entretanto, apesar de existirem elapídeos asiáticos com padrões formados por bandas vermelhas, nenhum padrão é tão aposemático e variável quanto ao apresentado pelas corais verdadeiras das Américas (Roze, 1996).

Diversos estudos relacionados ao possível mimetismo entre corais verdadeiras e falsas já foram realizados em diferentes regiões da América Central (Greene e McDiarmid, 1981; Brodie III e Janzen, 1995; Torre-Loranza *et al.*, 2006), do Norte (Grobman, 1978; Harper e Pfennig, 2007; Pfennig e Mullen, 2010) e do Sul (Marques e Puerto, 1991; França, 2008).

A congruência na distribuição geográfica entre mímicos e modelos pode refletir em uma variação na abundância do modelo (Harper e Pfennig, 2007). Assim, se um modelo é raro em determinado local, em relação aos seus mímicos, as chances dos mímicos serem predados aumentam consideravelmente (Huheey, 1964; Oaten *et al.*, 1975; Getty, 1985; Pfennig *et al.*, 2001). Em contrapartida, se o modelo é relativamente comum em determinada área, as chances de o predador encontrá-lo são mais elevadas, o que conseqüentemente, tende a diminuir a taxa de predação sobre os mímicos co-

ocorrentes, já que a seleção, por parte dos predadores, deve ser forte o suficiente para evitar qualquer espécie que apresente uma semelhança remota ao modelo tóxico, mesmo que estes mímicos não sejam perfeitos (Getty, 1985; Pough, 1988; Brodie III e Janzen, 1995; Caley e Schluter, 2003). Dessa forma, a seleção natural deve favorecer apenas os melhores mímicos, e estes, por sua vez, devem estar minimamente protegidos contra seus predadores.

Na região amazônica, a maioria das relações miméticas sugeridas por alguns autores (Cunha e Nascimento, 1983; Savage e Slowinski, 1992; Silva, 2004), é formada exclusivamente por corais verdadeiras e falsas, considerando basicamente as diferentes combinações de anéis, padrões de desenho e colorações existentes, bem como a distribuição congruente das espécies envolvidas. Exemplos dessas relações podem ser citados considerando o polimorfismo de espécies, como as falsas corais dos gêneros *Erythrolamprus* e *Oxyrhopus*, onde foi observado que os padrões de coloração apresentados por algumas espécies destes gêneros são notoriamente semelhantes aos padrões cromáticos de corais verdadeiras do gênero *Micrurus*, e que possivelmente estas semelhanças morfológicas estariam sendo influenciadas pelo mimetismo entre as espécies (Marques e Puerto, 1991; Silva, 1993; Silva, 2004).

A suposta relação mimética envolvendo outra espécie de falsa-coral, *Atractus latifrons*, e espécies de *Micrurus* presente ao longo da Bacia Amazônica, foi relatada anteriormente sugerindo possíveis associações com *M. albicinctus*, *M. averyi*, *M. filiformis*, *M. langsdorffi*, *M. lemniscatus* e *M. diutius* (Cunha e Nascimento, 1983; Savage e Slowinski, 1992; Martins e Oliveira, 1993, 1999; Silva, 1993 e Silva, 2004), principalmente em função da semelhança dos padrões cromáticos e da sobreposição geográfica das espécies envolvidas.

Apesar destes indícios, estas relações miméticas nunca foram analisadas ou testadas estatisticamente para confirmar quais os modelos, de fato, estão associados nesse complexo mimético. Dessa forma, neste trabalho foram identificadas espécies de *Micrurus* que servem como modelos para *A. latifrons* na Amazônia, estas relações miméticas foram testadas para verificar se a co-ocorrência dos padrões pode ou não ser explicado pelo acaso.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram analisados 150 espécimes de *Atractus latifrons* (Anexo 1) e 657 de corais verdadeiras do gênero *Micrurus*, com distribuição Amazônica, depositados nas seguintes coleções herpetológicas: *Alemanha*: Zoologische Staatssammlung München (ZSM), Munique; Zoologische Museum Hamburg (ZMH), Hamburgo; Senckenberg Museum Frankfurt (SMF), Frankfurt; Zoologisches Museum zu Berlin (ZMB), Berlim. *Áustria*: Naturhistorisches Museum Wien (NHMW), Viena. *Argentina*: Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN), Buenos Aires; Museo de Ciencias Naturales de La Plata (MCNLP), La Plata. *Bolívia*: Museo Noel Kempff Mercado (MNKR), Santa Cruz. *Brasil*: Centro de Estudos e Pesquisas Biológicas da Pontifícia Universidade Católica de Goiás (CEPB), Goiânia, Goiás; Fundação Medicina Tropical (FMT), Manaus, Amazonas; Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas; Instituto Butantan de São Paulo (IBSP), São Paulo; Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo; Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Belém, Pará; Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT), Cuiabá, Mato Grosso; Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Rio de Janeiro. *Colômbia*: Instituto Alexander von Humboldt (IAvH), Villa de Leyva; Museo de la Universidad La Salle (MLS), Bogotá; Universidad Nacional de Colômbia (ICN),

Bogotá; Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca (MHNUC), Popayán. *Inglaterra*: British Museum of Natural History (BMNH), Londres. *Peru*: Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos (MHNSM), Lima. *Suécia*: Naturhistoriska Riksmuseet (NRM), Estocolmo (Anexo 2).

As espécies de *Micrurus* passíveis de serem modelos miméticos para *Atractus latifrons* foram definidas com base em duas premissas do mimetismo proposta por Bates (1862): 1) apresentar padrão de coloração coral (anéis pretos, intercalados por anéis brancos; ou anéis pretos, intercalados por anéis brancos ou amarelos e separados por anéis vermelhos), semelhante aos padrões de coloração do mímico *A. latifrons*; 2) apresentar distribuição geográfica congruente com mímico *A. latifrons*.

A proposta taxonômica de Roze (1996) foi considerada para as espécies de *Micrurus*, enquanto que, para o complexo *M. lemniscatus* foi considerada a proposta de Pires (2011), que apresenta como válidas as espécies *M. lemniscatus* (Linnaeus, 1758), *M. carvalhoi* Roze, 1967, *M. diutius* Burger, 1955, *M. frontifasciatus* (Werner, 1927) e uma forma ainda não descrita (*Micrurus* sp.).

A descrição do padrão geral de desenho e coloração das espécies de *Micrurus* seguiu a classificação proposta por Savage e Slowinski (1992) e Roze (1996), com base em animais recém mortos e/ou depositados nas coleções herpetológicas consultadas. Foi considerado o colorido fundamental (dorsal e ventral) do corpo e da cauda, observando a presença ou não de manchas, faixas longitudinais, verticais, diagonais, anéis completos/incompletos, pontos na região dorsal e ventral, e a presença de colar nugal simples ou duplo. Foram considerados os padrões de coloração e as variações descritas para *A. latifrons*, sendo o bicolor em mônades, tricolor em mônades, tricolor em díades e tricolor em tétrades (conforme descritos no Capítulo 1).

Foram reproduzidos os desenhos da região cefálica, do corpo e da cauda dos espécimes, com auxílio de câmara clara, acoplada ao microscópio estereoscópico e tratadas com auxílio do programa de edição de imagem. Foram consideradas as modificações nestes padrões, já que os espécimes analisados estavam fixados e conservados em álcool, o que eventualmente pode comprometer a integridade da coloração. Para confecção dos mapas, foram utilizadas todas as localidades levantadas de *A. latifrons* e das espécies de *Micrurus*, com auxílio do ArcGis 3.1.

Com base em dados bibliográficos (Zimmermann e Rodrigues, 1990; Silva, 1993; Silva e Sites, 1995; Martins e Oliveira, 1999; Bernarde e Abe, 2006; Prudente *et al.*, 2010) e no material analisado, as localidades para serem usadas no teste de co-ocorrência foram selecionadas segundo os seguintes critérios: 1) a ocorrência de *Atractus latifrons* e 2) presença dos possíveis modelos miméticos. Foram selecionadas 15 localidades, listadas na Tabela 1 (Figura 1).

Tabela 1. Localidades utilizadas conforme ocorrência de *Atractus latifrons*.

Identificação	País	Estado/Departamento	Localidade	Coordenadas	Referência
1	Bolívia	Beni	Candelaria	14°22'41.79"S; 65°5'44.8"W	Material Analisado
2	Brasil	Amazonas	Benjamin Constant	4°31'19.92"S; 71°33'53.53"W	Material Analisado
3	Colômbia	Caquetá	Florencia	0°53'24,14"N; 73°50'28,95"W	Material Analisado
4	Brasil	Amazonas	Coari – Urucu	4° 52'18.5"S; 65°20'3.84"W	Prudente <i>et al.</i> (2010)
5	Brasil	Pará	Dom Eliseu	4°29'54.79"S; 47°49'23.88"W	Material Analisado
6	Brasil	Rondônia	Guajará- Mirim	11°40'S; 65°17'W	França (2008)
7	Colômbia	Amazonas	La Pedrera	1°19'45.07"S; 69°34'55.23"W	Material Analisado
8	Colômbia	Amazonas	Letícia	04°13'S; 69°50'W	Silva e Sites, (1995)

9	Brasil	Amazonas	Manaus	03°2'25.64"S; 60°1'3.04"W	Zimmermann e Rodrigues (1990); Martins e Oliveira, (1999)
10	Peru	Loreto	Pebas	4°13'56.9"S; 74°13'4.56"W	Material Analisado
11	Brasil	Amazonas	Presidente Figueiredo	2°2'43"S; 60°1'35"W	Material Analisado
12	Brasil	Amazonas	Puerto Nariño	3°36'24"S; 70°22'55"W	Material Analisado
13	Brasil	Rondônia	Porto Velho – UHE Samuel	09°40"S; 63°45"W	Silva (1993)
14	Brasil	Rondônia	Porto Velho - UHE Jirau	9°26'10.11"S; 64°41'5.28"W	Material Analisado
15	Colômbia	Vaupés	-	0°51'19.28"S; 70°48'43.18"W	Material Analisado

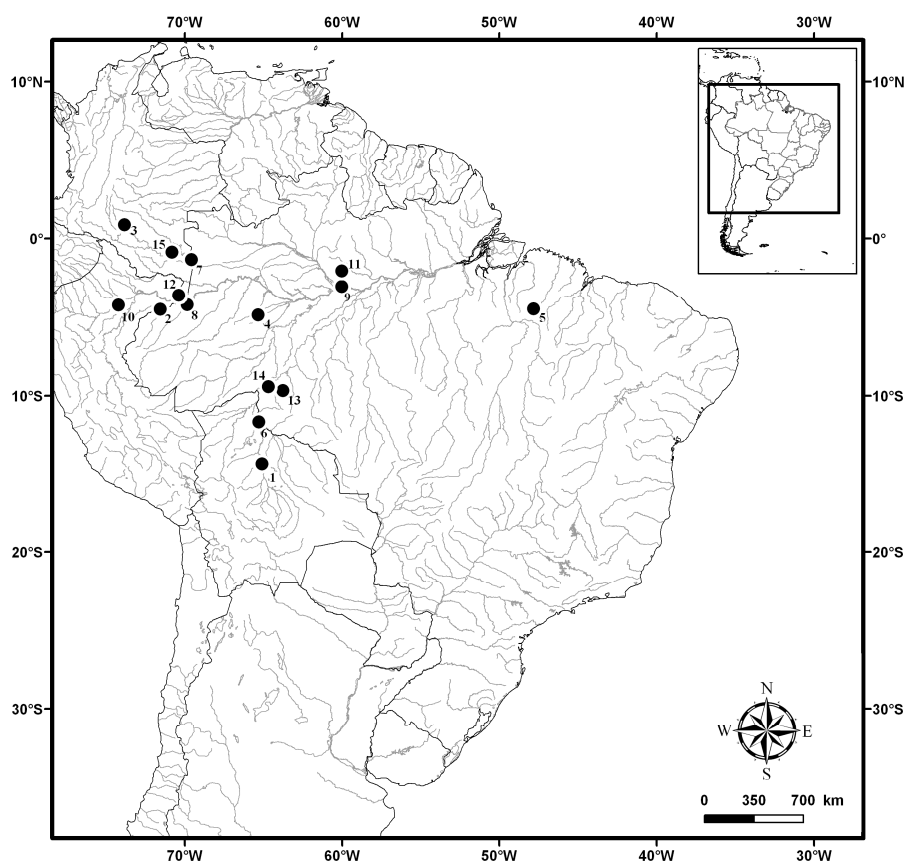


Figura 1. Distribuição das localidades amostradas no bioma amazônico.

Os possíveis modelos foram submetidos ao teste de co-ocorrência para verificar se as distribuições entre os modelos e os padrões de *A. latifrons* podem ser explicadas ou não pelo acaso, utilizando o módulo de co-ocorrência do programa estatístico EcoSim (Gotelli e Entsminger, 2004). Os dados foram organizados em uma matriz de presença (1) e ausência (0), inserindo as espécies e seus os padrões cromáticos nas linhas e as 15 localidades nas colunas. A partir da matriz de presença/ausência, os padrões de co-ocorrência foram avaliados segundo a distribuição de tais espécies no bioma Amazônico. Assim, foram avaliados se os padrões não aleatórios de co-ocorrência indicam relações positivas entre padrões coexistentes, os quais poderiam ser explicados pelo favorecimento da sobrevivência de mímicos não peçonhentos co-ocorrendo em áreas de distribuição das corais verdadeiras.

As ocorrências nas linhas e colunas foram fixadas para que as características intrínsecas dos morfotipos e dos locais fossem mantidas. Foi utilizado o índice C-score (número de “checkboard units”) (Stone e Roberts, 1990) como um índice de co-ocorrência quantitativo, simulações de "Sequential Swap" algoritmo para matrizes de randomização da matriz original e 10.000 simulações.

No teste de co-ocorrência, para cada uma das localidades, foram testados separadamente os quatro padrões de *A. latifrons* com seus respectivos modelos miméticos e em seguida com as demais espécies de *Micrurus* selecionadas.

RESULTADOS

Foram reconhecidas, inicialmente, seis espécies de corais verdadeiras de *Micrurus* passíveis de servirem como modelos miméticos para *A. latifrons*, que são:

Micrurus albicinctus Amaral, 1925, *M. averyi* Schmidt, 1939, *M. filiformis* (Günther, 1859), *M. langsdorffi* Wagler, 1824, *M. lemniscatus* (Linnaeus, 1758) e *M. diutius* Burger, 1955 (Figura 2).

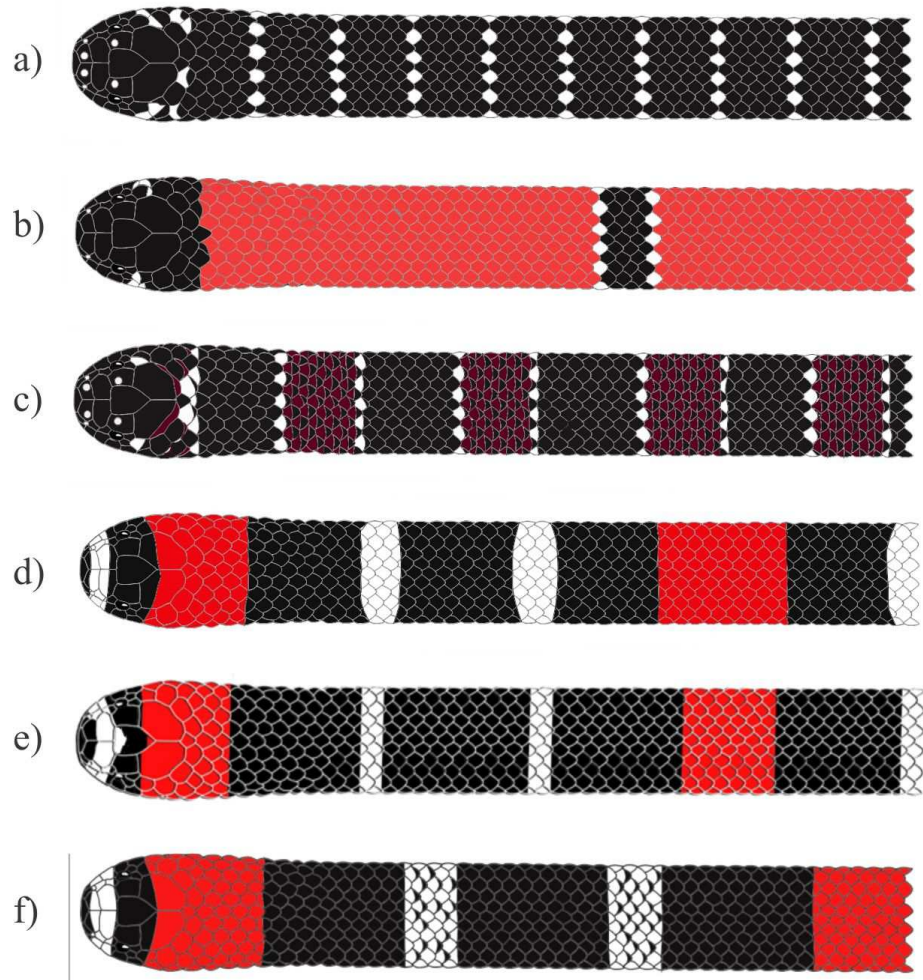


Figura 2. Representação esquemática dos padrões de desenho e coloração das corais verdadeiras do gênero *Micrurus*, identificadas como possíveis modelos miméticos para *Atractus latifrons*: a) *Micrurus albicinctus*; b) *Micrurus averyi*; c) *Micrurus langsdorffi*; d) *Micrurus filiformis*; e) *Micrurus lemniscatus*; e f) *Micrurus diutius*. Ilustrações: Feitosa, D. T.

Os padrões de desenho e coloração das espécies de *Micrurus* identificadas como modelos de *A. latifrons* são descritos a seguir.

1) Modelo bicolor em mônades de *Micrurus albicinctus* (n= 7): apresenta um padrão de coloração bicolor monadal composto por anéis pretos separados por bandas brancas ao longo do corpo e cauda. Capuz cefálico preto iniciando no frontal, ocupando da 1^a até metade da 4^a supralabial, passando atrás dos olhos nos pós-oculares, até a metade do temporal anterior; escamas supra-cefálicas negras com pontos brancos na parte superior da cabeça sendo, 2 nos pré-frontais e 2 nos supra-oculares; sete supralabiais (3^a-4^a em contato com a órbita), metade anterior da 5^a-7^a supralabiais brancas; temporais manchados de branco; capuz cefálico preto unido ao colar nugal (primeiro anel preto do corpo) pela região posterior dos parietais e pelas primeiras escamas dorsais. Região gular clara, com a escama sinfisial, 4^a-6^a infralabiais e extremidades posteriores dos mentonianos manchadas de preto. Corpo com 67-91 anéis pretos (formados por 3-4 escamas), intercalados em ambos os lados por estreitos anéis brancos (65-93), formados por uma escama, com ápice preto. Cauda com 6-9 anéis pretos e alternados por 10-13 anéis brancos. Anéis pretos da cauda podem apresentar manchas brancas tanto no dorso quanto no ventre, que podem ser pontuais ou estenderem-se em volta da cauda assemelhando-se a anéis. Ventre com manchas negras de tamanho e posições variadas (Figura 3).

O padrão de *M. albicinctus* foi identificado como possível modelo mimético de *A. latifrons* por apresentar coloração notoriamente semelhante ao padrão bicolor em mônades desta espécie (ver descrição cromática no Capítulo 1), que é caracterizado pela presença do capuz cefálico preto e coloração do corpo apresentando de 26 a 50 anéis pretos, intercalados por 25 a 50 anéis brancos e pela presença de 1 a 13 anéis pretos e de 1 a 13 anéis brancos na cauda (Figura 3).

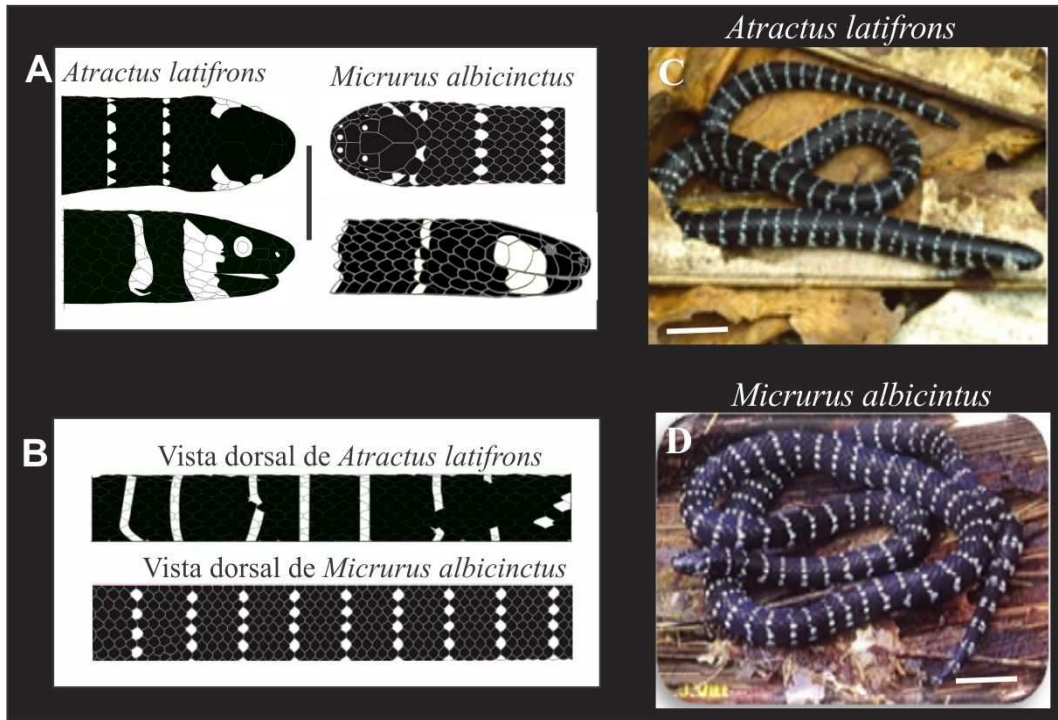


Figura 3. Representação esquemática do padrão bicolor em mônades do mímico *Atractus latifrons* (MPEG 20363) com o modelo *Micrurus albicinctus* (MPEG 20372). A. Padrão de desenho e coloração da região cefálica; B. Padrão de desenho e coloração da região dorsal no meio do corpo. C. Colorido em vida de *Atractus latifrons*; D. Colorido em vida de *Micrurus albicinctus*. Escala: 5 mm. Fotos: Vitt, L.

2) Modelo tricolor em mônades *Micrurus averyi* ($n= 19$): apresenta padrão de coloração tricolor monadal, com capuz cefálico preto ocupando quase todas as escamas cefálicas, iniciando no rostral, ocupando 2^a-7^a supralabiais, pós-oculares, nasais, pré-frontais, frontal, parietais e temporais. Manchas claras na 4^o supralabial e no temporal anterior. Sinfisial preto com os dois pares de mentonianos manchados de branco; temporais com manchas vermelhas; região gular negra com escamas manchadas de vermelho; anel nugal preto ausente; anéis vermelhos iniciando imediatamente após os parietais; anéis pretos simples, margeados por anéis brancos e separados por anéis vermelhos largos no corpo e cauda com anéis pretos e brancos alternados. Corpo formado por 8 a 13 anéis negros (formados por 3-4 escamas), margeados por anéis brancos estreitos (1/2-1

escama com ápice preto), seguidos por 7 a 12 anéis vermelhos largos (formados por 6-20 escamas), com ápice e até 2/3 da escama negra. Cauda com 4 a 9 anéis pretos alternados por 1 a 12 anéis brancos. Anéis vermelhos ausentes na cauda. Anéis dorsais e ventrais completos (Figura 4).

O padrão cromático de *M. averyi* foi identificado como possível modelo mimético de *A. latifrons* por apresentar coloração notoriamente semelhante ao padrão tricolor em mônades desta espécie (ver descrição cromática no Capítulo 1), que é caracterizado pela presença de um capuz cefálico preto e pela coloração do corpo, constituída por anéis vermelhos largos, anéis pretos menores que, por sua vez, são intercalados por anéis brancos mais estreitos (Figura 4).

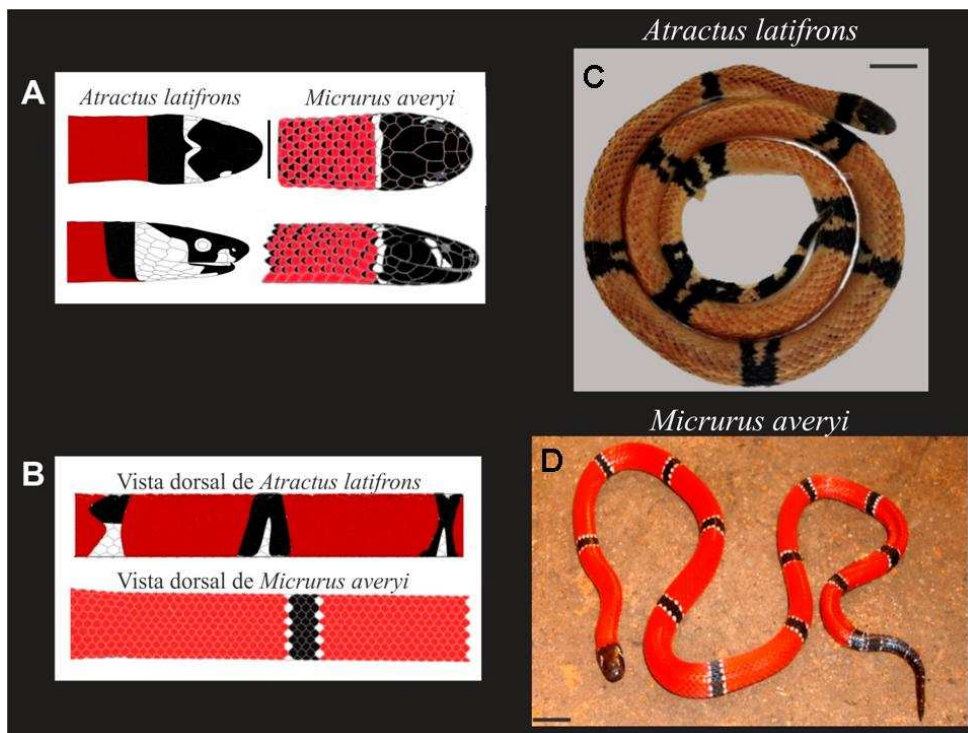


Figura 4. Representação esquemática do padrão tricolor em mônades do mímico *Atractus latifrons* (MPEG 17460) com o modelo *Micrurus averyi* (MPEG 23704). A. Padrão de desenho e coloração da região cefálica; B. Padrão de desenho e coloração da região dorsal. C. Colorido geral dorsal de *Atractus latifrons*; D. Colorido em vida de *Micrurus averyi*. Foto: D - Fraga *et.al.* Escala: 5 mm.

3) Modelo tricolor em mônades *Micrurus langsdorffi* (n= 24): apresenta coloração tricolor em mônades, com padrão de coloração básico composto por um anel preto, seguido por um anel branco e separado por um anel vermelho, apresentando, porém, um policromatismo complexo. Anel preto pode ser completamente ausente, ou ausente somente na região ventral. Apresenta capuz cefálico preto, geralmente iniciando na região posterior das escamas nasais, ocupando região posterior dos pré-frontais, frontal, supra-oculares e parietais, ocupando as extremidades das escamas pós-oculares e temporais; faixa branca ocupando escamas supralabiais e parte dos temporais; capuz cefálico preto, interrompido por um colar cefálico branco, presente logo após os parietais, e seguido por um colar nugal preto (primeiro anel preto do corpo); eventualmente, o colar nugal branco pode estar ausente, possibilitando o contato entre o capuz cefálico e o colar nugal preto pela região posterior dos parietais e pelas primeiras escamas dorsais; sinfisial, escamas infralabiais e mentonianos brancos; 4^a-7^a supralabiais brancas; temporal posterior e parietais manchados de preto; Apresenta de 18 a 47 anéis pretos ao longo do corpo (formados por 3-5 escamas), margeados em ambos os lados por estreitos anéis brancos (1/2 escama, com ápice preto) e 17 a 45 anéis vermelhos (formados por 3-5 escamas, com ápice e até 2/3 da escama negra); cauda com 5 a 11 anéis pretos, alternados por 5 a 11 anéis brancos. Anéis vermelhos ausentes na cauda. Anéis dorsais e ventrais completos (Figura 5).

O padrão de *M. langsdorffi* foi identificado como possível modelo mimético de *A. latifrons* por apresentar coloração notoriamente semelhante ao padrão tricolor em mônades desta espécie (ver descrição cromática no Capítulo 1), que é caracterizado pela presença do capuz cefálico preto e da coloração do corpo formada por arranjos em mônades, compostos por anéis vermelhos e pretos de iguais comprimentos intercalados por estreitos anéis brancos tanto no corpo, quanto na cauda (Figura 5).

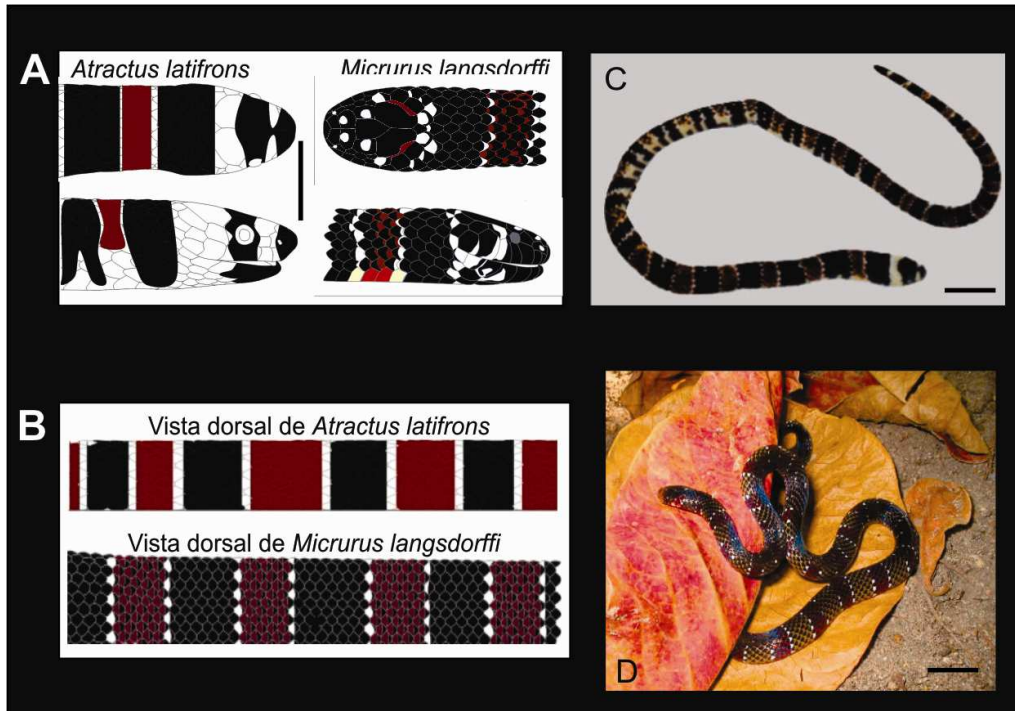


Figura 5. Representação esquemática do padrão tricolor em mônades do mímico *Atractus latifrons* (MPEG 19261) com o modelo *Micrurus langsdorffi*. A. Padrão de desenho e coloração da região cefálica; B. Padrão de desenho e coloração da região dorsal. C. Colorido geral dorsal de *Atractus latifrons*; D. Colorido em vida de *Micrurus langsdorffi*. Foto: Maldonado, J. H. Escala: 5 mm.

4) Modelo tricolor em tríades de *Micrurus filiformis* ($n= 85$): apresenta padrão de coloração tricolor em tríades, com capuz cefálico preto, ocupando rostral, primeiro par de supralabiais, porção anterior do nasal, internasais e porção anterior dos pré-frontais, sendo interrompido por uma faixa clara pré-frontal, que recobre a porção posterior da segunda e a anterior da terceira supralabiais e porção anterior do pré-ocular; capuz cefálico preto continua na metade posterior da terceira supralabial, seguindo para a parte anterior da sexta supralabial, temporal anterior, frontal e porção anterior dos parietais; colar nugal preto ausente; região do parietal com um anel vermelho que contacta a primeira tríade do corpo; sinfisial, primeiro par de mentonianos e 1^a-4^a infralabiais uniformemente pretas; região gular vermelha. Corpo com 35 a 67 anéis pretos (formados por 3 a 7 escamas), margeados em ambos os lados por 23 a 45 anéis brancos

(formados por 2-4 escamas) e 12 a 22 anéis vermelhos (formados por 4-5 escamas); eventualmente as tríades do corpo podem formar tétrades ou pêntades, respectivamente compostas por 4 ou 5 anéis pretos (Figura 6).

O padrão de *M. filiformis* foi identificado como possível modelo mimético de *A. latifrons* por apresentar coloração notoriamente semelhante ao padrão tricolor em tétrades desta espécie (ver descrição cromática no Capítulo 1), que é caracterizado pela presença de um capuz cefálico e de conjuntos de anéis, formando arranjos em tétrades, compostos por quatro anéis pretos, separados por anéis vermelhos e intercalados por anéis brancos no corpo (Figura 6).

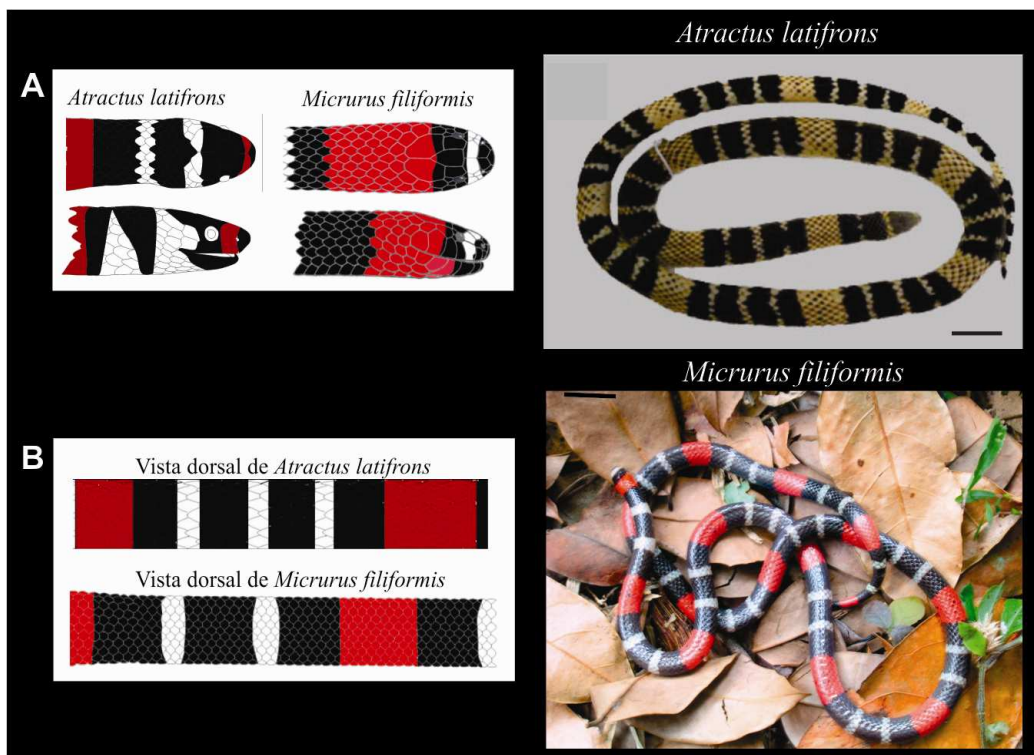


Figura 6. Representação esquemática do padrão tricolor em tétrades do mímico *Atractus latifrons* (MPEG 17548) com o modelo *Micrurus filiformis* (MPEG 23907). A. Padrão de desenho e coloração da região cefálica; B. Padrão de desenho e coloração da região dorsal. C. Colorido geral dorsal de *Atractus latifrons*; D. Colorido em vida de *Micrurus filiformis*. Foto: Maschio, G. F. Escala: 5 mm.

5) Modelo tricolor em tríades de *Micrurus lemniscatus* (n= 325): apresenta padrão de coloração com arranjos em tríades formados pela sequência de anéis pretos, intercalados por anéis brancos e separados por anéis vermelhos mais largos. Focinho invariavelmente preto, que ocupa a primeira supralabial, nasal e ocasionalmente inclui parte dos internasais e frontal. Faixa clara pré-frontal que recobre os internasais e 2-3 supralabiais (alguns espécimes podem apresentar internasais pretas) e eventualmente recobre também parte do frontal.. Capuz cefálico preto recobre 4^a-6^a supralabiais, pós-oculares, temporal anterior, frontal e metade dos parietais, seguida por uma larga faixa vermelha na região parietal que se une à primeira tríade do corpo. Região gular vermelha com poucas escamas pretas ou toda a parte anterior da cabeça preta, incluindo 1^a-5^a infralabiais. Geralmente, apresentam corpo com 8 a 15 ½ tríades completas (machos 9-12; fêmeas 8-11) e cauda com 1 + ½-2 tríades em ambos os sexos (Figura 7).

O padrão de *M. lemniscatus* foi identificado como possível modelo mimético de *A. latifrons* por apresentar coloração semelhante ao padrão tricolor em tríades desta espécie (ver descrição cromática no Capítulo 1), que é caracterizado pela presença do capuz cefálico preto e pela coloração do corpo formada por arranjos em tríades, compostos de anéis pretos, separados por anéis vermelhos e intercalados por anéis brancos mais estreitos (Figura 7).

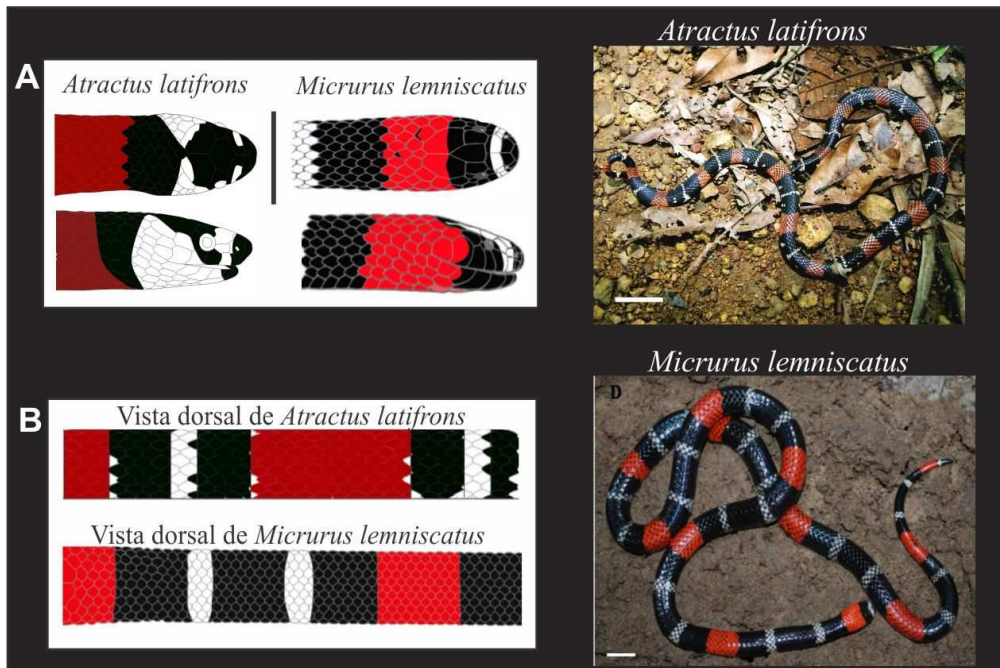


Figura 7. Representação esquemática do padrão tricolor em díades do mímico *Atractus latifrons* (MZUSP 6594) com o modelo *Micrurus lemniscatus* (MPEG 23164). A. Padrão de desenho e coloração da região cefálica; B. Padrão de desenho e coloração da região dorsal; C. Colorido em vida de *Atractus latifrons*; Foto: Albuquerque, S.; D. Colorido em vida de *Micrurus lemniscatus*. Foto: Dourado, A. Escala: 5 mm.

6) Modelo tricolor em tríades de *Micrurus diutius* ($n= 109$): apresenta padrão tricolor em tríades, com arranjos em tríades no corpo e na cauda, formados por anéis pretos intercalados por anéis brancos e separados por anéis vermelhos. Focinho preto incluindo rostral, parte anterior do nasal e internasais; faixa frontal clara, que recobre parte posterior dos internasais, 1^a-3^a supralabiais, pré-frontais e parte do frontal; Capuz cefálico preto recobre 4^a -6^a supralabiais, pós-oculares, região posterior do frontal, temporal anterior e parietais, seguida por uma larga faixa vermelha que se aproxima da primeira tríade do corpo; região gular vermelha, com 1^a -4^a infralabiais pretas (Figura 8).

O padrão de *M. diutius* foi identificado como possível modelo mimético de *A. latifrons* por apresentar coloração semelhante ao padrão tricolor em díades desta espécie

(ver descrição cromática no Capítulo 1), que é caracterizado pela presença do capuz cefálico preto e da coloração do corpo formada por arranjos em díades, compostos por dois anéis pretos, separados por anéis vermelhos e intercalados por anéis brancos mais estreitos (Figura 8).

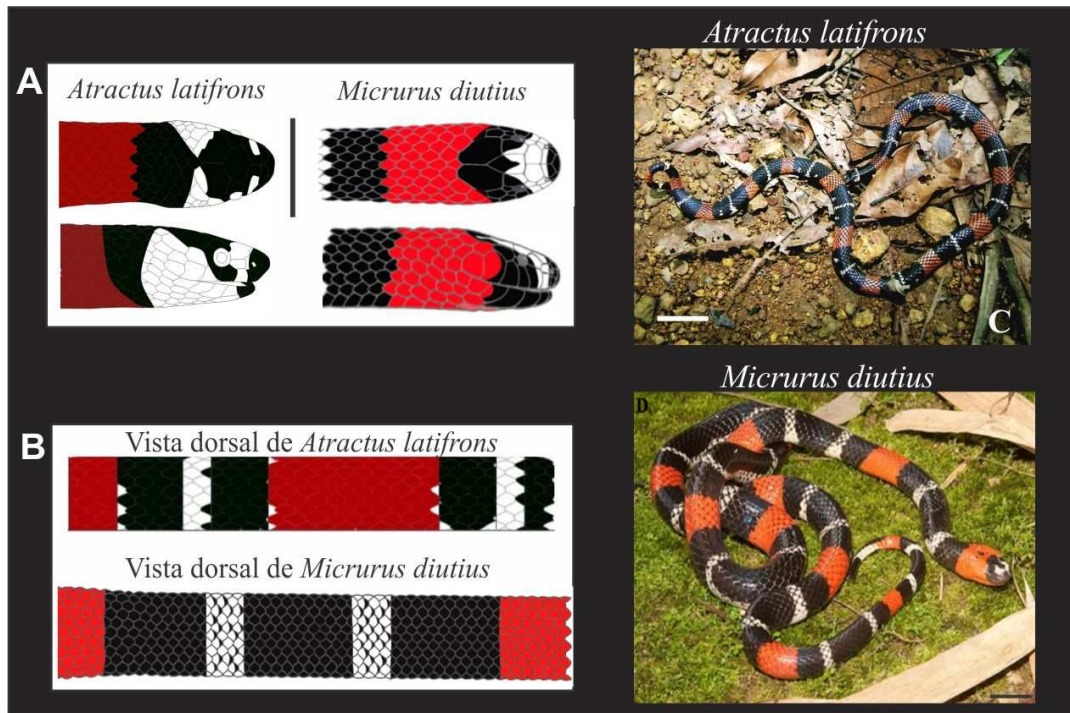


Figura 8. Representação esquemática do padrão tricolor em díades do mímico *Atractus latifrons* (n° MZUSP 6594) com o modelo *Micrurus diutius* (MPEG 20787). A. Padrão de desenho e coloração da região cefálica; B. Padrão de desenho e coloração da região dorsal. C. Colorido em vida de *Atractus latifrons*; Foto: Albuquerque, S.; D. Colorido em vida de *Micrurus diutius*. Foto: Hili, P. Escala: 5 mm.

A seguir são apresentadas e discutidas as relações de co-ocorrência entre os quatro padrões cromáticos de *A. latifrons* e seus respectivos modelos miméticos.

Padrão bicolor em mônades de *A. latifrons*: Com base nas informações obtidas através da literatura e do material analisado, observou-se que o padrão bicolor em mônades de *A. latifrons* e *M. albicinctus* está presente no Brasil, ocorrendo

especificamente nos Estados de Rondônia e Amazonas (Cunha e Nascimento, 1991; Silva, 1993; Roze, 1996; Feitosa, 2006) (Figura 9).

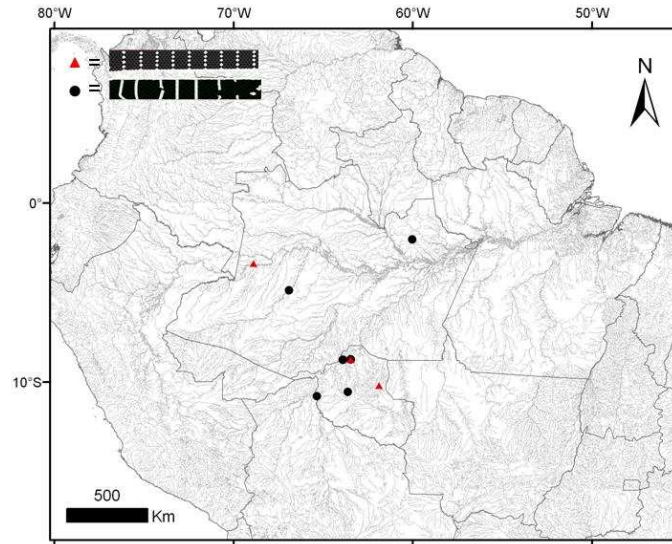


Figura 9. Distribuição do padrão bicolor em mônades de *Atractus latifrons* (círculo preto) e *Micrurus albicinctus* (triângulo vermelho).

O teste de co-ocorrência mostrou que a distribuição do padrão cromático bicolor em mônades de *A. latifrons* e *M. albicinctus* está aleatoriamente estruturada na área analisada, pois o índice de co-ocorrência ($p= 0,15$) indicou um resultado igual ao esperado pelo acaso. Estes resultados não corroboram a existência de uma relação mimética entre estas espécies, conforme sugerido por Savage e Slowinski (1992) e Martins e Oliveira (1993).

Padrão tricolor em mônades de *A. latifrons*: Com base na literatura e no material analisado, verificou-se que o padrão tricolor em mônades de *A. latifrons* e das espécies *M. averyi* e *M. langsdorffi* apresenta distribuição simpátrica em parte da Amazônia colombiana, na Amazônia peruana e na Amazônia brasileira, especificamente nos

Estados do Amazonas e Roraima (Figura 10) (Soini, 1974; Dixon e Soini, 1977; Campbell e Lamar; 1989; Roze, 1996; Feitosa, 2006).

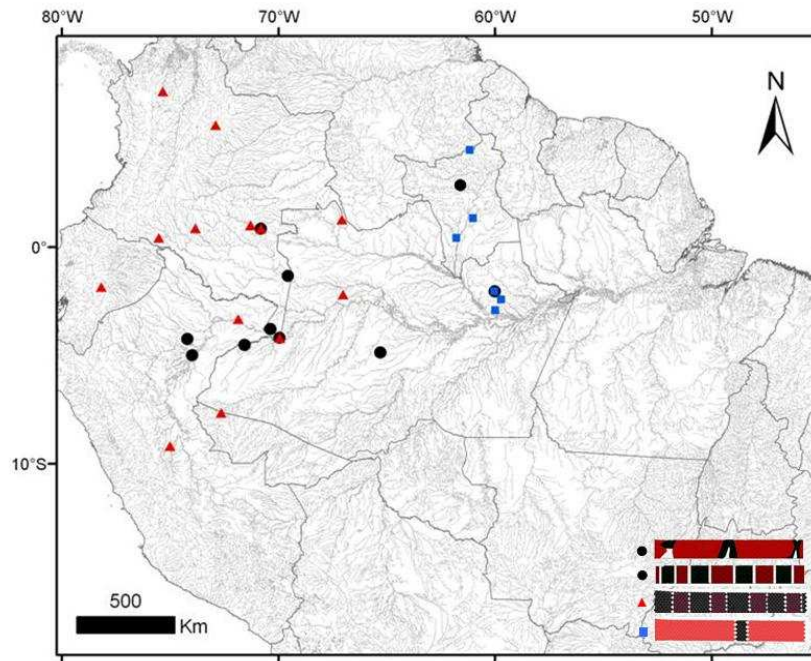


Figura 10. Distribuição do padrão tricolor em mônades de *A. latifrons* (círculo preto) com *Micrurus averyi* (quadrado azul) e *M. langsdorffi* (triângulo vermelho) com os mesmos padrões.

O teste de co-ocorrência mostrou que a distribuição do padrão cromático tricolor em mônades de *A. latifrons* e das espécies *M. averyi* e *M. langsdorffi* está aleatoriamente estruturada na área estudada, pois o índice de co-ocorrência ($p= 1,00$) indicou um resultado igual ao esperado pelo acaso. Estes resultados não corroboram a relação mimética entre estas espécies, conforme sugerido anteriormente por Savage e Slowinski (1992), Martins e Oliveira (1993) Silva (1993) e Silva (2004).

Padrão tricolor em díades de *A. latifrons*: Com base na literatura e no material analisado, verificou-se que o padrão tricolor em díades de *A. latifrons* e o padrão tricolor em tríades de *M. lemniscatus* e *M. diutius* ocorrem ao longo de toda sua

distribuição na Amazônia brasileira, especificamente nos estados do Amazonas e Pará (Figura 11) (Pires, 2011).

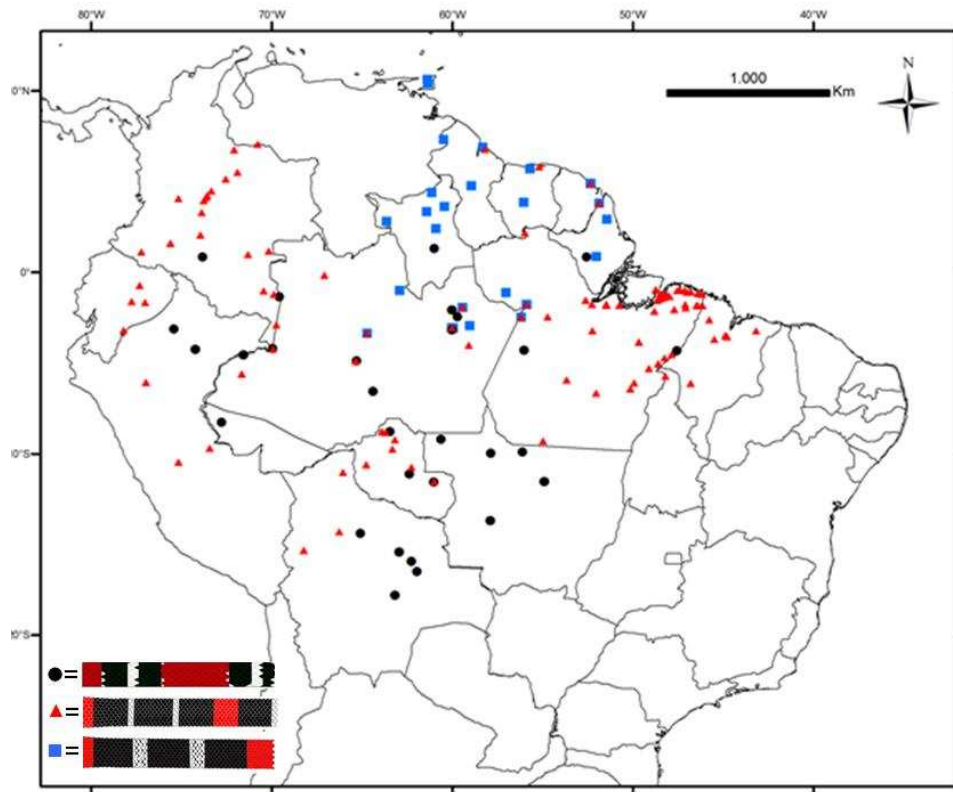


Figura 11. Distribuição do padrão tricolor em díades de *A. latifrons* (círculos pretos) e o padrão tricolor em tríades de *M. lemniscatus* (triângulos vermelhos), *M. diutius* (quadrados azuis).

O teste de co-ocorrência mostrou que a distribuição do padrão cromático tricolor em díades de *A. latifrons* e o padrão tricolor em tríades de *M. lemniscatus* e *M. diutius* não está estruturada ao acaso, ou seja, estes padrões cromáticos não estão distribuídos aleatoriamente, pois o índice de co-ocorrência ($p= 0,04$) indicou um resultado menor do que o esperado pelo acaso. Estes resultados sugerem que a presença de espécimes de *A. latifrons* com padrão cromático tricolor em díades está associada às espécies *M. lemniscatus* e *M. diutius* com padrão tricolor em tríades. Desta forma, a relação

mimética entre estas espécies foi corroborada na área analisada, conforme sugerido por Cunha e Nascimento (1983), Savage e Slowinski (1992), Silva (1993) e Silva (2004).

Padrão tricolor em tétrades de *A. latifrons*: De acordo com os dados da literatura e do material analisado, verificou-se que o padrão tricolor em tétrades de *A. latifrons* e o padrão tricolor em tríades de *M. filiformis* apresentam uma distribuição congruente no Estado do Amazonas, ocorrendo especificamente em Presidente Figueiredo (Figura 12) (Roze, 1967, 1996; Gasc e Rodrigues, 1980; Abuys, 1987; Starace, 1987; Campbell e Lamar, 1989; Bartlett e Bartlett, 2003; Harvey *et al.*, 2003).

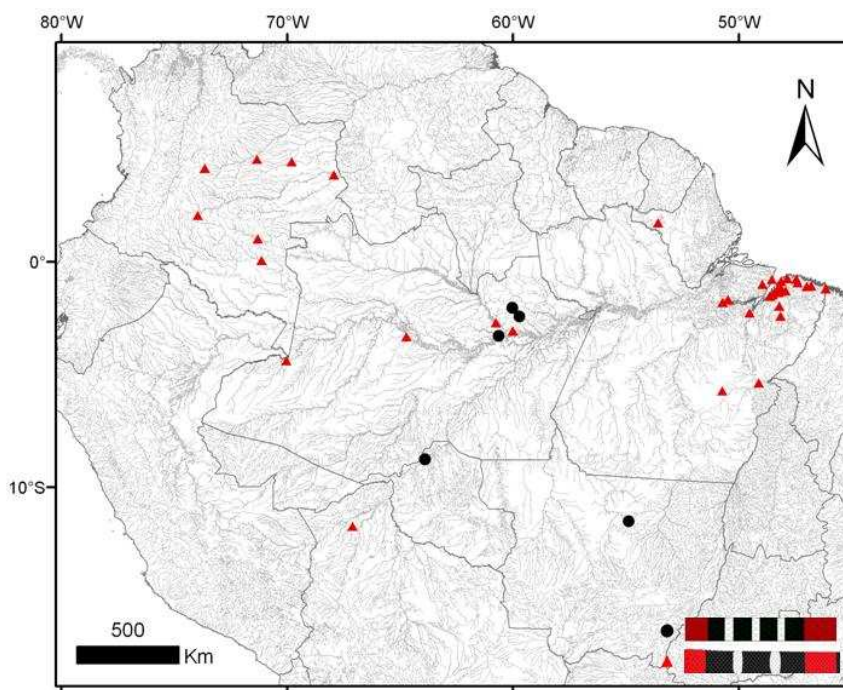


Figura 12. Distribuição do padrão tricolor em tétrades de *Atractus latifrons* (círculo preto) e *Micrurus filiformis* (triângulo vermelho).

O teste de co-ocorrência mostrou que a distribuição do padrão cromático tricolor em mônades de *A. latifrons* e das espécies *M. filiformis* está aleatoriamente estruturada,

ou seja, ao acaso, pois, o índice de co-ocorrência ($p= 1,00$) indicou um resultado igual do que o esperado pelo acaso. Este resultado não corrobora uma eventual associação mimética entre estas espécies, conforme havia sido sugerido por Cunha e Nascimento (1983) e Silva (2004).

DISCUSSÃO

Geralmente, as relações que envolvem o mimetismo batesiano observadas na natureza são formadas por uma espécie de falsa-coral e uma espécie de coral verdadeira (Bates, 1862), como a relação descrita entre a falsa-coral, *Lampropeltis triangulum elapsoides* e a coral verdadeira, *Micrurus fulvius* (Harper e Pfennig, 2007; Pfennig e Mullen, 2010).

O policromatismo de mímicos que apresentam grande área de simpatria com seus modelos é um evento considerado comum (Harper e Pfennig, 2007), embora sejam raros os relatos de casos observados na natureza onde uma espécie polimórfica de falsa-coral mimetiza várias espécies de corais verdadeiras. Dentre estes raros casos, Marques e Puerto (1991), relataram a relação mimética entre a falsa-coral *Erythrolamprus aesculapii*, aparentemente com formas distintas para o Cerrado e a Mata Atlântica, distribuídas, respectivamente, no Centro-oeste e Sul do Brasil, com as espécies de corais verdadeiras *Micrurus frontalis*, *M. coralinus* e *M. lemniscatus*, nestas regiões.

Assim como *Erythrolamprus aesculapii*, o polimorfismo de *A. latifrons* (ver Capítulo 1) revela padrões cromaticamente semelhantes a diferentes espécies de corais verdadeiras como relatado anteriormente por Cunha e Nascimento (1983), Savage e Slowinski (1992), Martins e Oliveira (1993, 1999), Silva, (1993) e Silva (2004). Estas supostas relações miméticas de *A. latifrons*, foram testadas neste trabalho e apenas a

relação entre o padrão tricolor em díades do mímico e o padrão tricolor em tríades dos modelos *M. lemniscatus* e *M. diutius* foi positiva para as localidades analisadas.

O baixo número de espécimes analisados com os demais padrões cromáticos de *A. latifrons* especialmente os mais chamativos, como é o caso dos padrões bicolor em mônades, tricolor em mônades e tricolor em tétrades, pode ter influenciado nos resultados obtidos, o que impossibilita tomar qualquer decisão, neste momento, sobre as demais relações miméticas analisadas. Outro teste possível para os potenciais complexos miméticos envolvendo *A. latifrons* e os seus modelos seja testado seriam estudos experimentais realizados em campo, como os realizados por Harper e Pfennig (2007) e Kikushi e Pfennig (2009) para a falsa-coral *Lampropeltis triangulum elapsoides* e a coral verdadeira *Micrurus fulvius*.

Em função da ausência do padrão tricolor em tríades entre os exemplares de *A. latifrons* analisados, não foi possível confirmar a relação mimética com *M. hemprichii ortonii*, conforme sugerido por Silva (2004).

A presença de todos os padrões cromáticos de *A. latifrons* no Município de Presidente Figueiredo, Estado do Amazonas, descarta uma associação positiva entre as características ambientais e o surgimento do policromatismo na espécie (ver Capítulo 1: mapa de frequência dos padrões e discussão). Por outro lado, a simpatria dos diferentes padrões cromáticos das espécies de corais verdadeiras ao longo da distribuição geográfica de *A. latifrons*, parece ser o fator mais aceitável para explicar seu polimorfismo. Em vários estudos sobre a evolução da diversidade de cores aposemáticas e miméticas foi constatado que a co-ocorrência de mímicos e modelos, de fato influencia no surgimento de polimorfismos intra-específicos (Marques e Puerto, 1991; Mallet e Joron, 1999) (ver discussão no capítulo 1).

A ocorrência de mais de um padrão cromático de *A. latifrons* em uma mesma localidade e a ausência de diferenças significativas na morfologia hemipeniana da espécie (ver Capítulo 1: variação hemipeniana) são fatores que podem contribuir para cruzamentos intra-específicos de indivíduos com diferentes padrões de coloração. Desta forma, talvez as variações ou anomalias cromáticas observadas em alguns indivíduos de *A. latifrons* possam ser explicadas como resultados desses possíveis cruzamentos.

Apesar de predadores com visão refinada conseguirem distinguir diferentes espécies de serpentes com padrões coralinos, através da disposição dos anéis ao longo do corpo (Smith, 1975, 1977; Joron, 2003), a simpatria de mímicos e modelos pode oferecer maior proteção contra predação para os mímicos (Greene e McDiarmid, 1981; Getty, 1985; Pough, 1988; Brodie III e Janzen, 1995; Caley e Schluter, 2003; Pfennig e Mullen, 2010), mesmo que estes não representem perfeitamente seus modelos, como foi observado na co-ocorrência de *A. latifrons* e as espécies *M. lemniscatus* e *M. diutius*.

Segundo Pfennig *et al.* (2007) espera-se que a proteção conferida ao mímico batesiano diminua em áreas onde o seu modelo está ausente. Sendo assim, apesar de mímicos imitarem a coloração aposemática de seus modelos (revisto em Endler, 1991; Ruxton *et al.*, 2004), a predação sobre eles em regiões onde seus modelos estão ausentes ou são raros pode ser especialmente mais intensa (Wallace, 1870; Waldbauer e Sternburg, 1987; Pfennig *et al.*, 2001). A baixa frequência dos padrões cromáticos bicolor em mônades, tricolor em mônades e tricolor em tétrades de *A. latifrons* entre o material estudado pode de fato refletir sua raridade na natureza, assim como seus respectivos modelos, ao longo da distribuição analisada. Desta forma, independente do tamanho da amostra, essas relações miméticas de fato possam não ser confirmadas com estudos adicionais.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos curadores das seguintes coleções, pelo empréstimo do material: Zoologische Staatssammlung München (ZSM); Zoologische Museum Hamburg (ZMH); Senckenberg Museum Frankfurt (SMF); Zoologisches Museum zu Berlin (ZMB); Naturhistorisches Museum Wien (NHMW); Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN); Museo de Ciencias Naturales de La Plata (MCNLP); Museo Noel Kempff Mercado (MNKR); Centro de Estudos e Pesquisas Biológicas da Pontifícia Universidade Católica de Goiás (CEPB); Fundação Medicina Tropical (FMT); Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA); Instituto Butantan de São Paulo (IBSP); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG); Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT); Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ); Instituto Alexander von Humboldt (IAvH); Museo de la Universidad La Salle (MLS); Universidad Nacional de Colômbia (ICN); Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca (MHNUC); British Museum of Natural History (BMNH); Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos (MHNSM); Naturhistoriska Riksmuseet (NRM). Ao apoio financeiro fornecido para A. Prudente pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq: processo 307999/2008-4 e PROTAX 562171/2010-0). Ao apoio financeiro fornecido para P. Almeida pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - processo PROTAX 562171/2010-0). Agradeço à Adriano Oliveira e Marcélia Basto pelos mapas apresentados.

REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

- Abuys, A. 1987. The snakes of the Surinam, part XVIII: Family Elapidae, Subfamily Micrurinae (Genera -*Leptomicrurus*, *Micrurus*). Litteratura Serpenticum, Holanda, 7, 4: 221-242.
- Amaral, A. 1925. South American Snakes in the collection of the United States National Museum. Proceedings of United States Natural Museum. 67, 24: 1-30.
- Bartlett, R. D. e Bartlett, P. 2003. Reptiles and Amphibians of the Amazon. University Press of Florida. 255-264.
- Bates, H. W. 1862. Contributions to an insect fauna Amazon valley: Leptoptera: Heliconidae. Transactions of the Linnean Society of London, 23, 495-566.
- Bernarde, P. S. e Abe, A. S. 2006. A Snake Community at Espigão D'Oeste, Rondônia, Southwestern Amazon, Brazil. South American Journal of Herpetology, 1, 2:102-113.
- Brodie, E. D. e Moore, A. J. 1995. Experimental studies of coral snakes mimicry: Do snakes mimic millipedes? Animal Behaviour, 49, 534-536.
- Brodie, E. D. III e Janzen, F. J. 1995. Experimental studies of coral snakes mimicry: Generalized avoidance of ringed snake patterns by free-ranging avian predators. Functional Ecology, 9, 186-190.
- Caley, M. J. e Schluter, D. 2003. Predators favour mimicry in a tropical reef fish. Proc. R. Soc. B 270, 667-672.
- Campbell, J. A. e Lamar, W. W. 1989. The Venomous Reptiles of Latin America. Cornell Univ. Press, Ithaca. 1-425.
- Cunha, O. R. e Nascimento, F. P. 1983. Ofídios da Amazônia XX - As espécies de *Atractus* Wagler, 1828, na Amazônia Oriental e Maranhão. (Ophidia, Colubridae). Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Nova Série Zoologia, 123, 1-40.
- Cunha, O. R. e Nascimento, F. P. 1991. Ofídio da Amazônia XXII. Revalidação de *Micrurus albicinctus* Amaral, de Rondônia, e sobre a validade de *Micrurus waehnerorum* Meise, do Amazonas (Ophidia: Elapidae). Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia, Belém, 7, 1: 43-53.
- Dixon, J. R. e Soini, P. 1977. The Reptiles of the upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. II – Crocodylians, turtles and snakes. Contributions in Biology and Geology – Milwaukee Public Museum Press. Milwaukee, 1-91.
- Endler J. A. 1991. Interactions between predators and prey. In: Krebs JR, Davies NB (eds) Behavioural ecology. An evolutionary approach, 3rd edn. Blackwell, London, 169-196.
- Feitosa. D. T. 2006. Morfologia Hemipeniana de 11 espécies do gênero *Micrurus* Wagler, 1824 na Amazônia brasileira, com redescritção de *Micrurus filiformis* (Günther, 1859) e *Micrurus paraensis* Cunha & Nascimento 1973 (Serpentes, Elapidae). Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós Graduação Zoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará, Belém.

- França, F. G. R. 2008. O mimetismo das serpentes corais em ambientes campestres, savânicos e florestais da América do Sul. Tese de Doutorado em Ecologia-Instituto de Ciências biológicas da Universidade de Brasília. 1-153.
- Gasc, J. P. e Rodrigues, M. T. 1980. Une nouvelle spèce du genre *Atractus* (Colubridae, Serpentes) de la Guyane Française. Bull. Mus. Nat. Hist. Paris, v. 1. n. 2. p. 547-557.
- Getty, T. 1985. Discriminability and the sigmoid functional response: how optimal foragers could stabilize model–mimic complexes. Am. Nat. 125, 239–256.
- Gotelli, N. J. e Entsminger, G. L. 2004. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>, Jericho, VT 05465.
- Greene, H. W. e McDiarmid, R. W. 1981. Coral Snake Mimicry: does it occur? Science, 213, 4513, 1207-1212.
- Grobman, A. 1978. An alternative solution to the coral snake mimic problem (Reptilia, Serpentes, Elapidae). Journal of Herpetology, 12, 1, 1-11.
- Harper, G. R. Jr. e Pfennig, D. W. 2007. Mimicry on the edge: why the mimics vary in resemblance to their model in different parts of their geographical range? Proceedings of the Royal Society B, 274: 1955-1961.
- Harvey, B. H.; Aparicio, E. J. e Gonzalez, L. 2003. Revision of the venomous snakes of Bolivia: Part 1. The Coral Snakes (Elapidae: *Micrurus*). Annals of the Carnegie Museum, Pittsburgh, 72, 1: 1-52.
- Huheey, J. E. 1964. Studies of warning coloration and mimicry. IV. A mathematical model of model–mimic frequencies. Ecology 45, 185–188.
- Joron, M. 2003. Mimicry. In Encyclopedia of insects (ed. R. T. Cardé & V. H. Resh), pp. 714–726. New York: Academic Press.
- Kikuchi, D. W. e Pfennig, D. W. 2009. High model abundance may permit the gradual evolution of the Batesian mimicry: an experimental test. *Proceedings of the Royal Society B*, Published online 1-8.
- Marques, O. A. V. e Puerto, G. 1991. Padrões cromáticos, distribuição e possível mimetismo em *Erythrolamprus aesculapii* (Serpentes: Colubridae). Memórias do Instituto Butantan, 53, 1, 127-134.
- Martins, M. e Oliveira, M. E. 1993. The snakes of the genus *Atractus* Wagler (Reptilia: Squamata: Colubridae) from the Manaus region, central Amazonia, Brazil. Zoologische Mededelingen, 67, 1-26, 21-40.
- Martins, M. e Oliveira, M. E. 1999. Natural History of Snakes in Forest in the Manaus Region, Central Amazonia, Brazil. Herpetological Natural History, 6, 2: 78-150.
- Oaten, A., Pearce, C. E. M. e Smyth, M. E. B. 1975 Batesian mimicry and signal detection theory. Bull. Math. Biol. 37, 367–387.

- Pfennig, D. W., Harcombe, W. R. e Pfennig, K. S. 2001. Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature*, 410, 6826, 323.
- Pfennig, D. W., George Jr., R. H., Brumo, A. F., Harcombe, W. R. e Pfennig, K. S. 2007. Population differences in predation on Batesian mimics in allopatry with their model: selection against mimic is strongest when day are common. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 61, 505-511.
- Pfennig, D. W. e Mullen, S. P. 2010. Mimics without models: causes and consequences of allopatry in Batesian mimicry complexes. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 2577-2585.
- Pires, M. G. 2011. Revisão taxonômica do complexo *Micrurus lemniscatus* (Linnaeus, 1758) (Serpentes: Elapidae). Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. 10 + 269 f. + 32 anexos.
- Pough, F. H. 1988. Mimicry of vertebrates: are the rules different? In *Mimicry and the Evolutionary Process* (Brower, L. P., ed.), 67-102.
- Prudente, A. L. C., Maschio, G. F, Santos-Costa, M. C., Feitosa, D. T. 2010. Serpentes da Bacia Petrolífera de Urucu, município de Coari, Amazonas, Brasil. *Acta Amazônica*, 40, 2: 381-386.
- Rettenmeyer, C. 1970. Insect mimicry. *Annual Review of Entomology*, 15: 43-74.
- Roze, J. A. 1967. A Check list of the New World Venomous, coral snakes (Elapidae), with description of new forms. *American Museum Novitates*, 2287:1-70.
- Roze, J. A. 1996. Coral snakes of America: Biology, Identification, and Venoms. Krieger Publishing Company, 1-328.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N. e Speed, M. P. 2004. *Avoiding Attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford University Press, 249.
- Savage, J. M. e Slowinski, J. B. 1990. A simple and consistent terminology for the basic color patterns of the coral snakes and their mimics. *Herpetological Journal*, 1: 530-532.
- Savage, J. M. e Slowinski, J. B. 1992. The colouration of the venomous coral snakes (Family Elapidae) and their mimics (families Aniliidae and Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 45: 235-254.
- Savage, J. M. e Slowinski, J. B. 1996. Evolution of coloration, urotomy and coral snake mimicry in the snake genus *Scaphiodontophis* (Serpentes: Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 57, 129-194.
- Silva Jr., N. J. 1993. The snakes from Samuel Hydroelectric Power plant and vicinity, Rondônia, Brazil. *Herpetological Natural History*, 1, 1: 37-86.
- Silva Jr., N. J. e Sites Jr., J. W. 1995. Patterns of diversity of Neotropical Squamate reptiles species with emphasis on the Brazilian Amazon and the conservation potential of indigenous reserves. *Conservation Biology*. Volume 9, 4: 873-901.
- Silva, J. J. H. 2004. Las Serpientes del Género *Atractus* Wagler, 1828 (Colubridae, Xenodontinae) en la Amazonia Colombiana. *Revista Academica Colombiana de Ciencias*, XXVIII, 108: 409-446.

- Smith, S. M. 1975. Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science*, 187, 759–760.
- Smith, S. M. 1977. Coral-snake pattern recognition and stimulus generalization by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature*, 265, 535–536.
- Soini, P. 1974. Polychromatism in a population of *Micrurus langsdorffi*. *Journal of Herpetology*, 8, 3: 265-267.
- Starace, F. 1987. Guide des Serpents et amphisbènes de Guyane Française. IBIS Rouge Editions. Guadeloupe, Guyana, 1-449.
- Stone, L. e Roberts, A. 1990. The checkboard score and species distribution. *Oecologia*, 85: 74-79.
- Torre-Loranza, M. A., León, G. A. e Luna, M. A. L. 2006. Coralillos verdaderos (Serpentes: Elapidae) y coralillos falsos (Serpentes: Colubridae) de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 22: 3: 1-13.
- Zimmeman, B. L. e Rodrigues, M. T. 1990. Frogs, Snakes, and Lizards of the INPA/WWF reserves near Manaus, Brazil. p426-454. In: GENTRY, A.H. (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*, New Haven, Connecticut: Yale University Press.
- Waldbauer G. P, Sternburg J. G. 1987. Experimental field demonstration that two aposematic butterfly color patterns do not confer protection against birds in Northern Michigan. *Am Midl Nat*, 118:145–152
- Wallace A. R. 1870. *Contributions to the theory of natural selection*. Macmillan, London

Anexo 1

Espécimes examinados de *Atractus latifrons*

Os países estão identificados com letras maiúsculas e em negrito, os estados apenas em letra maiúscula, municípios em itálico e localidades em texto simples. Espécimes examinados para os quais o hemipênis foi totalmente evertido estão assinalados com um asterisco.

Atractus latifrons (n= 150): **BOLÍVIA:** BENI: *Ovillas del Rio San Martin*: Rio Blanco y Negro: (MNKR 595). SANTA CRUZ: *Guarayos*: Urubichá: (MNKR 3436–39), Rio San Martin: (MNKR 505); *Nuflo de Chávez*: Oquinquia: Rio San Martin: (MNKR 1021); *Velasco*: Cruce Moira: Piso Firme: (MNKR 520), Serrania Huauchaca: (MNKR 218). **BRASIL:** sem localidade específica: (IBSP 20315, MZUSP 3156, 5387, 15580). ACRE: *Porto Walter*: (MZUSP 7353); AMAZONAS: sem localidade específica: (FMT 851, 943, 946, 1123, 1249, 1339, 1341, 1876, 2114, 2162, 2309, 2922); *Benjamin Constant*: (MNRJ 729–32*, 1289, 1517–20, 1522); *Estirão do Equador*: (MPEG 161); *Canutama*: Projeto GEOMA: (INPA 23367); *Presidente Figueiredo*: Balbina Plant Hydroelectric: (MPEG 17395, 17459–60, 17499*, 17506, 17531, 17548*, 17556–58, 17562, 17564*, UFC 1367); *Porto Urucu*: (MPEG 19261); *Serrinha*: Rio Jurupá: (MZUSP 6594); Rio Purus: (MNRJ 633); *Carauari*: Comunidade Nova Esperança: (INPA 14043); *Manaus*: Reserva INPA-WWF: (MNRJ 726–28, MZUSP 8658, 8462, 9500); *Mundurucu*: Rio Manacapuru: (ZMB 30547 holótipo de *Elaps hertae*); BR-174 road: Km 80: (MZUSP 8428), KM 15: (MZUSP 7835). PARÁ: *Belém*: (MPEG 256); *Dom Eliseu*: (MPEG 10820); *Marabá*: (MPEG 17039); *Monte Dourado*: (MPEG 17745). RONDÔNIA: *Campo Novo*: Alto Rio Candeias: (MZUSP 5927); *Nova Brasília*: (MZUSP 8519); *Porto Velho*: Usina Hidrelétrica de Samuel: (IBSP 40875*, 52654*, MPEG 17831, 17837*, 17842, 17901–02, 17904, 17920–21, 17959, 17979, 17990, 18008, 18140, CHUFC 1430–32*, CEPB 1703–06, 1708–09, 3077, 3319), Usina Hidrelétrica de Jirau: (MPEG 23962–64); *Espigão do Oeste*: (MPEG 21059, 21060*, 21061); Parque Estadual Guajará Mirim: (MPEG 20363); Ribeirão Riachuelo: Afluente Ji-Paraná: (MZUSP 5918). MATO GROSSO: *Alta Floresta*: (MZUSP 10483); *Aripuanã*: (MZUSP 11127); *Campos Novos dos Parecis*: (UFMT 4571, 4572, 4579,

7522); *Cláudia*: (UFMT 3693, 94*-98*, 99, 3700-06); *Nova Bandeirantes*: (UFMT 1750); RORAIMA: PARNA Viruá: (INPA 25707); Sem localidade específica: (ZMB 47765). **COLÔMBIA**: AMAZONAS: *La Pedrera*: (MLS 210); Rio Caqueta: (IAvH 1483); *Letícia*: Los Lagos: (MPEG 18203-05); *Mirití-Paraná*: (MZUSP 6115); *Puerto Nariño*: (MLS 1319-21); Rio Icara-Paraná: (IAvH 945). CAQUETA: *Caparú*: (ICN 8163). VAUPÉS: *Chiribiquete*: Parque Natural Nacional Cueva de los Guacharos: Corregimiento Miraflores: (IAvH 12, 4264). **PERU**: LORETO: *Pebas*: (BMNH 1946.1.6.52 holótipo, MNRJ 2977, 2979, 2981); *Maynas*: (MHNSM 2250, 2292, 2590, 2616); *Urarinas*: (MHNSM 27441); *Tromperos*: (MHNSM 27396); *Requema*: (MHNSM 2884).

Material Comparativo:

Atractus badius ($n=4$) — **GUIANA FRANCESA**: sem localidade: (MZUSP 4 exemplares s/ número de coleção).

Atractus charitoae ($n=1$) — **COLÔMBIA**: VAUPÉS: *Taraira*: (ICN 10095 holótipo de *A. charitoae*).

Atractus elaps ($n=89$) — **BRASIL**: sem localidade: (ZMH-R 4421 holótipo de *Rabdosoma brevifrenum*, IBSP 20314); AMAZONAS: *Borba*: (MNRJ 1523). **COLÔMBIA**: sem localidade: (MLS 182); AMAZONAS: *Parque Natural Nacional Amacayacu*: (IAvH 3211); BOYACÁ: *Macanal*: (MLS 2637); CAQUETÁ: sem localidade: (MLS 183), *Florencia*: (MLS 185, 187, 195, 197, 1316-18, 1322-23, 1326-27, 1739, 2730, 2733-39), CAUCA: *Puerto Bello*: (ICN 8240), *Santa Rosa*: El Carmen: (IAvH 4410); CUNDINAMARCA: *Guaicarano*: (IBSP 5314 holótipo de *A. elaps tetrazonus*), Paratebueno: (MLS 188), *Medina*: (MLS 192), *Sasaima*: (MLS 2527); META: *Acacias*: (MLS 191), *Cubarral*: (ICN 7266), *Piñalito*: (ICN 7099), *San Juan de Arama*: (IAvH 929), *Villaviciencio*: (ICN 8313, MLS 179, 189, 193, 196, 266, 1396, 2054-55). Rio Ocoa, sul de *Villaviciencio*: (MLS 190); PUTUMAYO: sem localidade: (MLS 180). **EQUADOR**: leste do Equador: (EPN 6892, EPN s/ número); NAPO: *Alto Rio Napo*: (EPN 6856, 8686), *Archidona*: (QCAZ 2101); *Río Huataracu*: (EPN 8687); ORELLANA: *Balsayacu*: Parque Sumaco: (QCAZ 6502), *Fuerte*: (EPN 7324); *Loreto*:

El Tená: (EPN 8688), *Parque Nacional Yasuní*: (EPN 2536, QCAZ 3249, 3959), *Río Coca*: (QCAZ 440); PASTAZA: *Mera*: (EPN 1175), *Montalvo*: Andoas: (EPN 758), *Nueva Vida*: Misión Agua Santa: (QCAZ 3450), *Puyo*: (QCAZ 1277), *Río Bobonaza*: (EPN 8678–83), *Río Tallín*: Alto Bobonaza: (EPN 8675–77), *Sarayacu–Pucayacu*: (EPN 8685); SUCUMBÍOS: *Lagartococha*: (EPN 8689), *Lago Ágrio*: (EPN 5781), *Shushufindi*: (QCAZ 3303). **PERU**: AMAZONAS: *Bagua*: (MHNSM 2447); HUÁNUCO: *Foncio Prado*: (MHNSM 2082); LORETO: *Maynas*: (MHNSM 2513); SAN MARTÍN: *San Martín*: (MHNSM 3133, 3337), *Tarapoto*: (MHNSM 3278). Localidades provablemente equivocadas: PICHINCHA: Occidente: (EPN 8692); EL ORO: *Santa Rosa*: (EPN 8690–91).

Atractus franciscopaivai (n= 7) — **BRASIL**: AMAZONAS: (INPA s/ número), *Altamira*: (MZUSP 6601), *Alto Rio Negro*: (MNRJ 10837), *Presidente Figueiredo*: (IBSP 52240). **COLÔMBIA**: AMAZONAS: *La Pedrera*: (ICN 10100 holótipo, 10101–02 parátipos de *A. franciscopaivai*).

Atractus obesus (n= 1) — **COLÔMBIA**: VALLE DEL CAUCA: *Cali*: Parque Natural Nacional Los Farallones: (ICN 2934).

Atractus poeppigi (n= 9) — **COLÔMBIA**: AMAZONAS: *Leticia*: (MLS 133, 1313–15, MUJ 89); VAUPÉS: *Taraira*: (ICN 10095 holótipo de *A. charitoae*). **PERU**: AMAZONAS: *Bagua*: (MHNSM 2380, 2447); PASCO: *Oxapampa*: Cerro de Pasço: (MHNSM 3485).

Anexo 2

Espécimes Examinados de *Micrurus*

Os países estão identificados com letras maiúsculas e em negrito, os estados apenas em letra maiúscula, os municípios em itálico e localidades em texto simples. Espécimes examinados para os quais o hemipênis foi totalmente evertido estão assinalados com um asterisco.

Micrurus albicinctus (n= 7): **BRASIL:** AMAZONAS: *São Paulo de Oliveira*: NHMW 18219-1, NHMW 18219-2; RONDÔNIA: *Cachoeira Nazaré Rio Machado*: MZUSP 9072; Usina Hidrelétrica de Samuel: MZUSP 17309, MZUSP 17310, MZUSP 17311, MZUSP 17312.

Micrurus averyi (n= 19): **BRASIL:** AMAZONAS: *Manaus*: MZUSP 1734, MZUSP 1735; *Presidente Figueiredo*: INPA-H 1563; Reserva Adolfo Ducke: INPA-H 2117, INPA-H 8571; Usina Hidrelétrica de Balbina: MZUSP 1730; WWF-Reserva INPA: MZUSP 8448, MZUSP 8449, MZUSP 8450, MZUSP 8451, MZUSP 8485, MZUSP 9522, MZUSP 9523; RORAIMA: BV8: MZUSP 1090; Parque Nacional de Viruá: INPA-H 1923, INPA-H 2167; *Santa Maria do Boiaçu*: MZUSP 1011.

Micrurus filiformis (n= 85): **BRASIL:** AMAZONAS: *Anavilhanas*: Lago do Chindava: FMT 1239; *Benjamin Constant*: MNRJ 1541; *Manaus*: FMT 673, FMT 1608, FMT 2175, FMT 2379; *Tefé*: INPA 11120; RDS Mamirauá: INPA 11124; AMAPÁ: PARNA Tumucumaque: MPEG TQ564; PARÁ: *Acará*: MPEG 18714, MPEG 21491; *Ananindeua*: MPEG 18563, MPEG 17636, MPEG 19168, MPEG 18278, MPEG 10120; *Barcarena*: MPEG 18497; *Belém*: MPEG 389, MPEG 17611, MPEG 18764, MPEG 2619, MPEG 8839, MPEG 6851, MPEG 392, MPEG 960; *Benevides*: MPEG 1108, MPEG 11107, MPEG 14688, MPEG 13311, MPEG 10123; *Bragança*: MPEG 3043; *Breves*: MPEG 17340, MZUSP 5095; *Cachoeira do Arari*: MPEG 18136; *Castanhal*: MPEG 1175; *Curuçá*: MPEG 8457, MPEG 6840, MPEG 5597, MPEG 5598; *Ilha do Marajó*: Caldeirão: ZMH 8757; *Marabá*: MPEG 24069, MPEG 23907; FLONA Tapirapé-aquiri: MPEG 9492; *Maracanã*: MPEG 1508, MPEG 4132, MPEG 3397, MPEG 2115, MPEG 2857, MPEG 1905; *Cametá*: IB 3023; *Melgaço*: MPEG 18963,

MPEG 21760, MPEG 20948; *Mirasselas*: MPEG 10326, MPEG 16326; *Santa Bárbara*: MPEG 21490; *Santa Isabel*: MPEG 9322; *Santarém Novo*: MPEG 5595; *Santo Antonio do Tauá*: MPEG 1507; *Tomé-Açú*: IB 14830, IB 14834; *Vigia*: MPEG 8467, MPEG 5574, MPEG 5575, MPEG 8491, MPEG 8842, MPEG 5576, MPEG 8446, MPEG 5489; *Visou*: MPEG 14134, MPEG 11570, MPEG 14135, MPEG 15382; **COLÔMBIA**: GUAINIA: *Inirida*: ICN 8383, MPEG 8384; META: *La Macarena*: ICN 2594; *Villavicencio*: ICN 7062, ICN 7105, MHNUC-He-Se-R 275; VAUPÉS: *Caruru*: ICN 8166; *Soratama*: Alto Rio Apaporis: ICN 25; VICHADA: *Cumaribo*: IAvH-R 5149; *Gaviotas*: MZUSP 6123.

Micrurus langsdorffi (n= 24): **BRASIL**: AMAZONAS: *Resex Baixo Juará-Rio*: INPA-H 18766, INPA-H 18767; *São Gabriel da Cachoeira*: INPA-H 12779; Sem Procedência: MNHM 1928-905; **COLÔMBIA**: AMAZONAS: *Letícia*: Parque Nacional Natural Amacayacu: IAvH 2865, IAvH 3071; *Antioquia*: San Bartoloy Volcan: NRM 31099; BOYACÁ: *Togui*: Finca Versailles: ICN 11145; CAQUETÁ: *Rio Cuemaní* (limite com Amazonas): IAvH 1885; META: *Villavicencio*: La Macarena: Piñalito: Cabaña Pajuiles: ICN 2614; **EQUADOR**: Sem Procedência: MZUSP 8331.

Micrurus lemniscatus (n= 325): **BRASIL**: ACRE: *Rio Branco*: IB 46251; AMAZONAS: *Careiro da Várzea*: MPEG 19547, MPEG 20347; *Manaus*: INPA 10421; *Presidente Figueiredo*: MPEG 17580; *Rio Javari, margem sul do Amazonas*: IB 28926, IB 24258; *São Gabriel da Cachoeira*: INPA 15758; AMAPÁ: *Serra do Navio*: MPEG 19692, MPEG 19693, MPEG 19694, MPEG 16695; MARANHÃO: MPEG 10178, MPEG 12694, MPEG 15147, MPEG 16198, MPEG 16199; *Ararí*: MPEG 13517, MPEG, 15026, MPEG 16162, MPEG 16164; *Grajaú*: MPEG 17606; *Nova Vida*: MPEG 10109, MPEG 12758; *Paruá*: MPEG 13645, MPEG 13652; PARÁ: *Acará*: MPEG 18961; *Almeirim*: MPEG 21393, MPEG 21394, MPEG 21395, MPEG 21396; *Ananindeua*: MPEG 219, MPEG 18536; *Anajás*: MPEG 20042; *Augusto Correa*: MPEG 1371, MPEG 3220, MPEG 3904, MPEG 3906, MPEG 5382, MPEG 5390, MPEG 6551, MPEG 6552, MPEG 8849, MPEG 8850, MPEG 8877, MPEG 8879, MPEG 8848, MPEG 5391; *Barcarena*: MPEG 18444, MPEG 18687; *Belém*: MPEG 266, MPEG 388, MPEG 1516, MPEG 17682, MPEG 18633, MPEG 2618, MPEG 15444, MPEG 16408, MPEG 18698, MPEG 19303; *Benevides*: MPEG 8466, MPEG 8451, MPEG 8886; *Bragança*: MPEG 3043, MPEG 3044, MPEG 3669, MPEG 5020,

MPEG 5021, MPEG 5026, MPEG 5548, MPEG 5546, MPEG 5551, MPEG 5602, MPEG 5603, MPEG 8454, MPEG 8455, MPEG 8852, MPEG 8853, MPEG 8887, MPEG 8888, MPEG 13001, MPEG 13004; *Capitão Poço*: MPEG 6833, MPEG 10143; *Castanhal*: MPEG 5572, MPEG 697, MPEG 5588, MPEG 13269; *Colônia Nova*: MPEG 2193, MPEG 4319, MPEG 5333, MPEG 5542, MPEG 8837, MPEG 8838, MPEG 8889, MPEG 10116, MPEG 10117, MPEG 10118, MPEG 10119, MPEG 12854, MPEG 12889, MPEG 13763, MPEG 13905, MPEG 15279, MPEG 15280, MPEG 15281, MPEG 16024, MPEG 16025, 140, MPEG 16313; *Dom Eliseu*: MPEG 14513; *Garrafão do Norte*: MPEG 18686; *Igarapé Açu*: MPEG 905, MPEG 950; *Marabá*: MPEG 16488, MPEG 16489, MPEG 16791, MPEG 17144, MPEG 17081; *Maracanã*: MPEG 2856, MPEG 5600, MPEG 2418; *Melgaço*: MPEG 18707, MPEG 18873, MPEG 18963, MPEG 20001, MPEG 20458, MPEG 18657, MPEG 20127, MPEG 20021, MPEG 20221, MPEG 20285; *Oriximiná*: MPEG 19772, MPEG 21169, MPEG 21168, MPEG 21167, MPEG 20878; *Palestina do Pará*: MPEG 15552; *Santa Bárbara do Pará*: MPEG 17618, MPEG 18478; *Santarém*: MPEG 19054; *Santarém Novo*: MPEG 4146; *Santa Luzia*: MPEG, 14141; *Santo Antonio do Tauá*: MPEG 2390, MPEG 8448; *São Domingos do Capim*: MPEG 11285, MPEG 11291, MPEG 10143; *Senador José Porfírio*: MPEG 19904; *Vigia*: MPEG 2285, MPEG 5593; *Viseu*: MPEG 1322, MPEG 1358, MPEG 1511, MPEG 1515, MPEG 3135, MPEG 3138, MPEG 3765, MPEG 3712, MPEG 4464, MPEG 5557, MPEG 5562, MPEG, 5568; MPEG 8890, MPEG 8891, MPEG 8892, MPEG 10122, MPEG 10121, MPEG 14882, MPEG 15381, MPEG 15382, MPEG 16296, MPEG 16304, MPEG 1037, MPEG 2286, MPEG 2348, MPEG 3065, MPEG 10109, MPEG 10034, MPEG 13762, MPEG 14034; Sem procedência: MNRJ 957, MNRJ 8274, MNRJ 9049; RONDÔNIA: *Alto Paraíso*: MZUSP 8357; *Candeias do Jamari*: CEPB 1722; *Espigão D'Oeste*: INPA 2220; *Guajará-Mirim*: MPEG 20373; *Itapuã D'Oeste*: *Ouro Preto D'Oeste*: MPEG 16833; *Porto Velho*: CEPB 1107, CEPB 1869, IB 52702, MPEG 18025. **COLÔMBIA:** AMAZONAS: *Caño Guacayá*: ICN 34; *Leticia*: IAvH 0797, IAvH-R 2088, IB 42704, ICN 10555, FMT 1108, MLS 1525, MZUSP 17351, MZUSP 17352; Rio Miriti-Paraná: IAvH-R 1928; *Tarapacá*: ICN 31; ARAUCA: *Caño Limón* ICN 11052; BOYACÁ: *Tunebia*: MLS 2196; CAQUETÁ: *Florência*: MLS 1527, MLS 1528, MLS 1530, MLS 1531; *La Providencia*: Rio Ortegusa: MLS 1532; CASANARE: *Aguazul*: ICN 11380.

Micrurus diutius (n= 109): **BRASIL:** AMAZONAS: *Barcelos*: MZUSP 5465; PARÁ: *Oriximiná*: MZUSP 4792; RORAIMA: *Apiaú*: MZUSP 9258; *Ilha Maracá*: MZUSP 9306; *Maloca Mangueira*: MZUSP 9224; Rio *Apiaú*: Porto do Garimpo: MZUSP 9243; *Serra dos Surucucus*: Posto FUNAI: MZUSP 9723; **GUIANA:** RUPUNUNI: *Ruawau River*: ROM 11702; Northwest: *Baramita*: Vivinity of Camp: ROM 22834; **SURINAME:** Sem procedência: NMW 18805; **TRINIDAD:** ARIPO: *Savannah*: ZSM 194/1909; *St. George*: *Arima Ward*: Vicinity of *Arima*: 9,5 mi. N. of *Blanchisseuse Rd.*: ROM 43354; **VENEZUELA:** Sem procedência: NMW 133845.

Material utilizado para confecção dos mapas de distribuição geográfica do grupo *Micrurus lemniscatus*. Material analisado por Pires (2011):

Micrurus lemniscatus: DESCONHECIDO (sug. Suriname: Paramaribo): UUMZ 6 (Lectótipo), NRM 93, NRM 94, NRM 95 (Paralectótipos); AMÉRICA DO SUL: ZMB 2726; BRASIL: AMNH 3939, SMF 20764b, ZSM 1750/2006; AMAZONAS: Borba: NMW 13384:1; Coari: FMT 1304; Juréia: Rio Mineiruazinho: FMT 2256; Manaus: FMT 1200, FMT 1914, FMT 2047, FMT 2237, FMT 2425, FMT 2649, FMT 2695, FMT 2723, FMT 278, FMT 36, FMT 674, FMT 709, MZUSP 8042, FMT 2819; Porto Urucu: MPEG 23544; Presidente Figueiredo: FMT 230, FMT 325, FMT 34, FMT 511, FMT 583, IB 51378, IB 53259, MPEG 17513; Rio Javari (Fronteira Brasil-Peru): IB 28926, IB 24258; São Gabriel da Cachoeira: INPA 15758; Tefé: MNHN 1900-0476; AMAPÁ: Oiapoque: IB 13777, IB 24851; MARANHÃO: ZMB 10846; Arari: MPEG 13517, MPEG 16164, MPEG 15026, MPEG 16162; Grajaú: MPEG 17606; Nova Vida: Estrada do Rio Gurupi: MPEG 11107, MPEG 15147; Paruá: MPEG 13652; São Raimundo: MPEG 10178; Urbano Santos: MPEG 20530; Vitória do Mearim: MPEG 16198, MPEG 16199; PARÁ: NMW 13384:4; Acará: MPEG 18961; Almerim: MPEG 13645, MPEG 23720; Altamira: MPEG 22401, MPEG 23358; Ananindeua: MPEG 219, MPEG 266; Augusto Correa: MPEG 10116, MPEG 1371, MPEG 3220, MPEG 3904, MPEG 3906, MPEG 5382, MPEG 5390, MPEG 6551, MPEG 6552, MPEG 8848, MPEG 8849, MPEG 8850, MPEG 8877, MPEG 8878, MPEG 8879; Barcarena: MPEG 18444, MPEG 18498, MPEG 18687; Base Aérea de Tiriós: IB 41456, MPEG 24098; Belém: MNHN 1973-0342, MPEG 16408, MPEG 18696, MPEG 18698, MPEG 19303,

MPEG 2618, MPEG 388; Benevides: MPEG 8466; BR 316 km74: MPEG 8885; BR 316 km 47: MPEG 2193, MPEG 8845; Bragança: MPEG 13001, MPEG 13004, MPEG 3043, MPEG 3044, MPEG 3669, MPEG 5020, MPEG 5021, MPEG 5026, MPEG 5546, MPEG 5548, MPEG 5602, MPEG 5603, MPEG 8454, MPEG 8455, MPEG 8852, MPEG 8853, MPEG 8887, MPEG 8888; Canaã dos Carajás: MPEG 19814, MPEG 22184; Capitão Poço: MPEG 6833; Castanhal: MPEG 13269, MPEG 5572; Colônia Nova: Rio Gurupi: MPEG 10118, MPEG 10119, MPEG 12889, MPEG 13763, MPEG 13905, MPEG 14 15280, MPEG 15281, MPEG 4319, MPEG 5542, MPEG 8837, MPEG 8838, MPEG 8886; Dom Eliseu: MPEG 14513; Estrada de Marabá: MPEG 5600; Garrafão do Norte: MPEG 18686; Ilha de Marajó: BMNH 1923.11.9.137, ZSM 270/1989; Ilha do Mosqueiro: MPEG 1516; Juruá-Rio Xingu: MZUSP 9411, Juruti: MPEG 23387, MPEG AL13: Km 11 PA70: MPEG 8851; Km 16 da estrada do Acará: MPEG 11285, MPEG 11291; Km 220 da BR 316: MPEG 12854; Km 23 da Est de Maracanã: MPEG 2856; Largo do Souza: Rio Iriri: MZUSP 9097; Marabá: MPEG 16489, MPEG 17144, MPEG 23798, MPEG 23799, MPEG 24063, MPEG 16488; Melgaço: MPEG 18657, MPEG 18873, MPEG 20001, MPEG 20083, MPEG 20127, MPEG 20458, MPEG 22052, MPEG 22053, MPEG 22054; Melgaço-FLONA Caxiuanã: MPEG 1218; Mirasselas: MPEG 20498; Moju: MPEG 22827, ZSM 648/20; Monte Alegre: São João: ZSM 778/1920; Novo Progresso: Serra do Cachimbo: MPEG 20913; Oriximiná: MPEG 19772, MPEG 21559; Parauapebas: MPEG 23237; Portel: MPEG 23146, MPEG 23147; Porto de Moz: MZUSP Xingu2010MB053 (n° de campo), MZUSP Xingu2010MC027 (n° de campo); Primavera: MPEG 18745; Rio Araguaia: Porto Jarbas Passarinho: MPEG 15552; Santarém: MPEG 19054; Santarém Novo: MPEG 4146; Santo Antonio do Tauá: MPEG 2390; São Felix do Xingu: IB 40213; Tucuruí: IB 46168, IB 46763, IB 46764, IB 46766, IB 46796, IB 46798, IB 46935, IB 47039, IB 47040, IB 47041, IB 47044, IB 47176, IB 47177, IB 47179, IB 47180, IB 47181, IB 47297, IB 47298, IB 47320, IB 47676, IB 47771, IB 47785, IB 48233, IB 48302, IB 48590, IB 48953, IB 48954; Viséu: MPEG 10117, MPEG 10121, MPEG 10122, MPEG 1037, MPEG 11570, MPEG 1322, MPEG 1358, MPEG 14134, MPEG 14141, MPEG 14882, MPEG 14927, MPEG 1511, MPEG 1515, MPEG 15279, MPEG 15381, MPEG 16024, MPEG 16025, MPEG 16296, MPEG 16304, MPEG 16313, MPEG 2285, MPEG 3135, MPEG 3138, MPEG 3712, MPEG 3765, MPEG 4464, MPEG 5168, MPEG 5533, MPEG 5557, MPEG 5562, MPEG 5568, MPEG 8889,

MPEG 8890, MPEG 8891, MPEG 8892; RONDÔNIA: Alto Paraíso: MZUSP 8357; Candeias do Jamari: CEPB 1722; Espigão D'Oeste: INPA 2220; Guajará Mirim: MPEG 20373; Itapuã do Oeste: MZUSP 18622; Ouro Preto D'Oeste: MPEG 16833; Porto Velho: CEPB 1107, CEPB 1869, IB 52702; GUIANA FRANCESA: MNHN 1903.0254, MNHN 1978-2518, MNHN 1989-3114, MNHN 1989-3145, MNHN 1997-2353, MNHN 1997-6498; Caiena: BMNH 1920.1.20.1381; Mina de Ouro Adieu-Vat: MNHN 1989-3080; Crique Tigre: Sinnamary: MNHN 1996-7849; GUIANA: Demerara: BMNH 43.1.10.5; Makasima: BMNH 82.1.22.14; SURINAME: BMNH 1915.5.14.3, NMW 13384:3; PARAMARIBO: Paramaribo: ZMB 26425; BOLÍVIA: BENI-San Agustín ZMH 2418; LA PAZ: Mapiri: ZSM 43/1029a, ZSM 43/1029b; PANDO: Ribeiralta: ZMH 4353; COLÔMBIA: AMAZONAS: Caño Guacayá: ICN 34; Leticia: FMT 1108, IAvH-R 0794, IAvH-R 2088, IB 42704, ICN 10555, MLS 1525, MZUSP 17351, MZUSP 17352; Río Mirití-Paraná: IAvH-R 1928; Tarapacá: ICN 31; ARAUCA: Caño Limón: ICN 11052; BOYACÁ: Tunebia: MLS 2196; CAQUETÁ: Florencia: MLS 1527, MLS 1528, MLS 1530, MLS 1531; La Providencia: Río Ortegusa: MLS 1532; CASANARE: Aguazul: ICN 11380; Paz de Ariporo: ICN 11526; CUNDINAMARCA; Medina: ICN 6880; META: Acacías: ICN 10906; PNN La Macarena: IAvH-R 4314; Restrepo: MLS 1541, MLS 1542, MLS 1887, MLS 2967; San Juan de Arama: IAvH-R 0189; Villavicencio: ICN 7118, ICN 8262, MHNUC-He-Se-R 319, MLS 1533, MLS 1534, MLS 1535, MLS 1536, MLS 1537, MLS 1539, MLS 1540, MLS 2526; Villavicencio: La Cuncia: MZUSP 6108; PUTUMAYO: MLS 1526; TOLIMA: Melgar: Parque Recreativo Piscilago: MHUA 14490; VAUPÉS: Caruru: ICN 8168; Mitu: MHNUC-He-Se-R 484; EQUADOR: MORONA-SANTIAGO: Los Tayos: Rio Cuangas: BMNH 1976.1123; PASTAZA: Canelos: BMNH 80.12.8.131; Entre Rio Puyo e Rio Capotaza: NRM 6308; LORETO: Estirón: Ampiyacu: MZUSP 4400; PERU: Alto Ucayali: SMF 20769, SMF 20770; PASCO: OXAPAMPA: Pozuzo: FMNH 5577; SAN MARTIN: Moyobamba: BMNH 74.8.4.44, BMNH 74.8.4.47, BMNH 74.8.4.48, BMNH 74.8.4.55; UCAYALI: Rio Pacaya: BMNH 1913.7.28.20; DESCONHECIDO: MNHN 1986-0603; NRM 1688; NRM 1689.

Micrurus diutius: AMÉRICA: MNHN 1912-0437; BRASIL: AMAZONAS: Barcelos: MZUSP 5465; Itacoatiara: MPEG 23769; Manaus: FMT 1005, FMT 104, FMT 134, FMT 1445, FMT 159, FMT 164, FMT 1698, FMT 1820, FMT 1897, FMT 1953, FMT

1972, FMT 2037, FMT 2081, FMT 2180, FMT 2238, FMT 2390, FMT 24, FMT 2493, FMT 2584, FMT 2982, FMT 3016, FMT 3150, FMT 3159, FMT 3764, FMT 49, FMT 510, FMT 615, FMT 72, FMT 725, FMT 982, IB 15077, IB 1728, IB 4080, INPA 17275, INPA 17641, INPA 18768, FMT 2498; Presidente Figueiredo: FMT 304, FMT 347, FMT 553, FMT 643, IB 52228, MPEG 17579, MPEG 17762, MPEG 17784; Tancredo Neves: FMT 973; Tefé: RDS Mamirauá: INPA 11122; AMAPÁ: Igarapé Água Branca-Serra do Navio: MPEG 429; Oiapoque: MNHN 1900-0171, MNHN 1962-0466; Serra do Navio: MPEG 19692, MPEG 19693, MPEG 19694; PARÁ: Juruti: MPEG 22511; Oriximiná: FMT 20, MPEG 20787, MPEG 21167, MPEG 21168, MPEG 21169, MPEG 22176, MPEG 22281, MPEG 23494, MZUSP 4792; Rio Trombetas-Cachoeira Porteira: FMT 731; RORAIMA: Apiaú: MZUSP 9258; Ilha de Maracá: MZUSP 9306; Maloca Mangueira: MZUSP 9224; Maloca Wrapëht: FMT 2269; Pacaraima: MPEG 19150; Rio Apiaú-Porto do Garimpo: MZUSP 9243; Serra dos Surucucus - Posto FUNAI: MZUSP 9723; GUIANA FRANCESA: MNHN 0000-8793, MNHN 1903.0253, MNHN 1989-3117; Caiena-Mission Cayenne: MNHN 0000-7658; Petit Saut: MNHN 1997-2062; Route de Petit Saut: MNHN 1997-3680; Route Du Brésil au Cacao: MNHN 1989-3151; Saint Eugène-Petit Saut-Plan de Sauvetage EDF/MNHN: MNHN 1994-8772, MNHN 1994-8781; GUIANA: BMNH 62.12.15.22, FMNH 35118; Essequibo River: FMNH 26659; RUPUNUNI: Ruawau River: ROM 11702; Baramita: ROM 22834; SURINAME: NMW 18805, ZMH 349; Saramaca: R. 91,5km: BMNH 1946.4.4.59, BMNH 1946.4.4.59; TRINIDAD: BMNH 1970.746, BMNH 60.4.18.9, BMNH A.I.1.b.c., FMNH 219607, FMNH 75949, FMNH 75950, FMNH 75957, FMNH 77897, FMNH 77898, SMF 20768; Savana de Aripo: ZSM 194/1909; Plée: MNHN s/n (frasco E 347 2); St. George: ROM 43354, BMNH 1964.1933; Tunapuna: FMNH 34472; VENEZUELA: NMW 13384:5.