

Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Mimetismo, padrões de coloração e distribuição geográfica de serpentes *Oxyrhopus*
Wagler, 1830 (Colubridae) e *Micrurus* Wagler, 1824 (Elapidae)**

Renan Janke Bosque

Brasília - DF

2012

Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Mimetismo, padrões de coloração e distribuição geográfica de serpentes *Oxyrhopus*

Wagler, 1830 (Colubridae) e *Micrurus* Wagler, 1824 (Elapidae)

Renan Janke Bosque

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli

Brasília - DF

2012



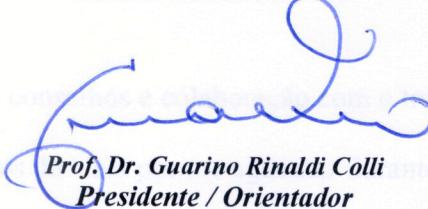
Dissertação de Mestrado

RENAN JANKE BOSQUE

Título:

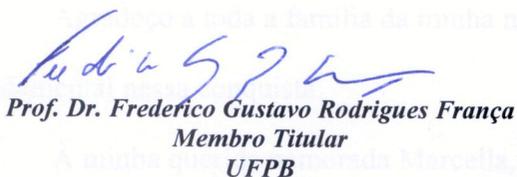
“Mimetismo, padrões de coloração e distribuição geográfica de serpentes *Oxyrhopus* Wagler, 1830 (Colubridae) e *Micrurus* Wagler, 1824 (Elapidae)”.

Banca Examinadora:

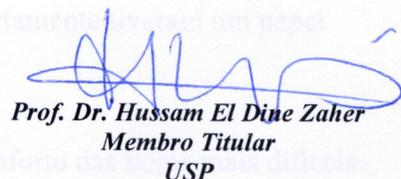


Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli
Presidente / Orientador

UnB



Prof. Dr. Frederico Gustavo Rodrigues França
Membro Titular
UFPB



Prof. Dr. Hussam El Dine Zaher
Membro Titular
USP

Prof. Dr. Ricardo Bomfim Machado
Membro Suplente
ZOO/UnB

Brasília, 14 de março de 2012.

Agradecimentos

Tenho muito a agradecer a muitas pessoas que certamente me motivaram à sua maneira para eu ter alcançado essa etapa em minha vida.

Agradeço ao meu orientador Guarino Rinaldi Colli, companheiro de diversas viagens, amigo e conselheiro sabendo como ninguém avaliar as situações mais difíceis sempre de um jeito positivo.

Ao Fred pela excelente apresentação da tese de doutorado gerando-me motivação para realizar esse trabalho.

Agradeço à galera muito gente boa da CHUNB que é uma grande família de amigos e torna o trabalho por mais penoso que seja, uma diversão (colocar balde, bater estaca, mexer com formol velho e bicho podre).

Agradeço ao Crinog pelos conselhos e colaboração com o trabalho.

Agradeço a todos os amigos da UnB por me aguentar durante tanto tempo.

Agradeço à Tatá, Babi e Pacheco pelos conselhos sobre as construções dos mapas.

Agradeço à minha família que mesmo distante nessa etapa da minha vida sempre me mandou palavras de incentivo.

Agradeço à toda a família da minha namorada que certamente tiveram um papel fundamental nessa conquista.

À minha querida namorada Marcella, pelo apoio e conforto nas horas mais difíceis.

Sumário

Resumo.....	1
Introdução.....	2
Materiais e Métodos.....	6
Resultados.....	8
Discussão.....	10
Conclusão.....	14
Referências Bibliográficas.....	14
Tabelas.....	19
Legendas das Figuras.....	25
Figuras.....	28

Resumo

Há muito tempo o fenômeno do mimetismo tem instigado os cientistas. Porém, muitos aspectos de sua dinâmica, como o efeito da presença de múltiplos modelos e a sobreposição da distribuição geográfica entre mímicos e modelos, permanecem pouco esclarecidos. As serpentes corais são um importante exemplo do mimetismo entre os vertebrados. Nesse complexo, *Micrurus* é tido como modelo Batesiano para muitas espécies das famílias Aniliidae e Colubridae, incluindo o gênero *Oxyrhopus*. Assumindo a existência de mimetismo entre *Micrurus* e *Oxyrhopus*, eu testei as seguintes previsões: (1) a distribuição geográfica de espécies de *Oxyrhopus* pode ser explicada pela distribuição geográfica de espécies de *Micrurus* com padrões de coloração correspondentes; (2) a distribuição geográfica da riqueza de espécies de *Oxyrhopus* pode ser explicada pela riqueza de espécies de *Micrurus* com padrões de coloração correspondentes; e (3) a distribuição geográfica de espécies de *Oxyrhopus* com padrões de coloração imperfeitos é positivamente correlacionada com a riqueza de padrões de coloração de *Micrurus*. Eu classifiquei os padrões de coloração e obtive da literatura e de dados coleção a distribuição geográfica de todas as espécies. Utilizei quadrículas de um grau sobrepostas às distribuições para produzir modelos lineares generalizados, atribuindo 1 para presença e 0 para ausência. Identifiquei 20 padrões de coloração sendo 4 padrões exclusivos de *Oxyrhopus*, 10 padrões exclusivos de *Micrurus* e 6 padrões compartilhados pelos gêneros. A presença de *Micrurus* explicou a presença de *Oxyrhopus* e apenas um padrão de coloração de *Micrurus* não explicou a presença do padrão correspondente em *Oxyrhopus*. A riqueza de *Micrurus* explicou a riqueza de *Oxyrhopus*, porém em dois padrões isso não ocorreu. A presença de cada padrão em *Oxyrhopus* foi positivamente correlacionada com a riqueza de padrões de *Micrurus*, independentemente da qualidade do padrão. Os resultados suportam a hipótese de uma relação mimética *Micrurus* e *Oxyrhopus*, sugerindo co-adaptação durante a diversificação dos dois gêneros.

Introdução

O mimetismo é uma interação ecológica onde três agentes podem ser identificados: o modelo, o mímico e o organismo que interage com ambos, sendo reconhecido em diversos táxons pouco aparentados, como aves, plantas e insetos (Rettenmayer 1970; Rechten 1978; Gaskett e Herberstein 2010). O modelo geralmente apresenta alguma característica vantajosa com alto valor adaptativo, oferecendo assim algum tipo de benefício ao mímico que a imita. O organismo que interage com o mímico e modelo geralmente é um predador que apresenta alguma aversão ao modelo e pode promover a seleção de mímicos que se assemelham aos modelos (Ruxton et al. 2004; Ham et al. 2006). Essas características podem variar desde colorações de advertência e padrões comportamentais exibidos por organismos perigosos ou impalatáveis, até a morfologia de fêmeas de Hymenoptera imitada por orquídeas para atrair machos que efetuam a polinização (Gaskett e Herberstein 2010)(Komárek 1998). Ao longo do tempo evolutivo, características que mais se assemelham aos fenótipos dos modelos tendem a ser fixadas nas populações de mímicos. Essa relação foi reconhecida por Bates (1862) em seu trabalho com lepidópteros na América do Sul, sendo por isso conhecida como mimetismo Batesiano. Outras relações miméticas são reconhecidas na natureza (Komárek 1998), sendo o mimetismo Müllleriano, onde as espécies mímicas apresentam uma relação mutualística ao compartilhar o fardo da educação dos predadores, outro exemplo clássico desse fenômeno (Ruxton et al. 2004). Apesar das classificações dos tipos de mimetismo, as diferenças entre eles ainda não são totalmente compreendida (Speed e Turner 1999) .

Uma das premissas do mimetismo é que a abundância do modelo deve ser maior que a do mímico, para que o aprendizado por parte do agente que interage com o mímico, como um predador, seja eficaz (Ruxton et al. 2004; Kikuchi e Pfennig 2010) . Entretanto, uma elevada periculosidade do modelo frente a um potencial predador pode desestimular o ataque

a mímicos inofensivos, fazendo com que o número de mímicos se torne superior ao de modelos (Duncan e Sheppard 1965) .

Para receber proteção contra seus predadores, um mímico deve apresentar uma distribuição geográfica congruente com a de seu modelo (Ruxton et al. 2004). Entretanto, alguns fatores podem alterar este cenário. A incongruência nas distribuições de mímicos e modelos é conhecida para muitas espécies e pode resultar da dispersão de modelos ou mímicos para outras áreas, extinções locais ou ainda de diferenças ecofisiológicas restritivas entre modelos e mímicos (Pfennig e Mullen 2010). Com o passar do tempo, o mímico fora da distribuição do modelo poderá reter as características do modelo caso a predação seja reduzida; por outro lado, o mímico pode ser extinto caso a predação seja intensa ou ainda retornar a um fenótipo ancestral não mimético (Pfennig et al. 2001; Pfennig et al. 2007; Prudic e Oliver 2008).

Ao longo do tempo evolutivo, é esperado que mímicos se pareçam cada vez mais com seus modelos, entretanto existe uma grande diversidade de padrões em táxons proximamente relacionados, incluindo polimorfismos intraespecíficos em áreas geograficamente distintas (Mallet e Joron 1999). Existe ainda uma gradação nos níveis de mimetismo, desde os mais perfeitos até os que pouco se assemelham aos seus modelos. Essa variação na fidelidade dos mímicos em relação aos modelos tem sido atribuída a diversos fatores, incluindo a abundância de modelos e mímicos, as suas relações de simpatria, a presença de múltiplos modelos, o grau de periculosidade do modelo ou ainda a presença de mímicos em estágios evolutivos intermediários (Edmunds 2000; Sherratt 2002).

O mimetismo em serpentes que apresentam o padrão coral é um dos exemplos clássicos desse fenômeno ecológico-evolutivo entre vertebrados. "*O padrão de coloração coral é definido como qualquer padrão dorsal encontrado nas espécies de corais venenosas e ou qualquer padrão dorsal contendo uma quantidade significativa de vermelho, rosa ou*

laranja distribuída de tal maneira que se assemelhe a de uma cobra coral venenosa" (Savage e Slowinski 1992). Esta coloração pode ocupar todo o corpo, apenas a parte ventral ou dorsal, ser interrompida com manchas negras ou, mais comumente, alternada com anéis pretos e ou brancos, ocorrendo nas serpentes elapídeas das Américas, pertencentes ao gênero *Micrurus*, e entre seus potenciais mímicos das famílias Aniliidae e Colubridae (Savage e Slowinski 1990; Savage e Slowinski 1992; Greene 1997). Os diversos padrões de coloração nas serpentes corais e seus mímicos (Savage e Slowinski 1992) incluem: unicolor, com colar nugal vermelho ou preto (e.g., *Tantilla melanocephala* e várias espécies de *Apostolepis*); bicolor, com anéis negros alternados com vermelhos (e.g., *Anilius scytale* e *Micrurus multiscutatus*); bicolor, com anéis negros alternados com anéis claros secundários (e.g., *Atractus latifrons* e *M. albicinctus*); e tricolor em tríades, com dois anéis brancos separados por três anéis negros seguidos de anéis vermelhos (e.g., *Micrurus* e *Oxyrhopus*).

Estudos com modelos de plasticina indicam que o padrão coral confere proteção contra predadores visualmente orientados (Smith 1975; Smith 1976; Smith 1977), sinalizando através de um padrão aposemático sua potencial periculosidade (Smith 1978; Smith e Mostrom 1985). Outros trabalhos com plasticina indicam ainda que o padrão coral é menos predado que outros padrões não aposemáticos de coloração (Brodie 1993; Brodie e Janzen 1995; Buasso et al. 2006) e que, dependendo de sua fidelidade (Hinman et al. 1997), grau de simpatria com o modelo (Pfennig et al. 2000; Pfennig et al. 2001; Pfennig et al. 2007) e da estrutura do hábitat (França 2008), os mímicos são predados de maneira diferenciada em relação aos modelos. Alguns estudos mostram ainda que certas espécies de mímicos apresentam distribuição geográfica diferente de seus modelos. Em áreas de baixa simpatria com o modelo, a seleção faz com que se tornem mais semelhantes aos modelos devido à pressão de predação (Harper e Pfennig 2007); embora possam permanecer como mímicos imperfeitos através do fluxo gênico provenientes de áreas de alta simpatria. De maneira

contrária, outros trabalhos indicam que mímicos recebem proteção apenas em regiões de simpatria com o modelo (Pfennig et al. 2000; Pfennig et al. 2001). Finalmente, em áreas de sobreposição com diversos modelos com padrões de coloração diferente, o padrão de coloração dos mímicos pode mostrar fraca correspondência (mímicos imperfeitos) com o dos modelos (Edmunds 2000) .

O gênero *Oxyrhopus* compreende quatorze espécies da América do Sul e Central, ocorrendo em uma grande variedade de habitats (Bailey 1970; Zaher e Caramaschi 1992). Apesar de inofensivas, todas as espécies do gênero apresentam padrões de coloração coral, sendo presumivelmente mímicas do gênero *Micrurus* (Wallace 1867; Campbell e Lamar 1989; Greene 1997). Por exemplo, a etimologia de *O. vanidicus* vem do latim, que significa mentirosa, uma alusão ao aparente mimetismo com *M. hemprichi* (Lynch 2009). Pela sua ampla distribuição geográfica e ecológica, ampla simpatria com inúmeros potenciais modelos perigosos e grande variação nos padrões de coloração, o gênero *Oxyrhopus* é um excelente objeto para o estudo do mimetismo. Nesse trabalho, eu investiguei a possível relação mimética entre as espécies de *Oxyrhopus* e *Micrurus*, baseado na distribuição geográfica das espécies e seus padrões de coloração. Dada a premissa da existência de mimetismo entre as espécies dos dois gêneros, eu testei as seguintes predições: (1) a distribuição geográfica de espécies de *Oxyrhopus* pode ser explicada pela distribuição geográfica de espécies de *Micrurus* com padrões de coloração correspondentes; (2) a distribuição geográfica da riqueza de espécies de *Oxyrhopus* pode ser explicada pela riqueza de espécies de *Micrurus* com padrões de coloração correspondentes; e (3) a distribuição geográfica de espécies de *Oxyrhopus* com padrões de coloração de mímicos imperfeitos é positivamente correlacionada com a riqueza de padrões de coloração de *Micrurus*.

Materiais e Métodos

Nesse trabalho eu utilizei todas as espécies descritas de *Micrurus* (77) e *Oxyrhopus* (14), determinando seu padrão de coloração de acordo com a classificação de Savage e Slowinski (1992), com as diferenças indicadas a seguir. Savage e Slowinski (1992) não diferenciaram, em muitos casos, a coloração branca da amarela, o que fiz nesse estudo. Além disso, incluí 24 espécies não tratadas por Savage e Slowinski (1992). Eu ainda classifiquei as espécies de *Micrurus* em três padrões mais gerais, não excludentes: anelado (espécies com anéis), bicolor (espécies com duas cores) e tricolor (espécies com três cores). Considerei como mímicos imperfeitos as espécies de *Oxyrhopus* com padrões de coloração sem correspondência em *Micrurus* e, mímicos perfeitos, aquelas com padrões de coloração com correspondência em *Micrurus* (Dittrich et al. 1993).

Eu digitalizei e georreferenciei os polígonos e pontos de distribuição das espécies de *Micrurus* publicadas em Roze (1996) com o programa ArgGIS v. 9.3.1. No caso de *Oxyrhopus* e demais espécies de *Micrurus* não cobertas em Roze (1996), eu obtive os pontos de distribuição da literatura e das seguintes coleções: Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB), Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (PUCMG), Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Universidade Federal de Goiás (UFG), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Coleção de Répteis do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC-REP), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Universidade Federal de Viçosa (UFV), Museu Nacional - Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Instituto Butantan (IB), Fundación Puerto Rastrojo (FPR-Colombia), Museu de Biologia Professor Mello Leitão (MBML-Répteis), Sistema de Informação do programa Biota/Fapesp (SIN Biota), Museu de Zoologia da Universidade Estadual de

Londrina (MZUEL), Zoneamento Ecológico Econômico do Acre - Herpetofauna (ZEE HERP).

Para a construção de polígonos de distribuição a partir de pontos de ocorrência de *Micrurus* e *Oxyrhopus*, eu obtive camadas ambientais dos sítios www.worldclim.org e glcfapp.umiacs.umd.edu/index.shtml, de onde extraí 1.000 pontos aleatórios dentro da distribuição geográfica dos dois gêneros. Para determinar a correlação entre as variáveis ambientais, utilizei o programa Multiple Raster-Value Extractor (Pérez 2007) para obter os valores das variáveis ambientais de cada um dos 1.000 pontos. Para cada par de variáveis com correlação acima de 0,9, eu eliminei uma das variáveis, retendo aquela com maior significado biológico. Dessa forma, eu retive as seguintes variáveis: altitude (ALT), temperatura média anual (BIO1), alcance médio diurno (BIO2), isotermalidade (BIO3), sazonalidade da temperatura (BIO4), temperatura mínima do mês mais frio (BIO6), temperatura média do trimestre mais chuvoso (BIO8), temperatura média do trimestre mais seco (BIO9), temperatura média do trimestre mais quente (BIO10), temperatura média do trimestre mais frio (BIO11), precipitação do mês mais chuvoso (BIO13), precipitação do mês mais seco (BIO14), sazonalidade da precipitação (BIO15), precipitação do trimestre mais quente (BIO18), precipitação do trimestre mais frio (BIO19), declividade (calculada pelo ArcGIS a partir de ALT), aspecto (calculado pelo ArcGIS a partir de ALT) e porcentagem da cobertura por árvores em 0,5 km (MODIS). Com essas variáveis, construí modelos de distribuição potencial para cada espécie de *Oxyrhopus* e *Micrurus*, utilizando o programa MAXENT 3.3.2 (Phillips e Dudik 2008).

Devido a possíveis erros de georreferenciamento no conjunto de dados, eu os organizei em ordem crescente de probabilidade de ocorrência, eliminando 5% das observações com menores probabilidades. Dessa forma, utilizei um corte (*threshold*) de valor igual ao ponto com menor probabilidade de ocorrência excluindo os 5% (Costa et al. 2010).

Todos os pontos com probabilidade acima desse ponto de corte foram considerados como presenças. Em seguida, obtive a interseção entre a distribuição potencial e o mínimo polígono convexo construído a partir dos pontos de ocorrência de cada espécie. Para as espécies com um ou dois registros, acrescentei um *buffer* de 50 km de raio em torno dos pontos. Para todos os polígonos de distribuição resultantes, acrescentei um *buffer* de 0,5°. Após a confecção dos polígonos de distribuição, construí um *grid* com quadrículas de um grau, utilizando a ferramenta Hawth's Tools (Beyer 2004) sobre a distribuição de cada espécie/padrão e atribuí o valor 1 para presença, quando fosse observado qualquer sobreposição com as quadrículas, e 0 para ausência, para a realização das análises estatísticas.

Análises Estatísticas

Utilizando modelos lineares generalizados (GLMs), investiguei se a presença de *Micrurus* explica a presença de *Oxyrhopus*, se a presença de cada padrão de *Oxyrhopus* está relacionada com a presença do padrão correspondente de *Micrurus* e se a presença de mímicos perfeitos e imperfeitos está relacionada com a riqueza dos padrões de coloração de *Micrurus*. Da mesma forma, relatei a presença dos padrões de coloração de *Oxyrhopus* com os padrões mais gerais de *Micrurus* (anelado, bicolor e tricolor), usando a técnica de "model averaging", retendo apenas modelos com $\Delta AIC_C < 4$ (Crawley 2007). Empreguei o mesmo procedimento para relacionar a riqueza de espécies de *Oxyrhopus* e *Micrurus*, para cada padrão de coloração. Todas as análises foram conduzidas utilizando o programa R (R Development Core Team 2010) e o pacote MuMIn (Burnham e Anderson 2002).

Resultados

Eu identifiquei 20 padrões de coloração nos dois gêneros, 10 em *Oxyrhopus* e 16 em *Micrurus* (Fig. 1). Dentre eles, 6 padrões ocorreram em ambos os gêneros, 4 foram

exclusivos de *Oxyrhopus* (mímicos imperfeitos) e 10 foram exclusivos de *Micrurus* (Fig. 1). O gênero *Micrurus* apresenta uma distribuição mais setentrional e mais extensa, de 40° S até 35° N e ocupando 1.692 quadrículas, enquanto que *Oxyrhopus* ocorre de 44° S até 16° N, ocupando 1.494 quadrículas (Tabela 1). Das 1.770 quadrículas que compreendem a distribuição dos dois gêneros, em apenas 78 (4,4%) *Oxyrhopus* ocorre sem a presença de *Micrurus*. Houve diferença entre as médias de riqueza de espécies por quadrículas (*Micrurus*: $3,08 \pm 2,23$; *Oxyrhopus*: $2,83 \pm 2,03$; $t_{1769} = 5,20$; $P < 0,001$). O gênero *Micrurus* apresentou no máximo 11 espécies por quadrícula, enquanto *Oxyrhopus* apresentou no máximo 8 espécies. Em ambos os gêneros, houve uma tendência do aumento da riqueza de espécies em direção à Amazônia ocidental (Figs. 2-3).

A presença de *Micrurus* explicou a presença de *Oxyrhopus* ($Z = 8,40$; $P < 0,001$). Em relação à correspondência entre padrões, apenas o padrão BIBbr de *Micrurus* não explicou a presença do padrão BIBbr de *Oxyrhopus* (Tabela 2). O padrão tricolor de *Micrurus* foi negativamente correlacionado com o padrão tricolor de *Oxyrhopus*. Todos os modelos selecionados através de "model averaging" apresentaram os três padrões gerais de *Micrurus*, anelado, bicolor e tricolor. O padrão bicolor apresentou o maior coeficiente na maioria dos modelos, seguido pelo padrão tricolor e anelado (Tabela 3).

A riqueza de espécies de *Micrurus* explicou a riqueza de espécies de *Oxyrhopus* ($Z = 29,0$; $P < 0,001$). Em relação à riqueza de espécies com padrões correspondentes, apenas a riqueza de espécies com os padrões BIRbr e BIBbr de *Micrurus* não explicaram a riqueza de espécies de *Oxyrhopus* com os mesmos padrões (Tabela 4). Todos os modelos selecionados através de "model averaging" apresentam os três padrões gerais de *Micrurus*. O padrão anelado apresentou o maior coeficiente na maioria dos modelos, seguido do padrão tricolor (Tabela 5).

Em todos os casos, a presença de padrões imperfeitos de *Oxyrhopus* foi explicada pela riqueza de padrões de *Micrurus*; apenas o padrão Tsb foi negativamente correlacionado com a riqueza de *Micrurus* (Tabela 6). Da mesma forma, a presença de todos os padrões perfeitos de *Oxyrhopus* foi explicada pela riqueza dos padrões de *Micrurus*, sendo todos os padrões positivamente relacionados (Tabela 6).

Discussão

Apesar de serem tidos como organismos inofensivos, todas as espécies de *Oxyrhopus* apresentam algum tipo de coloração aposemática. O desenvolvimento dessas características aposemáticas pode ser energeticamente custoso e, quando a pressão seletiva que mantém essas características em uma espécie é relaxada, é de se esperar, quando sua carga genética permitir, o retorno a um estado de coloração energeticamente mais favorável. O elevado custo para a manutenção da coloração foi investigado por Ohsaki (2005), que mostrou que a borboleta *Papilio polytes* apresenta taxa de longevidade reduzida quando expressa colorações de advertência.

Ocorrência dos padrões

Os padrões de coloração de *Micrurus* explicaram a distribuição do padrão de *Oxyrhopus* correspondente, exceto pelo padrão de coloração BIBbr. *Micrurus bernardi*, a única espécie do gênero que apresenta este tipo de coloração, se distribui na América Central, enquanto que *Oxyrhopus petolarius* ocorre na América do Sul meridional. Esse resultado pode ser atribuído ao fato que *O. petolarius* apresenta dois tipos de padrões de coloração, BIBbr e BIRbr, que são bastante semelhantes. É possível que os predadores da espécie não sejam capazes de distinguir entre os dois padrões, classificando bons e maus mímicos de maneira distinta de humanos (Cuthill e Bennett 1993). De fato, um teste *a posteriori* indicou

que o padrão BIRbr de *Micrurus* explica a presença do padrão BIBbr de *Oxyrhopus* ($Z = 5,08$; interseção = 0,61; coeficiente = 0,88; $P < 0,001$). Outro resultado inesperado foi a associação negativa entre a presença dos padrões tricolores dos dois gêneros. Este padrão está difundido em inúmeras espécies de *Micrurus* e *Oxyrhopus* com grande sobreposição geográfica. Como ambos os gêneros apresentam uma distribuição latitudinal diferenciada, com *Micrurus* atingindo porções mais ao norte e *Oxyrhopus* porções mais ao sul do continente, existem regiões com ausência de sobreposição que podem explicar o pequeno coeficiente negativo do GLM. Apesar desse resultado, algumas hipóteses podem explicar a ausência de um modelo em partes da distribuição do mímico, como uma maior distribuição geográfica dos predadores em relação às suas presas aposemáticas. Em áreas de simpatria do mímico com o modelo, o predador sofre seleção para evitar o tipo de coloração e, devido à migração, essa repulsa é mantida em áreas de alopatria do mímico com o modelo. Uma outra possibilidade se baseia na migração do mímico, resultando em fluxo gênico dos indivíduos entre as populações em simpatria e em alopatria com o modelo (Harper e Pfennig 2008; Ries e Mullen 2008).

Riqueza dos padrões

Não só a presença dos padrões de *Micrurus* explicou a presença dos padrões de *Oxyrhopus*, mas houve também relação entre a riqueza de padrões correspondentes entre os dois gêneros. De maneira geral, quanto mais rico em espécies um padrão de coloração modelo, mais espécies de mímicos podem se beneficiar da potencial proteção resultante da semelhança entre mímico e modelo. A elevada riqueza de organismos em direção à Amazônia ocidental tem sido atribuída a diversos fatores, dentre eles a produtividade, diferenciações climáticas e diversidade de hábitat, tendo sido relatada para diversos organismos (Haffer 1969; Bini et al. 2004) inclusive para serpentes corais (França 2008). Por

se tratarem de organismos com ecologias e histórias evolutivas distintas, se esperaria que a diversificação de espécies nesses gêneros fosse diferente. Segundo França (2008) as cobras corais falsas seguem uma diversificação semelhante à das corais verdadeiras, diferentemente dos seus parentes mais próximos. Eu encontrei uma tendência semelhante, com aumento do número de espécies de *Micrurus* e *Oxyrhopus* na mesma direção geográfica, o que sugere que um número maior de modelos favorece a coexistência de mais espécies de mímicos.

Apesar de *Micrurus* e *Oxyrhopus* serem pouco aparentados, algumas características ecológicas podem ser mantidas mesmo entre linhagens distantes. Essas características semelhantes, tidas como conservantismo de nicho, podem gerar disparidades no número de espécies entre regiões. Dessa forma, algum atributo do ambiente como barreiras ambientais ou geográficas ou mesmo características ecofisiológicas podem ter limitado a distribuição de *Micrurus* e *Oxyrhopus* na porção ocidental da Amazônia, fazendo com que a diversificação das linhagem ocorresse principalmente nesse local e contribuindo para o aumento do número de espécies de ambos os gêneros nessa região (Wiens e Donoghue 2004; Wiens e Graham 2005). Dessa forma essa seria uma hipótese mais parcimoniosa que explicaria a congruência no aumento do número de espécies independentemente do mimetismo. Entretanto, esse não parece ser o caso uma vez que diversos estudos confirmam a aversão inata ao padrão coral (Smith 1975; Smith 1976; Smith 1977) e que a maior diversidade de Xenodontíneos ocorre mais ao sul do Equador.

Mímicos imperfeitos e perfeitos

A presença dos padrões de coloração imperfeitos em *Oxyrhopus* foi explicada pela riqueza de padrões de coloração de *Micrurus*, corroborando a hipótese que mímicos imperfeitos são encontrados em áreas com um maior número de modelos. As espécies de *Micrurus* apresentam diferentes toxicidades (Jorge da Silva e Aird 2001) e, na presença de

dois modelos com diferentes toxicidades, um predador tende a ter uma aversão generalizada pelos padrões aposemáticos (Darst e Cummings 2006), contribuindo para o surgimento de padrões imperfeitos de coloração.

Entretanto, o padrão Tsb foi negativamente correlacionado com a riqueza de modelos. A evolução das relações de mimetismo é permeada por muitas variáveis e o número de predadores é certamente uma questão que deve ser ressaltada. As aves, que são predadores de serpentes, tendem a ter sua riqueza diminuída em direção à América do Sul meridional e isso pode ter influenciado a evolução do padrão Tsb pois, como a pressão de predação é relaxada, possibilita-se o aparecimento de padrões imperfeitos, mesmo em áreas com baixa riqueza de modelos. Aliado a esse fato, a taxa de predação em serpentes corais é mais elevada em ambientes florestados do que em áreas abertas (França 2008). Em uma visão de economia de energia, Speed e Ruxton (2007) postulam que a diversidade de sinais aposemáticos é resultante dos custos fisiológicos em se manter a conspicuidade, sugerindo uma explicação alternativa para o surgimento do padrão Tsb nessa área com baixa entrada de energia. Darst (2006) retrata que o processo de aprendizado do predador em relação a presas impalatáveis e seus mímicos é bastante complexo, sendo fortemente influenciado pelo contexto de aprendizagem, o que pode ter contribuído para o aparecimento do padrão Tsb em baixa riqueza de modelos pois este é um padrão com uma das maiores distribuições e com menor quantidade de espécies. Ainda, a proteção de mímicos batesianos pode ser aumentada caso em sua área de ocorrência haja um grande número de presas alternativas, favorecendo o aparecimento de mímicos imperfeitos (Lindstrom et al. 2004). Essa explicação é plausível, pois a riqueza de Xenodontinae, possíveis presas alternativas, aumenta nessa região (França 2008). De maneira inesperada, a presença padrões perfeitos de *Oxyrhopus* também foi explicada pela riqueza de padrões de *Micrurus*. A aparente contradição pode residir no fato que a diversificação *Micrurus* é o fator que mais exerce influência na diversificação dos

padrões de coloração de *Oxyrhopus*, em detrimento dos componentes ecológicos. Finalmente, a riqueza dos padrões de modelos é um fator decisivo para o surgimento e diversificação dos padrões nos mímicos.

Conclusão

Existe associação estreita entre as distribuições de *Micrurus* e *Oxyrhopus* de padrões de coloração correspondentes, corroborando a ocorrência da relação mimética entre os gêneros. A presença e a riqueza de mímicos foi positivamente correlacionada com a riqueza dos modelos, independente da qualidade do mímico (perfeitos ou imperfeitos) indicando que a riqueza de *Micrurus* promove a diversificação de *Oxyrhopus* ou outros fatores promoveram a diversificação simpátrica dos dois gêneros. O esclarecimento das relações filogenéticas e da história biogeográfica de *Micrurus* e *Oxyrhopus* é de fundamental importância para compreender as relações miméticas envolvendo suas espécies.

Referências Bibliográficas

- BAILEY, J.R. (1970). *Oxyrhopus*. In: Catalogue of the Neotropical Squamata: Part 1, Snakes. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press, pp. 229-235.
- BATES, H.W. (1862). Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley (Lepidoptera: Heliconidae). Transactions of the Linnean Society of London 23:495-566.
- BEYER, H.L. (2004). Hawth's Analysis Tools for ArcGIS. Available at <http://www.spatial ecology.com/htools>.
- BINI, L.M., DINIZ, J.A.F. e HAWKINS, B.A. (2004). Macroecological explanations for differences in species richness gradients: a canonical analysis of South American birds. Journal of Biogeography 31:1819-1827.
- BRODIE, E.D. (1993). Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. Evolution 47:227-235.
- BRODIE, E.D. e JANZEN, F.J. (1995). Experimental studies of coral snake mimicry: generalized avoidance of ringed snake patterns by free-ranging avian predators. Functional Ecology 9:186-190.

- BUASSO, C.M., LEYNAUD, G.C. e CRUZ, F.B. (2006). Predation on snakes of Argentina: effects of coloration and ring pattern on coral and false coral snakes. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 41:183-188.
- BURNHAM, K.P. e ANDERSON, D.R. (2002). *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* 2nd ed. New York: Springer, 514 pp.
- CAMPBELL, J.A. e LAMAR, W.W. (1989). *The Venomous Reptiles of Latin America*. Ithaca: Comstock Pub Assoc, 440 pp.
- COSTA, G.C., NOGUEIRA, C., MACHADO, R.B. e COLLI, G.R. (2010). Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: a field evaluation in a biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 19:883-899.
- CRAWLEY, M.J. (2007). *The R Book*. Chichester, England: John Wiley & Sons Ltd, 942 pp.
- CUTHILL, I.C. e BENNETT, A.T.D. (1993). Mimicry and the eye of the beholder. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 253:203-204.
- DARST, C.R. (2006). Predator learning, experimental psychology and novel predictions for mimicry dynamics. *Animal Behaviour* 71:743-748.
- DARST, C.R. e CUMMINGS, M.E. (2006). Predator learning favours mimicry of a less-toxic model in poison frogs. *Nature* 440:208-211.
- DITTRICH, W., GILBERT, F., GREEN, P., MCGREGOR, P. e GREWCOCK, D. (1993). Imperfect mimicry: a pigeons perspective. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 251:195-200.
- DUNCAN, C.J. e SHEPPARD, P.M. (1965). Sensory discrimination and its role in the evolution of Batesian mimicry. *Behaviour* 24:269-282.
- EDMUNDS, M. (2000). Why are there good and poor mimics? *Biological Journal of the Linnean Society* 70:459-466.
- FRANÇA, F.G.R. (2008). *O mimetismo das serpentes corais em ambientes campestres, savânicos e florestais da América do Sul*. Tese de Doutorado. Ecologia. Brasília. 153 pp.
- GASKETT, A.C. e HERBERSTEIN, M.E. (2010). Colour mimicry and sexual deception by Tongue orchids (*Cryptostylis*). *Naturwissenschaften* 97:97-102.
- GREENE, H.W. (1997). *Snakes: The Evolution of Mystery in Nature*. Berkeley and Los Angeles, California: Univ of California Press, 365 pp.
- HAFFER, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.
- HAM, A.D., IHALAINEN, E., LINDSTROM, L. e MAPPES, J. (2006). Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:482-491.

- HARPER, G.R. e PFENNIG, D.W. (2007). Mimicry on the edge: why do mimics vary in resemblance to their model in different parts of their geographical range? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274:1955-1961.
- HARPER, G.R. e PFENNIG, D.W. (2008). Selection overrides gene flow to break down maladaptive mimicry. *Nature* 451:1103-1107.
- HINMAN, K.E., THROOP, H.L., ADAMS, K.L., DAKE, A.J., MCLAUCHLAN, K.K. e MCKONE, M.J. (1997). Predation by free-ranging birds on partial coral snake mimics: the importance of ring width and color. *Evolution* 51:1011-1014.
- JORGE DA SILVA, N., JR. e AIRD, S.D. (2001). Prey specificity, comparative lethality and compositional differences of coral snake venoms. *Comparative Biochemistry and Physiology C-Pharmacology Toxicology & Endocrinology* 128:425-456.
- KIKUCHI, D.W. e PFENNIG, D.W. (2010). High-model abundance may permit the gradual evolution of Batesian mimicry: an experimental test. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 277:1041-1048.
- KOMÁREK, S. (1998). *Mimicry, Aposematism, and Related Phenomena: Mimetism in Nature and the History of its Study*. Prague: Vesmir, 167 pp.
- LINDSTROM, L., ALATALO, R.V., LYYTINEN, A. e MAPPES, J. (2004). The effect of alternative prey on the dynamics of imperfect Batesian and Mullerian mimics. *Evolution* 58:1294-1302.
- LYNCH, J.D. (2009). Snakes of the genus *Oxyrhopus* (Colubridae: Squamata) in Colombia: taxonomy and geographic variation. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)* 49:319-337.
- MALLET, J. e JORON, M. (1999). Evolution of diversity in warning color and mimicry: polymorphisms, shifting balance, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30:201-233.
- OHSAKI, N. (2005). A common mechanism explaining the evolution of female-limited and both-sex Batesian mimicry in butterflies. *Journal of Animal Ecology* 74:728-734.
- PÉREZ, J.V. (2007). Values from multiple rasters for a point shapefile (ArcGIS 9x), available at <http://arcscripsts.esri.com/details.asp?dbid=14948>.
- PFENNIG, D.W., HARCUMBE, W.R. e PFENNIG, K.S. (2000). Coral snake mimics are protected only when they occur with their model. *American Zoologist* 40:1170-1170.
- PFENNIG, D.W., HARCUMBE, W.R. e PFENNIG, K.S. (2001). Frequency-dependent batesian mimicry: predators avoid look-alikes of venomous snakes only when the real thing is around. *Nature* 410:323-323.
- PFENNIG, D.W., HARPER, G.R., BRUMO, A.F., HARCUMBE, W.R. e PFENNIG, K.S. (2007). Population differences in predation on Batesian mimics in allopatry with their model: selection against mimics is strongest when they are common. *Behavioral 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-Biological Sciences* 277:2577-2585.
- PHILLIPS, S.J. e DUDIK, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161-175.
- PRUDIC, K.L. e OLIVER, J.C. (2008). Once a Batesian mimic, not always a Batesian mimic: mimic reverts back to ancestral phenotype when the model is absent. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275:1125-1132.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2010). R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing.
- RECHTEN, C. (1978). Interspecific mimicry in birdsong: does the Beau Geste hypothesis apply? *Animal Behaviour* 26:305-306.
- RETTENMAYER, C.W. (1970). Insect mimicry. *Annual Review of Entomology* 15:43-74.
- RIES, L. e MULLEN, S.P. (2008). A rare model limits the distribution of its more common mimic: a twist on frequency-dependent Batesian mimicry. *Evolution* 62:1798-1803.
- ROZE, J.A. (1996). *Coral Snakes of the Americas: Biology, Identification, and Venoms*. Malabar: Krieger Publishing Company, 340 pp.
- RUXTON, G.D., SHERRATT, T.N. e SPEED, M.P. (2004). *Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry*. Oxford: Oxford University Press, 260 pp.
- SAVAGE, J.M. e SLOWINSKI, J.B. (1990). A simple consistent terminology for the basic color patterns of the venomous 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.
- SHERRATT, T.N. (2002). The evolution of imperfect mimicry. *Behavioral Ecology* 13:821-826.
- SMITH, S.M. (1975). Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science* 187:759-760.
- SMITH, S.M. (1976). Predatory behaviour of young turquoise-browed motmots, *Eumomota superciliosa*. *Behaviour* 56:309-320.
- SMITH, S.M. (1977). Coral-snake pattern recognition and stimulus generalization by naive great kiskadees (Aves-Tyrannidae). *Nature* 265:535-536.
- SMITH, S.M. (1978). Predatory behaviour of young great kiskadees (*Pitangus sulphuratus*). *Animal Behaviour* 26:988-995.

- SMITH, S.M. e MOSTROM, A.M. (1985). "Coral snake" rings: are they helpful in foraging? *Copeia* 1985:384-387.
- SPEED, M.P. e RUXTON, G.D. (2007). How bright and how nasty: explaining diversity in warning signal strength. *Evolution* 61:623-635.
- SPEED, M.P. e 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.
- WALLACE, A.R. (1867). Mimicry and other protective resemblance among animals *Westminster and Foreign Quarterly Review* 32:1-43.
- WIENS, J.J. e DONOGHUE, M.J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19:639-644.
- WIENS, J.J. e GRAHAM, C.H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36:519-539.
- ZAHER, H. e CARAMASCHI, U. (1992). Sur le statut taxinomique d'*Oxyrhopus trigeminus* et *O. guibei* (Serpentes, Xenodontinae). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle Section A Zoologie Biologie et Ecologie Animales* 14:805-827.

Tabela 1. Número de quadrículas por padrão de coloração. BIRbr: Bicolor com anéis negros alternados com vermelhos; BIRbw: Bicolor com anéis negros alternados com brancos; BIRby: Bicolor com anéis negros alternados com amarelos; BIBbr: Bicolor com bandas negras alternadas com vermelhas; BIFr: Bicolor com anéis negros fusionados dorsalmente com bandas ou manchas vermelhas no ventre que podem se estender nas laterais; BIFw: Bicolor com anéis negros fusionados dorsalmente com bandas ou manchas brancas no ventre que podem se estender nas laterais; TMw: Tricolor com um anel negro margeados por dois brancos seguidos de anéis vermelhos; TMy: Tricolor com um anel negro margeados por dois amarelos seguidos de anéis vermelhos; TTw: Tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis brancos e margeados por anéis vermelhos; TTy: Tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis amarelos e margeados por anéis vermelhos; TZbyr: Tricolor com anéis negros alternados com amarelos com uma faixa dorsal vermelha; TZbwr: Tricolor com anéis negros alternados com brancos com uma faixa dorsal vermelha; TPw: Tricolor em pêntades com cinco anéis negros divididos por três anéis brancos margeados por anéis vermelhos; TPy: Tricolor em pêntades com cinco anéis negros divididos por três anéis amarelos margeados por anéis vermelhos; TMiw: Tricolor em mônades com os anéis negros incompletos dorsalmente no anel branco; NBR: Tricolor com anéis brancos, amarelos e vermelhos; BILbr: Bicolor com manchas pretas e vermelhas; BISbr: Bicolor com fundo vermelho e pontos pretos; BISbb: Bicolor com fundo marrom e pontos preto; U: Unicolor vermelho; Tsb: Selas pretas margeadas de branco sobre fundo vermelho.

Padrão	<i>Oxyrhopus</i>	<i>Micrurus</i>
Anelado	1239	1691
Bicolor	1203	617
Tricolor	1337	1692
BIRbr	1198	250
BIRbw	282	354
BIRby	282	131
BIBbr	1198	9
BIFr	-	204
BIFw	-	147
TMw	18	855
TMy	-	379
TTw	1013	1425
TTy	-	853
TZbyr	-	4
TZbwr	66	-
TPw	-	34
TPy	-	34
TMiw	-	6
NBR	-	145
BILbr	-	4
BISbr	13	-
BISbb	13	-
U	719	-
Tsb	714	-

Tabela 2. Modelos lineares generalizados relacionando a presença de *Oxyrhopus* e *Micrurus* para cada padrão de coloração em quadrículas de um grau ao longo da distribuição dos gêneros. BIRbr: bicolor com anéis negros alternados com vermelhos; BIRbw: bicolor com anéis negros alternados com brancos; BIRby: bicolor com anéis negros alternados com amarelos; BIBbr: bicolor com bandas negras alternadas com vermelhas; TMw: tricolor com um anel negro margeados por dois brancos seguidos de anéis vermelhos; TTw: tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis brancos e margeados por anéis vermelhos; Anelado: espécies com anéis; Bicolor: espécies com padrão bicolor; Tricolor: espécies com o padrão tricolor.

Padrão	Interseção	Coefficiente	Z	p
Anelado	-1,62	2,60	8,41	<0,001
Bicolor	0,22	2,15	13,82	<0,001
Tricolor	2,92	-1,84	-3,56	<0,001
BIRbr	0,64	0,85	5,00	<0,001
BIRby	-1,87	1,80	9,47	<0,001
BIRbw	-2,07	1,46	10,42	<0,001
BIBbr	0,74	-15,30	-0,05	0,959
TMw	-6,81	2,92	2,83	<0,005
TTw	-3,32	4,18	13,96	<0,001

Tabela 3 Modelos lineares generalizados relacionando a presença de *Oxyrhopus* e *Micrurus* para cada padrão de coloração em quadrículas de um grau ao longo da distribuição dos gêneros. Valores representam valores médios de coeficientes angulares e lineares obtidos através da técnica de "model averaging", retendo apenas modelos com $\Delta AICC < 4$. Em parênteses, a importância relativa da variável em cada modelo. Anelado: espécies com anéis; Bicolor: espécies com padrão bicolor; Tricolor: espécies com o padrão tricolor; BISbr: Bicolor com fundo vermelho e pontos pretos; BIRbr: bicolor com anéis negros alternados com vermelhos; BIRbw: bicolor com anéis negros alternados com brancos; BIRby: bicolor com anéis negros alternados com amarelos; BIBbr: bicolor com bandas negras alternadas com vermelhas; TMw: tricolor com um anel negro margeados por dois brancos seguidos de anéis vermelhos; TTw: tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis brancos e margeados por anéis vermelhos; TZbwr: Tricolor com anéis negros alternados com brancos com uma faixa dorsal vermelha; Tsb: Selas pretas margeadas de branco sobre fundo vermelho; U: Unicolor vermelho.

<i>Oxyrhopus</i>	<i>Micrurus</i>			
	Anelado	Bicolor	Tricolor	Interseção
Anelado	0,3940 (0,79)	0,2978 (1,00)	0,0568 (0,43)	0,1650
Bicolor	0,3739 (0,77)	0,3295 (1,00)	0,0706 (0,44)	0,1400
Tricolor	0,4147 (0,68)	-0,0397 (0,83)	-0,6008 (0,89)	0,9474
BISbr	0,0020 (0,30)	0,0029 (0,49)	0,0014 (0,30)	0,0030
BIRbr	0,3688 (0,77)	0,3341 (1,00)	0,0711 (0,45)	0,1400
BIRbw/ BIRby	0,0139 (0,35)	0,3484 (1,00)	0,0101 (0,35)	0,0149
BIBbr	0,3618 (0,76)	0,3407 (1,00)	0,0715 (0,45)	0,1400
TMw	0,0020 (0,21)	0,0266 (1,00)	0,0020 (0,21)	0,0005
TTw	0,3513 (0,72)	0,0980 (1,00)	0,1053 (0,47)	0,1019
TZbwr	0,0007 (0,21)	0,0994 (1,00)	0,0007 (0,21)	0,0015
Tsb	0,1555 (0,50)	-0,4096 (1,00)	-0,5347 (0,88)	0,9088
U	0,1737 (0,63)	0,3778 (1,00)	0,1002 (0,54)	0,0127

Tabela 4. Modelos lineares generalizados relacionando a riqueza de espécies de *Oxyrhopus* e *Micrurus* para cada padrão de coloração em quadrículas de um grau ao longo da distribuição dos gêneros. Anelado: espécies com anéis; Bicolor: espécies com padrão bicolor; Tricolor: espécies com o padrão tricolor; BIRbr: bicolor com anéis negros alternados com vermelhos; BIRbw: bicolor com anéis negros alternados com brancos; BIRby: bicolor com anéis negros alternados com amarelos; BIBbr: bicolor com bandas negras alternadas com vermelhas; TMw: tricolor com um anel negro margeados por dois brancos seguidos de anéis vermelhos; TTW: tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis brancos e margeados por anéis vermelhos.

Padrão	Interseção	Coefficiente	Z	p
Anelado	0,04	0,25	34,59	< 0,001
Bicolor	-0,06	0,37	17,92	< 0,001
Tricolor	0,07	0,14	14,79	< 0,001
BIRbr	0,03	0,09	1,80	0,071
BIRbw	-2,19	1,12	9,60	< 0,001
BIRby	-2,01	1,29	8,96	< 0,001
BIBbr	-0,40	-14,91	-0,03	0,972
TMw	-4,94	0,48	2,12	< 0,050
TTw	-0,74	0,36	26,88	< 0,001

Tabela 5. Modelos lineares generalizados relacionando a riqueza de espécies de *Oxyrhopus* e *Micrurus* para cada padrão de coloração em quadrículas de um grau ao longo da distribuição dos gêneros. Valores representam valores médios de coeficientes angulares e lineares obtidos através da técnica de "model averaging", retendo apenas modelos com $\Delta AICC < 4$. Em parênteses, a importância relativa da variável em cada modelo. BIRbr: bicolor com anéis negros alternados com vermelhos; BIRbw: bicolor com anéis negros alternados com brancos; BIRby: bicolor com anéis negros alternados com amarelos; BIBbr: bicolor com bandas negras alternadas com vermelhas; TMw: tricolor com um anel negro margeados por dois brancos seguidos de anéis vermelhos; TTw: tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis brancos e margeados por anéis vermelhos; TZbwr: Tricolor com anéis negros alternados com brancos com uma faixa dorsal vermelha; BISbr: Bicolor com fundo vermelho e pontos pretos; U: Unicolor vermelho; Tsb: Selas pretas margeadas de branco sobre fundo vermelho; Anelado: espécies com anéis; Bicolor: espécies com padrão bicolor; Tricolor: espécies com o padrão tricolor.

<i>Oxyrhopus</i>	<i>Micrurus</i>			
	Anelado	Bicolor	Tricolor	Interseção
Anelado	0,3280	-0,2843	0,4710	0,3366
Bicolor	0,4128 (1,00)	-0,0209 (0,52)	-0,0048 (0,29)	0,0558
Tricolor	-0,0559 (0,48)	-0,3749 (1,00)	0,4120 (1,00)	0,8771
BIRbr	0,1911 (1,00)	-0,0494 (0,75)	0,1358 (1,00)	0,1524
BIRbw/ BIRby	0,2228 (1,00)	0,0042 (0,36)	-0,1391 (1,00)	-0,1046
BIBbr	0,1827 (1,00)	-0,0229 (0,71)	-0,0426 (0,73)	0,2783
TMw	0,0431 (1,00)	-0,0016 (0,38)	-0,0447 (1,00)	0,0080
TTw	-0,0958 (0,70)	-0,2547 (1,00)	0,4852 (1,00)	0,2791
TZbwr	0,1580 (1,00)	-0,0018 (0,33)	-0,1448 (1,00)	-0,0232
BISbr	0,0247 (1,00)	-0,0067 (0,84)	-0,0240 (1,00)	0,0050
U	0,1137 (0,82)	0,1157 (1,00)	0,2858 (1,00)	0,2899
Tsb	-0,1870	-0,1046	0,1401	0,6162

Tabela 6. Modelos lineares generalizados relacionando a presença de padrões imperfeitos e perfeitos de *Oxyrhopus* com a riqueza de padrões de coloração de *Micrurus* em quadrículas de um grau ao longo da distribuição dos gêneros. BISbr: Bicolor com fundo vermelho e pontos pretos; Tsb: Selas pretas margeadas de branco sobre fundo vermelho; TZbwr: Tricolor com anéis negros alternados com brancos com uma faixa dorsal vermelha; U: Unicolor vermelho BIRbr: bicolor com anéis negros alternados com vermelhos; BIRbw: bicolor com anéis negros alternados com brancos; BIRby: bicolor com anéis negros alternados com amarelos; BIBbr: bicolor com bandas negras alternadas com vermelhas; TMw: tricolor com um anel negro margeados por dois brancos seguidos de anéis vermelhos; TTw: tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis brancos e margeados por anéis vermelhos.

Padrão imperfeito	Interseção	Coefficiente	Z	p
BISbr	-6,38	0,42	3,00	< 0,005
Tsb	-0,01	-0,41	-14,0	< 0,001
TZbwr	-6,71	0,81	10,70	< 0,001
U	-1,73	0,26	13,90	< 0,001
Padrão perfeito				
BIRbr	-0,82	0,14	9,65	< 0,001
BIRbw/ BIRby	-3,36	0,43	14,35	< 0,001
BIBbr	-0,83	0,14	9,65	< 0,001
TMw	-7,88	0,79	5,51	< 0,001
TTw	-0,81	0,09	5,21	< 0,001

Legendas das Figuras

Figura 1. Padrões de coloração de *Micrurus* e *Oxyrhopus*. BIRbr: Bicolor com anéis negros alternados com vermelhos; BIRbw: Bicolor com anéis negros alternados com brancos; BIRby: Bicolor com anéis negros alternados com amarelos; BIBbr: Bicolor com bandas negras alternadas com vermelhas; BIFr: Bicolor com anéis negros fundido dorsalmente com bandas ou manchas vermelhas no ventre que podem se estender nas laterais; BIFw: Bicolor com anéis negros fusionados dorsalmente com bandas ou manchas brancas no ventre que podem se estender nas laterais; TMw: Tricolor com um anel negro margeados por dois brancos seguidos de anéis vermelhos; TMy: Tricolor com um anel negro margeados por dois amarelos seguidos de anéis vermelhos; TTw: Tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis brancos e margeados por anéis vermelhos; TTy: Tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis amarelos e margeados por anéis vermelhos; TZbyr: Tricolor com anéis negros alternados com amarelos com uma faixa dorsal vermelha; TZbwr: Tricolor com anéis negros alternados com brancos com uma faixa dorsal vermelha; TPw: Tricolor em pêntades com cinco anéis negros divididos por três anéis brancos margeados por anéis vermelhos; TPy: Tricolor em pêntades com cinco anéis negros divididos por três anéis amarelos margeados por anéis vermelhos; TMiw: Tricolor em mônades com os anéis negros incompletos dorsalmente no anel branco; NBR: Tricolor com anéis brancos, amarelos e vermelhos; BILbr: Bicolor com manchas pretas e vermelhas; BISbr: Bicolor com fundo vermelho e pontos pretos; U: Unicolor vermelho; Tsb: Selas pretas margeadas de branco sobre fundo vermelho.

Figura 2. Distribuição geográfica da presença de *Micrurus* e *Oxyrhopus* em quadrículas de um grau. Quadrículas pretas: Ocorrência de *Micrurus*; quadrículas cinza claro: ocorrência de *Oxyrhopus*; quadrículas cinza escuro: área de sobreposição de *Oxyrhopus* e *Micrurus*. BIRbr:

Bicolor com anéis negros alternados com vermelhos; BIRbw: Bicolor com anéis negros alternados com brancos; BIRby: Bicolor com anéis negros alternados com amarelos; BIBbr: Bicolor com bandas negras alternadas com vermelhas; BIFr: Bicolor com anéis negros fundido dorsalmente com bandas ou manchas vermelhas no ventre que podem se estender nas laterais; BIFw: Bicolor com anéis negros fusionados dorsalmente com bandas ou manchas brancas no ventre que podem se estender nas laterais; TMw: Tricolor com um anel negro margeados por dois brancos seguidos de anéis vermelhos; TMy: Tricolor com um anel negro margeados por dois amarelos seguidos de anéis vermelhos; TTw: Tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis brancos e margeados por anéis vermelhos; TTy: Tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis amarelos e margeados por anéis vermelhos; TZbyr: Tricolor com anéis negros alternados com amarelos com uma faixa dorsal vermelha; TZbwr: Tricolor com anéis negros alternados com brancos com uma faixa dorsal vermelha; TPw: Tricolor em pêntades com cinco anéis negros divididos por três anéis brancos margeados por anéis vermelhos; TPy: Tricolor em pêntades com cinco anéis negros divididos por três anéis amarelos margeados por anéis vermelhos; TMiw: Tricolor em mônades com os anéis negros incompletos dorsalmente no anel branco; NBR: Tricolor com anéis brancos, amarelos e vermelhos; BILbr: Bicolor com manchas pretas e vermelhas; BISbr: Bicolor com fundo vermelho e pontos pretos; U: Unicolor vermelho; Tsb: Selas pretas margeadas de branco sobre fundo vermelho.

Figura 3. Distribuição geográfica da riqueza de *Micrurus* e *Oxyrhopus* em quadrículas de um grau. *: *Micrurus* BIRbr: Bicolor com anéis negros alternados com vermelhos; BIRbw: Bicolor com anéis negros alternados com brancos; BIRby: Bicolor com anéis negros alternados com amarelos; BIBbr: Bicolor com bandas negras alternadas com vermelhas; BIFr: Bicolor com anéis negros fundido dorsalmente com bandas ou manchas vermelhas no

ventre que podem se estender nas laterais; BIFw: Bicolor com anéis negros fusionados dorsalmente com bandas ou manchas brancas no ventre que podem se estender nas laterais; TMw: Tricolor com um anel negro margeados por dois brancos seguidos de anéis vermelhos; TMy: Tricolor com um anel negro margeados por dois amarelos seguidos de anéis vermelhos; TTw: Tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis brancos e margeados por anéis vermelhos; TTy: Tricolor em tríades com três anéis negros intercalados com dois anéis amarelos e margeados por anéis vermelhos; TZbyr: Tricolor com anéis negros alternados com amarelos com uma faixa dorsal vermelha; TZbwr: Tricolor com anéis negros alternados com brancos com uma faixa dorsal vermelha; TPw: Tricolor em pântades com cinco anéis negros divididos por três anéis brancos margeados por anéis vermelhos; TPy: Tricolor em pântades com cinco anéis negros divididos por três anéis amarelos margeados por anéis vermelhos; TMiw: Tricolor em mônades com os anéis negros incompletos dorsalmente no anel branco; NBR: Tricolor com anéis brancos, amarelos e vermelhos; BILbr: Bicolor com manchas pretas e vermelhas; BISbr: Bicolor com fundo vermelho e pontos pretos; U: Unicolor vermelho; Tsb: Selas pretas margeadas de branco sobre fundo vermelho.

Figura 1

Modelo

Mímico

Micrurus anellatus
Micrurus diastema
Micrurus limbatus
Micrurus multifasciatus
Micrurus multicostatus
Micrurus nigrocinctus
Micrurus pacaraimae
Micrurus renjifo
Micrurus ruatanus
Micrurus spurelli
Micrurus stewarti



BIRbr

Oxyrhopus clathratus
Oxyrhopus formosus
Oxyrhopus petolarius

Micrurus albicinctus
Micrurus annellatus
Micrurus margaritiferus
Micrurus mipartitus
Micrurus psyches



BIRbw

Oxyrhopus occipitalis

Micrurus mipartitus
Micrurus putumayensis



BIRby

Oxyrhopus occipitalis

Micrurus bernardi



BIBbr

Oxyrhopus petolarius

Micrurus narducci
Micrurus scutiventris



BIFr

Micrurus collaris



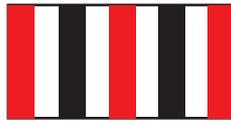
BIFw

Figura 1 cont

Modelo

Mímico

- Micrurus alleni*
- Micrurus annellatus*
- Micrurus averyi*
- Micrurus bogerti*
- Micrurus browni*
- Micrurus catamayensis*
- Micrurus circinalis*
- Micrurus clarki*
- Micrurus corallinus*
- Micrurus diastema*
- Micrurus distans*
- Micrurus dumerilii*
- Micrurus ephippifer*
- Micrurus fulvius*
- Micrurus latifasciatus*
- Micrurus medemi*
- Micrurus mertensi*
- Micrurus nigrocinctus*
- Micrurus oligoanellatus*
- Micrurus ornatissimus*
- Micrurus paraensis*
- Micrurus peruvianus*
- Micrurus petersi*
- Micrurus proximans*
- Micrurus remotus*
- Micrurus steindachneri*
- Micrurus stuarti*
- Micrurus tener*



Oxyrhopus doliatus
Oxyrhopus erdisii

TMw

- Micrurus alleni*
- Micrurus browni*
- Micrurus clarki*
- Micrurus distans*
- Micrurus dumerilii*
- Micrurus ephippifer*
- Micrurus fulvius*
- Micrurus latifasciatus*
- Micrurus mertensi*
- Micrurus mosquitensis*
- Micrurus nebularis*
- Micrurus nigrocinctus*
- Micrurus pachecogili*
- Micrurus petersi*
- Micrurus proximans*
- Micrurus stuarti*
- Micrurus tamaulipensis*
- Micrurus tener*



TMy

Figura 1 cont

Modelo

- Micrurus altirostris*
- Micrurus ancoralis*
- Micrurus averyi*
- Micrurus baliocoryphus*
- Micrurus bocourti*
- Micrurus brasiliensis*
- Micrurus decoratus*
- Micrurus diana*
- Micrurus dissoleucus*
- Micrurus dumerilii*
- Micrurus filiformis*
- Micrurus frontalis*
- Micrurus frontifasciatus*
- Micrurus hemprichii*
- Micrurus ibiboboca*
- Micrurus isozonus*
- Micrurus laticollaris*
- Micrurus lemniscatus*
- Micrurus pyrrhocryptus*
- Micrurus sangilensis*
- Micrurus serranus*
- Micrurus silviae*
- Micrurus spixii*
- Micrurus surinamensis*
- Micrurus tricolor*
- Micrurus tschudii*



TTw

Mímico

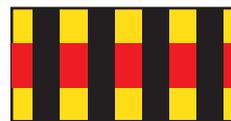
- Oxyrhopus guibei*
- Oxyrhopus melanogenys*
- Oxyrhopus trigeminus*
- Oxyrhopus vanidicus*

- Micrurus decoratus*
- Micrurus isozonus*
- Micrurus laticollaris*
- Micrurus spixii*
- Micrurus surinamensis*
- Micrurus tschudii*



TTy

- Micrurus camilae*



TZbyr



TZbwr

- Oxyrhopus leucomelas*
- Oxyrhopus marcapatae*

- Micrurus elegans*



TPw

Figura 1 cont

Modelo

Mímico

Micrurus elegans



TPy

Micrurus hippocrepis



TMiw

Micrurus langsdorffi



NBR

Micrurus limbatus



BILbr



Oxyrhopus fitzingeri

BISbr



Oxyrhopus formosus
Oxyrhopus melanogenys
Oxyrhopus occipitalis

U



Oxyrhopus rhombifer

Tsb

Figura 2

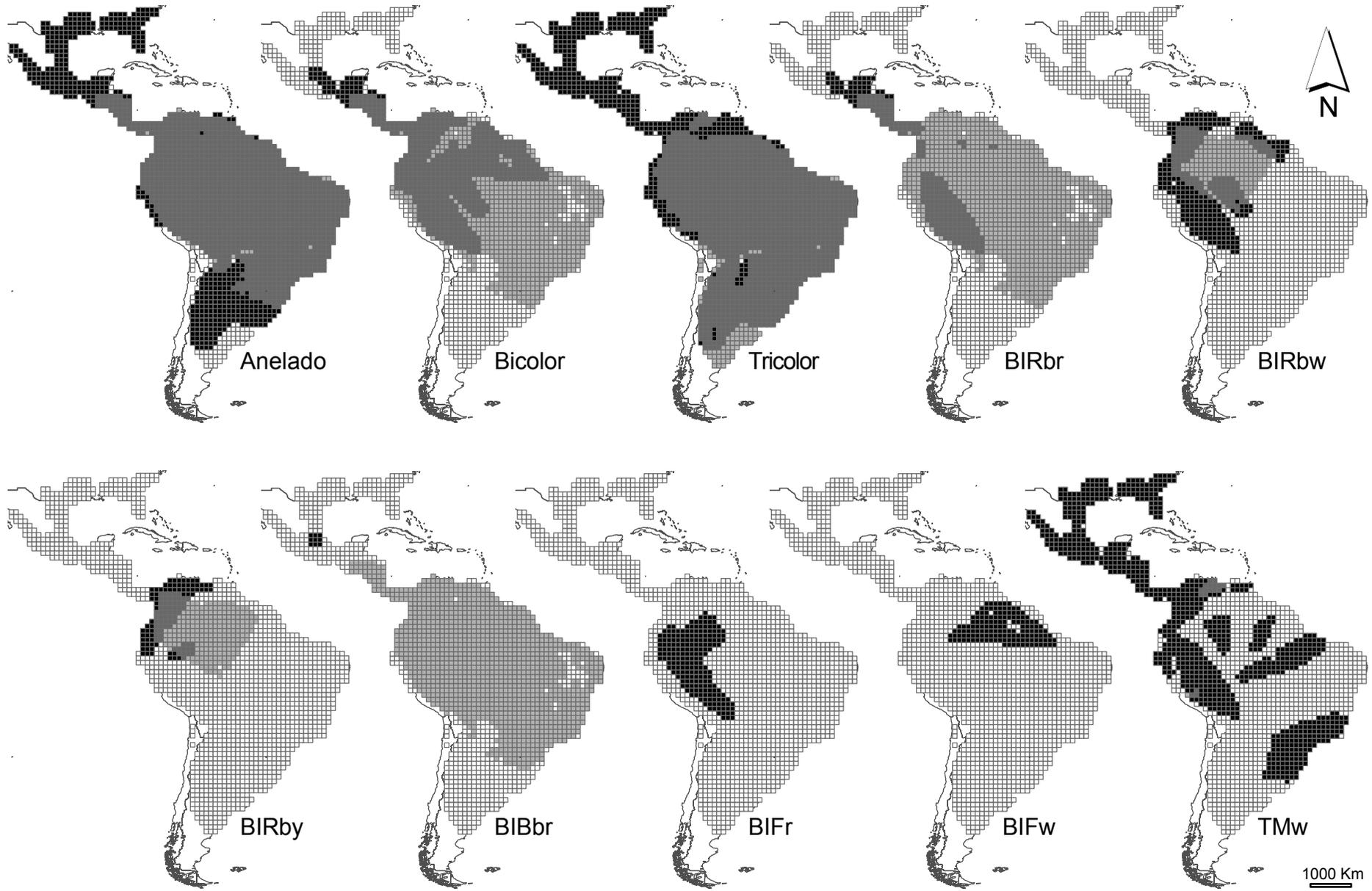


Figura 2 cont.

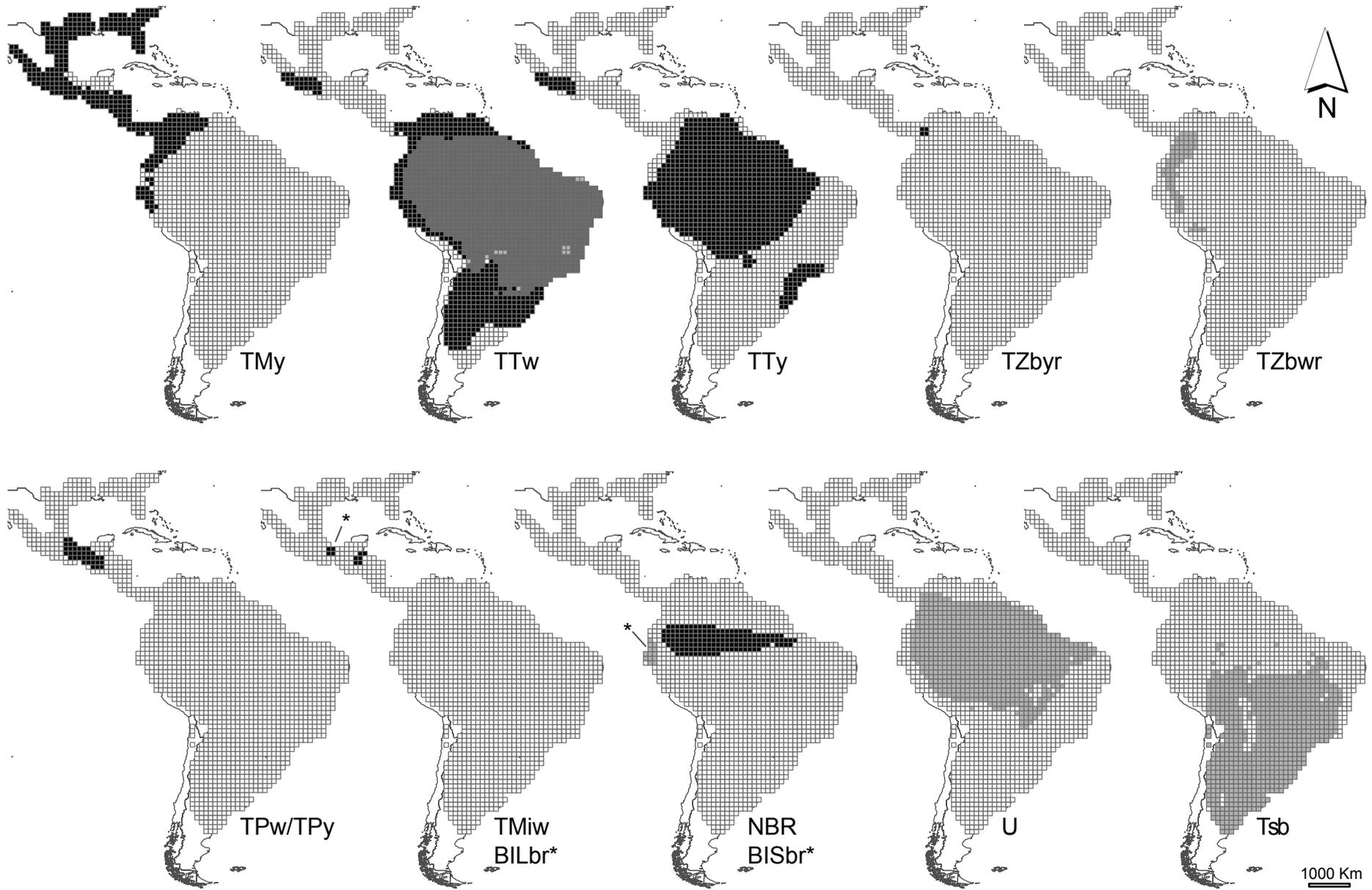


Figura 3

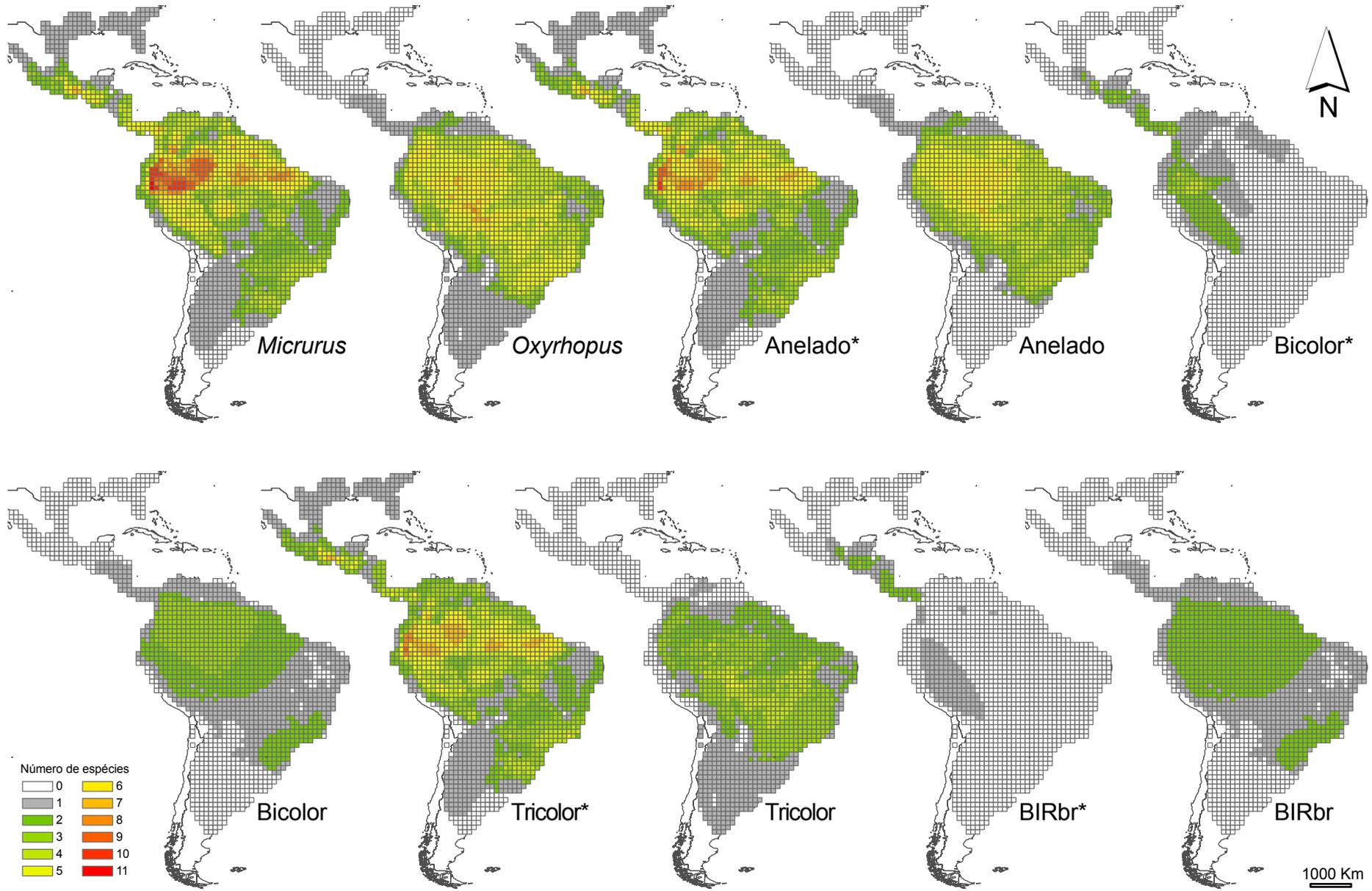


Figura 3 cont.

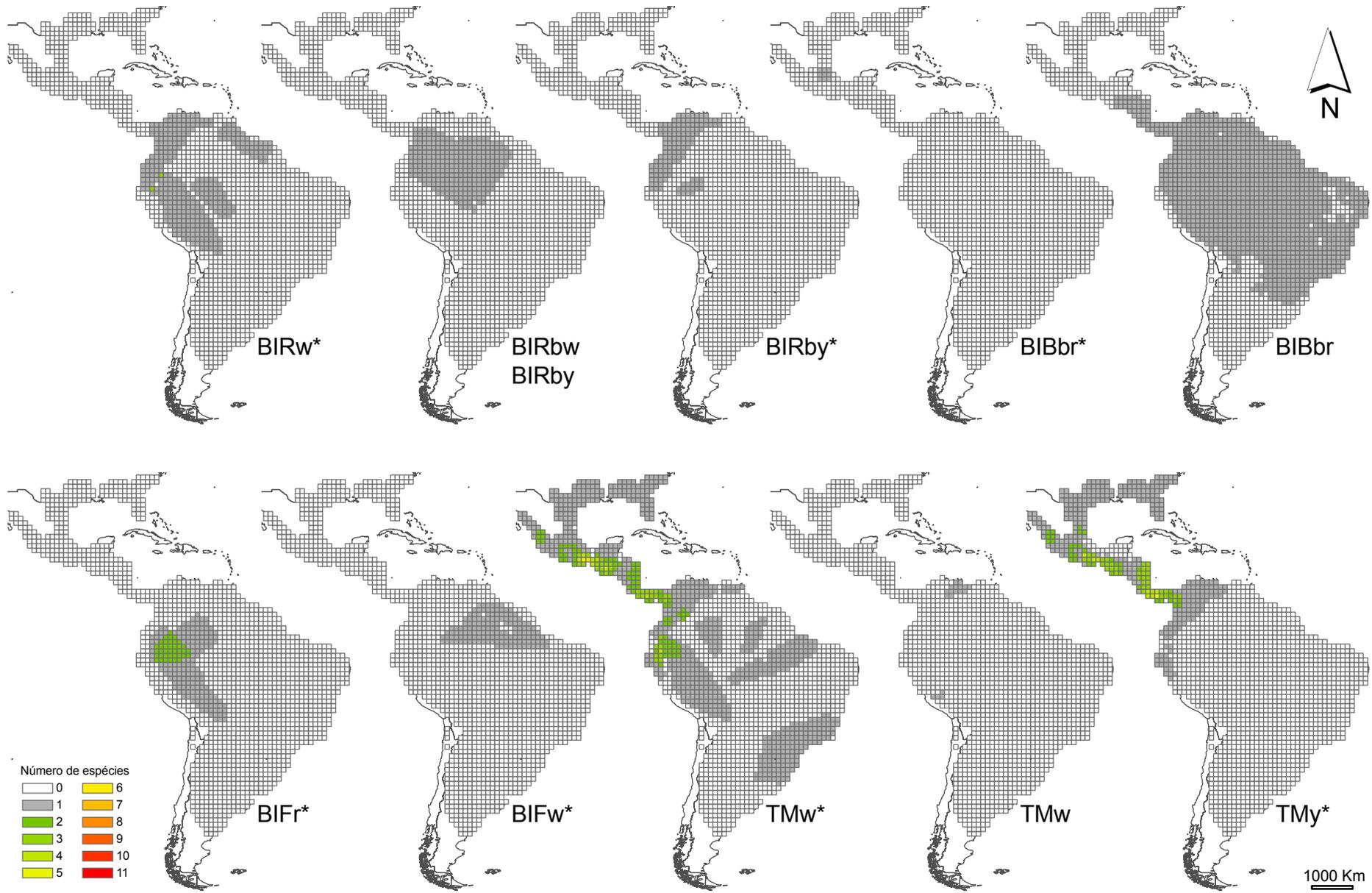


Figura 3 cont.

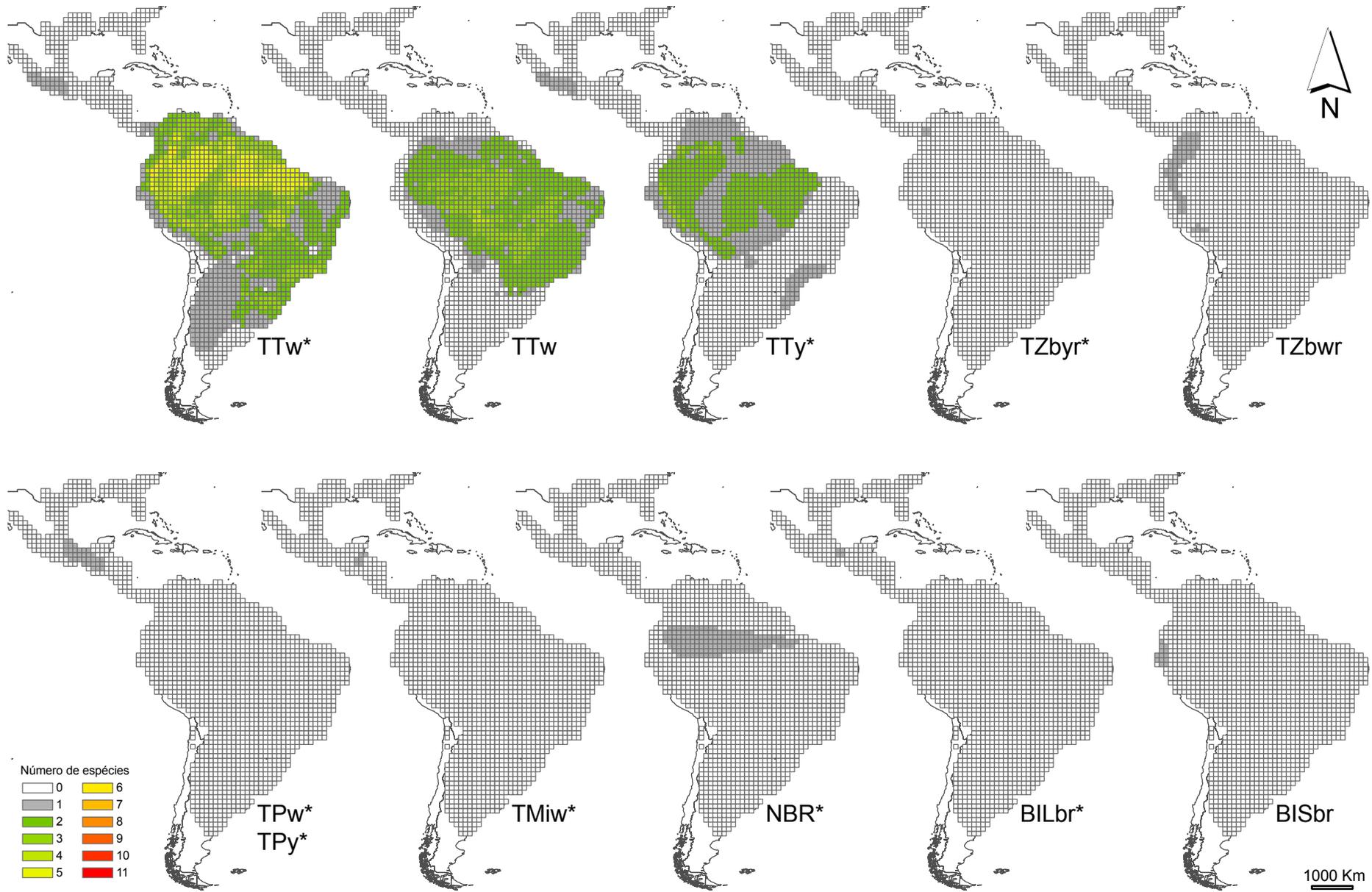
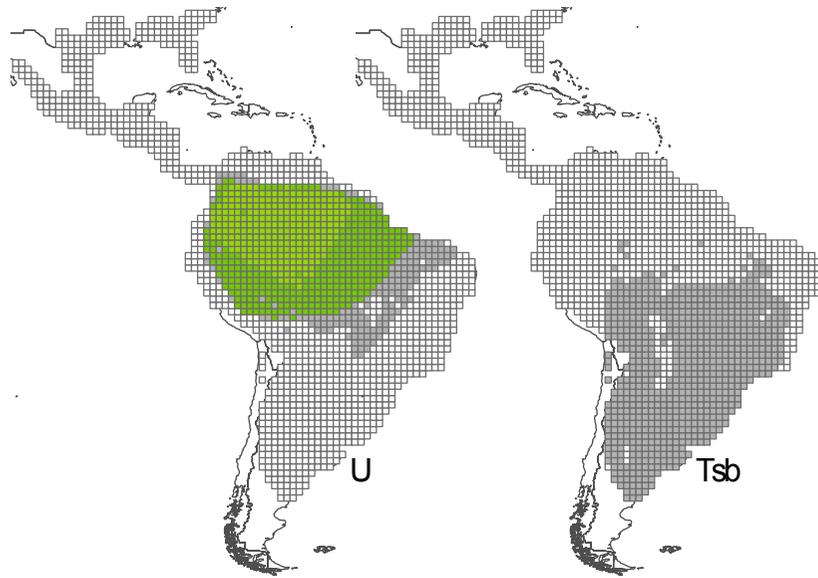


Figura 3 cont.



Número de espécies



1000 Km