



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

O MIMETISMO DAS SERPENTES CORAIS EM AMBIENTES
CAMPESTRES, SAVÂNICOS E FLORESTAIS DA AMÉRICA DO SUL

Frederico Gustavo Rodrigues França

Brasília-DF

2008

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

O MIMETISMO DAS SERPENTES CORAIS EM AMBIENTES
CAMPESTRES, SAVÂNICOS E FLORESTAIS DA AMÉRICA DO SUL

Frederico Gustavo Rodrigues França

Orientador: Alexandre Fernandes Bamberg de Araújo

Tese apresentada ao Departamento de Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Brasília-DF

2008

Trabalho realizado junto ao Departamento de Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, sob orientação do Prof. Alexandre Fernandes Bamberg de Araújo, com o apoio financeiro da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Data da Defesa: 01 de agosto de 2008

Banca Examinadora

Prof. Dr. Alexandre Fernandes Bamberg de Araújo
(Orientador)

Prof. Dr. Daniel Oliveira Mesquita

Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli

Prof. Dr. Hélio Ricardo da Silva

Prof. Dr. Raimundo Paulo Barros Henriques

Prof. Dr. Reuber Brandão

À Vivian,

minha querida companheira de todos os momentos

Agradecimentos

Agradeço imensamente a todas as pessoas que participaram de alguma forma desse trabalho:

Ao **Alexandre Araújo**, por toda orientação e amizade durante esses sete anos de convivência, desde o mestrado até hoje.

Aos professores **Laurie Vitt**, **Guarino Colli** e **Daniel Mesquita**, pelas críticas e sugestões ao projeto na qualificação, e pela a possibilidade de participar de vários projetos durante o doutorado e aprender muito sobre a herpetofauna do Brasil e do mundo, principalmente sobre as serpentes.

Aos membros da banca: **Daniel Mesquita**, **Guarino Colli**, **Hélio Silva**, **Reuber Brandão** e **Raimundo Henriques**.

As minhas sobrinhas queridas **Ana Carollina** e **Amanda** que tanto me ajudaram a “fazer maisi cobinhas!”

Aos amigos **Iubatã Faria** e **Bárbara Fonseca**, por toda ajuda na confecção dos modelos e nos trabalhos de campos na Chapada

Ao grande amigo **Davi Pantoja**, pelos ótimos momentos durante todo esse tempo, seja em Brasília, em Alta Floresta ou no PNCV.

Ao grande amigo **Santos Balbino**, parceiro de sempre, com quem pude contar em todos os momentos em que estivemos juntos em campo, e que tem o poder de tornar qualquer situação complicada em diversão.

Ao grande amigo **Daniel Mesquita**, companheiro e padrinho, por toda a amizade e ajuda sempre disponível em todos os momentos desde a graduação. Espero que continuemos a trabalhar juntos e passar por momentos incríveis, tanto científicos como gastronômicos.

Ao grande amigo e cunhado **Ailton Maciel**, por todo companheirismo e ajuda exaustiva na preparação das figuras da tese e de todos os outros trabalhos, e por estar sempre disponível em todos os momentos.

Ao pessoal da Amazônia, por toda ajuda na colocação das massinhas na floresta: **Juliana Bragança**, **Amanda**, **Camila**, e em especial ao **Nathocley Venâncio**, grande herpetólogo e companheiro de campo em Boca do Acre.

Aos funcionários do Parque Nacional Chapada dos Veadeiros: **Daniel Borges, Simone Fonseca, José Fernando Rebello**, e pelo imenso apoio que nos deram e continuam dando ao longo da execução desse trabalho. Pudemos contar não somente com o apoio logístico no Parque, mas também com o incentivo e torcida, e compartilhar nossas expectativas e resultados. Agradeço ainda ao **Benigno, Macil e Clóvis**, pelo apoio constante. Agradeço também especialmente ao **Luzimar**, por permitir a utilização da mata da Morada do Sol.

Ao **Gabriel Costa**, por toda amizade e ajuda no capítulo 2.

Aos amigos **Pablo Sebastian, Mieko Kanegae e Nino, Gustavo Vieira, Donald Sheppard, Reuber Brandão, Renato Farias, Crizanto, Adrian Garda, Flávio Rodrigues, Alexandra Bezerra, Adriani Hass, Mariana Mira, Paula Valdujo**, pela convivência e amizade durante todos esses anos de UnB.

To my brother **Greg** for the support.

Aos meus queridos pais, **Paulo França e Aurizete França**, por todo apoio durante toda a minha vida. Espero que eu possa algum dia recompensar um pouquinho de tudo o que vocês fazem por mim.

As minhas queridas irmãs **Gabriele e Paula**, aos meus queridos cunhados **Rafael e Ricardo**, e a minha querida sobrinha **Marina**, por todo o carinho e compreensão todos esses anos, e por saber que mesmo estando um pouco mais longe eu sempre poderei contar com vocês.

A minha querida família **Braz, Maria, Ibraim, Virgínia, Viviane, Carol e Amanda**, por todo apoio, carinho e compreensão em Brasília

A **CAPES, CNPq, IBAMA** e ao curso de **Pós-Graduação em Ecologia** da UnB.

Por fim, a minha amada **Vívian**, a minha querida companheira de todas as horas, seja nos momentos tranquilos ou nas adversidades. Por ser um exemplo de dedicação, empenho e profissionalismo, e me ensinar a sempre correr atrás de um ideal, mesmo que ele pareça impossível. Além de ser a mais extraordinária flautista, ornitóloga e filósofa. Este trabalho nunca teria acontecido sem a sua ajuda.

“There are in tropical America a number of venomous snakes of the genus *Elaps*, which are ornamented with brilliant colours disposed in a peculiar manner. The ground colour is generally bright red, on which are black bands of various widths and sometimes divided into two or three by yellow rings. Now, in the same country are found several genera of harmless snakes, having no affinity whatever with the above, but coloured exactly the same ... The deadly *Elaps lemniscatus* has the black bands very broad, and each of them divided into three by narrow yellow rings; and this again is exactly copied by a harmless snake, *Pliocerus elapoides*, which is found along with its model in Mexico”

(Alfred Russel Wallace, 1867)

SUMÁRIO

	Página
Resumo	01
Capítulo 1: A História do Mimetismo das Serpentes Corais	
Texto	04
Referências Bibliográficas	23
Figura 1	28
Figura 2	29
Capítulo 2: Coloração, Riqueza e Distribuição das Serpentes Corais- Verdadeiras e Falsas-Corais na América do Sul	
Introdução	30
Material e Métodos	31
Resultados	35
Discussão	37
Referências Bibliográficas	44
Tabelas	54-62
Figuras	63-67
Capítulo 3: Predação Diferencial e Tipo de Hábitat Como Agentes de Seleção Sobre o Complexo Mimético de Serpentes Corais em Ambientes Campestres, Savânicos e Florestais da América do Sul	
Introdução	68
Material e Métodos	70
Resultados	76
Discussão	80
Conclusão	91
Referências Bibliográficas	91
Tabelas	102-111
Figuras	112-119
Capítulo 4: Impacto do Fogo Sobre a Predação de Serpentes Corais no Cerrado do Brasil Central	
Introdução	120
Material e Métodos	122
Resultados	125
Discussão	128
Referências Bibliográficas	132
Tabelas	138-139
Figuras	140-144

Resumo

O mimetismo das serpentes corais já tem sido proposto a mais de um século e intensos debates, estudos e revisões ocorreram desde então. Porém, por ser um mecanismo evolutivo de grande importância para a proteção de várias espécies ao longo de toda a América, muitas perguntas em relação ao processo mimético ainda não foram resolvidas. O presente estudo focalizou nas relações de distribuição de espécies e frequências de predação em diferentes padrões de coloração das serpentes corais presentes na América do Sul, e mais especificamente analisou as pressões sobre os fenótipos em diferentes fisionomias do bioma Cerrado, tanto em comparação com a pressão registrada na Floresta Amazônica, quanto em relação ao impacto do fogo nas fisionomias.

Dividido em quatro capítulos, no primeiro é apresentado um histórico em que o mimetismo das serpentes corais é contextualizado em função da evolução de conceitos e experimentações que ocorreram ao longo dos anos até os dias de hoje. A dificuldade em se identificar corretamente as espécies que possuíam estes característicos padrões de coloração registrada desde os primeiros naturalistas e taxonomistas já indicava a complexidade deste processo de convergência entre fenótipos. Os estudos com mimetismo de serpentes corais têm apresentado informações não apenas conceituais, como também desenhos experimentais que podem ser extrapolados para estudos de relações predador-presa com outros organismos.

No segundo capítulo é realizada uma extensa revisão sobre as composições de espécies de serpentes corais, verdadeiras e falsas, bem como os diferentes fenótipos apresentados por estas espécies, em várias localidades da América do Sul. O foco do estudo foi identificar padrões específicos para a formação deste complexo em diferentes biomas sul-americanos. Os biomas que apresentam maiores diversidades de espécies, o Cerrado e a Amazônia, também possuem maiores riquezas de serpentes corais. Porém, enquanto na Amazônia há uma composição de serpentes com várias espécies de elapídeos venenosos e conseqüentemente vários colubrídeos mímicos, no Cerrado foi encontrada uma riqueza significativamente maior de mímicos em relação aos modelos venenosos, bem como de padrões imperfeitos em relação ao padrão de três cores apresentado pelas serpentes corais-verdadeiras. Em menor escala, pela menor riqueza de espécies, os resultados podem ser extrapolados também para a Mata Atlântica e o Chaco/Pantanal, indicando uma semelhança na formação do complexo mimético em biomas florestais, e que são diferentes dos complexos presentes em biomas caracterizados por tipos de vegetação aberta. Os estudos experimentais realizados nos capítulos 3 e 4 procuram elucidar estes resultados. Além disso, neste capítulo foram comparadas as distribuições das espécies de

serpentes corais verdadeiras, serpentes xenodontíneas e serpentes falsas-corais da subfamília Xenodontinae em relação à latitude, já que os dois primeiros clados apresentam distribuições totalmente discrepantes. Foi encontrada uma distribuição intermediária para as falsas-corais indicando que tanto a inércia filogenética, que levaria a proximidade para o clado Xenodontinae, bem como a força ecológica-evolutiva do mimetismo, forçando a distribuição dos mímicos a assemelhar-se a dos modelos, estariam moldando esta distribuição.

No terceiro capítulo é realizado o experimento com réplicas de serpentes corais construídas com plasticina, representando os principais fenótipos, para verificar a pressão de predação neste complexo mimético. Primeiramente foram construídas réplicas com padrões inexistentes, porém com as mesmas cores (vermelho, preto e branco), ou com o mesmo padrão, porém sem a cor aposemática, e verificou-se que os predadores naturais conseguem distinguir tanto os padrões quanto as cores das serpentes corais, de modo que as réplicas que possuíam o padrão de coral-verdadeira foram mais evitadas. Pelas impressões deixadas nas plasticinas, foi verificado que as aves são as principais predadoras das serpentes no geral, porém mamíferos carnívoros também atacam as serpentes de forma diferencial. Por outro lado, roedores e artrópodes, que também deixaram impressões nas réplicas, não mostram aversão a nenhum padrão e como não são orientados visualmente, estes dados foram descartados. Os experimentos que observaram as freqüências de ataques às diferentes serpentes artificiais foram realizados em quatro fitofisionomias do bioma Cerrado, campo limpo úmido, campo sujo, cerrado *sensu stricto* e mata de galeria, bem como em uma região de Floresta de terra firme da Amazônia. De modo geral, as réplicas que possuíam os padrões tricolores foram mais evitadas que as bicolores e unicolores, porém os fenótipos corais são significativamente menos atacados que os controles inteiramente marrons ou cinzas. As réplicas dispostas na Amazônia foram mais atacadas que as réplicas do bioma Cerrado, tanto os controles quanto as corais, e dentro do Cerrado, a mata de galeria foi a fisionomia que apresentou maior predação. Foi compilada uma extensa lista de possíveis predadores de serpentes tanto para a Amazônia quanto para o Cerrado, onde houve a separação no uso das fisionomias, de modo que foi descartada a hipótese de maior riqueza de predadores para as áreas florestais. Baseando os argumentos em recentes trabalhos sobre as formas de identificação de cores e padrões por aves, foi concluído que a seleção das espécies miméticas é mais forte em locais abertos, e conseqüentemente com maior disponibilidade de luz, sendo a cor aposemática muito importante no reconhecimento e aversão aos padrões em áreas campestres e savânicas, e desta forma permite a manutenção de mímicos imperfeitos. Em ambientes florestais, que são mais escuros, as cores não influenciam

tanto no processo mimético como e muitas espécies de modelos não são principalmente aposemáticos.

No quarto capítulo é analisada a influência do fogo sobre a predação das serpentes corais em fisionomias campestres e savânicas do Cerrado. O fogo é um componente natural na composição e estruturação da biodiversidade do bioma Cerrado, e queimadas não freqüentes e heterogêneas têm sido propostas para a manutenção de uma fauna mais rica. Além disso, o fogo possui diferentes intensidades entre as fisionomias, sendo as áreas campestres mais afetadas do que as savânicas. Desta forma, foram utilizadas réplicas de serpentes corais para acessar a freqüência de ataque entre as áreas queimadas e não queimadas em uma área de campo limpo e em uma área de cerrado *sensu stricto*. A predação no campo limpo recém-queimado foi muito alta em todos os padrões, apesar do fenótipo característico das serpentes corais-verdadeiras ter sido menos atacado, e tanto no campo limpo quanto no cerrado *sensu stricto* as freqüências de ataque estabilizam-se em pelo menos seis meses. Mesmo em áreas de maior pressão de predação, como as áreas recém-queimadas é vantajoso para as serpentes possuir o fenótipo coral. Os resultados indicam que queimadas controladas em áreas de Cerrado podem ser vantajosas para a fauna do Cerrado, especificamente as serpentes, não só por aumentar a diversidade, mas também por evitar os danos diretos do fogo às espécies e evitar uma alta pressão de predação em grandes áreas do Cerrado.

Os resultados encontrados neste trabalho só vêm confirmar a complexidade e a importância do mimetismo das serpentes corais na Região Neotropical. Os resultados encontrados aqui vêm elucidar a presença de uma série de fenótipos imperfeitos bem como vêm evidenciar a força da seleção natural atuando sobre as espécies de serpentes de ambientes campestres, savânicos e florestais da América do Sul. Ao mesmo tempo em que hipóteses são esclarecidas, novas perguntas surgem sobre as relações de convergência entre as espécies deste complexo mimético e novos estudos devem ser realizados em outros biomas, em diferentes condições ou focalizando outras abordagens, já que o mimetismo envolve diversos campos como evolução, ecologia, morfologia, biologia molecular, psicologia, semiótica, comportamento, entre outros. Além disso, os resultados deste trabalho demonstram que o mimetismo das serpentes corais deve ser amplamente utilizado tanto nos processos conceituais, quanto na elaboração de modelagens ecológico-evolutivas utilizadas para quantificar o poder da seleção natural sobre predadores, presas, mímicos e modelos.

Capítulo 1. A História do Mimetismo das Serpentes Corais

Porque há tantas serpentes neotropicais que se assemelham aos elapídeos potencialmente venenosos? Esta pergunta principal sobre as relações miméticas entre as serpentes corais-verdadeiras (Elapidae, *Micrurus*) e as falsas-corais (Colubridae e Aniliidae, vários gêneros) tem sido motivo de um intenso debate ecológico há mais de um século (Wicker, 1968). Desde Cope (1860) e Wallace (1867) existe o interesse sobre o entendimento da convergência dos padrões de coloração em vermelho, preto, branco ou amarelo, e suas várias combinações. Porém, mesmo os primeiros naturalistas já se depararam tanto com serpentes venenosas quanto com serpentes inofensivas que possuíam este característico padrão de coloração.

Formulação do Conceito: Os Primeiros Exploradores e Naturalistas

Desde os primeiros exploradores que vieram a América do Sul depois da descoberta do novo continente a partir do século XV, as serpentes corais já eram motivo de admiração e medo devido a seu típico padrão de coloração existente apenas no novo mundo (as serpentes corais verdadeiras são distribuídas do sul dos Estados Unidos à Argentina central e as falsas-corais possuem uma distribuição um pouco mais ampla desde o sul do Canadá (*Lampropeltis*) até o centro-sul da Argentina e Chile (*Apostolepis dorbignyi*)) e por serem altamente venenosas (Roze, 1996). O primeiro relato de coleta sistemática de serpentes corais provém do naturalista brasileiro Alexandre Rodrigues Ferreira, que nasceu em Salvador em 1756, doutorou-se em Ciências Naturais em Coimbra e logo foi nomeado em 1778 pela Rainha D. Maria I para chefiar a comissão científica encarregada de empreender viagem pelas capitânicas do Grão-Pará, Rio Negro, Mato Grosso e Cuiabá, conhecida como “Viagem Filosófica” (Vanzolini, 2004). Os diversos animais que Alexandre enviou para Lisboa eram etiquetados com os nomes populares, pois apesar de ser da mesma época da publicação do *Systema Naturae* de Linnaeus, este ainda não era utilizado. Dentre estes estavam as cobras de coral, que abrangiam tanto elapídeos quanto colubrídeos como sendo um mesmo grupo. Mesmo Carl Linnaeus no seu *Systema Naturae* (1758) descreveu as espécies de serpentes corais, verdadeiras ou falsas, como pertencentes ao mesmo gênero: a falsa-coral *Erythrolamprus aesculapii* foi descrita como *Coluber aesculapii*, e as corais-verdadeiras *Micrurus fulvius* e *Micrurus lemniscatus* foram descritas como *Coluber fulvius* e *Coluber lemniscatus* respectivamente. E é interessante que Linnaeus, ao descrever *Coluber aesculapii* (*Erythrolamprus aesculapii*), incluiu na série tipo uma

serpente coral-verdadeira *Micrurus lemniscatus* (Andersson, 1899; Roze, 1996) A única exceção foi *Anilius scytale* descrita como *Anguis scytale*.

Vários outros naturalistas vieram em expedições à América do Sul, principalmente após a vinda da família Real Portuguesa em 1808 e a conseqüente abertura dos portos brasileiros. A expedição bávara no Brasil foi fruto do casamento de Dom Pedro I com a arquiduquesa Leopoldina da Áustria, que vindo para o Brasil trouxe um grupo de naturalistas europeus, dentre eles Johann Baptist Von Spix e Karl Friedrich Philipp von Martius. Spix e Martius começaram a viagem no Rio de Janeiro em 1817 e viajaram pelo interior do Brasil por trinta meses ininterruptos passando por São Paulo, Minas Gerais, Bahia, Piauí, Maranhão, Pará, Amazonas, até Araracuara na Colômbia, passando assim pelos biomas Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga e Amazônia (Spix e Martius, 1981). Muitos animais foram coletados e enviados para museus europeus e todas as serpentes da expedição bávara foram enviadas à Universidade de Munich e descritas por Johann Georg Wagler, que foi assistente de Spix e depois se tornou diretor do Museu Zoológico da Universidade de Munich. Diferente de Linnaeus, Wagler separou as espécies que apresentavam padrão de coloração coral das serpentes do gênero *Coluber*, agrupando-as no gênero *Elaps*: A coral-verdadeira *Micrurus langsdorffi* foi descrita como *Elaps langsdorffi*, e as falsas-corais *Hydrodynastes bicinctus*, *Hydrops martii*, *Hydrops triangularis*, *Erythrolamprus aesculapii venustissimus* e *Tantilla melanocephala* foram descritas como *Elaps schrankii*, *Elaps martii*, *Elaps triangularis*, *Elaps venustissimus* e *Elaps melanocephalus*. Porém, uma serpente coral que Wagler considerou distinta de todas as outras por possuir diferenças na escutelação da cabeça, foi descrita como um novo gênero e a espécie foi uma homenagem ao seu mestre, *Micrurus spixii* (Spix e Wagler, 1824). Ainda, pela primeira vez uma espécie de coloração vermelha não foi incluída nos gêneros *Elaps* e *Micrurus*, já indicando uma primeira separação das serpentes corais: a falsa-coral *Oxyrhopus formosus* foi descrita como *Natrix occipitalis*.

Outro naturalista que veio ao Brasil influenciado pela obra do botânico prussiano Alexander von Humboldt foi Maximilian Alexander Phillip, Príncipe de Wied-Neuwied. A expedição de Wied durou dois anos (1815-1817) e passou pelos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo, Bahia e Minas Gerais, onde coletou diversos vertebrados brasileiros, publicando sobre eles principalmente em dois livros: *Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817* 'Viagem ao Brasil nos anos de 1815 até 1817' (2 volumes 1820-21) e *Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien* 'Contribuições à História Natural do Brasil' (4 volumes 1825-33). Durante a expedição Wied fez uma grande série de serpentes, sendo algumas com padrão coral. Em suas descrições o naturalista já separa os elapídeos coletados em gêneros distintos de todas

as falsas-corais: as corais verdadeiras *Micrurus corallinus* e *Micrurus ibiboboca* foram descritas como *Elaps corallinus* e *Elaps marcgavii*, e as falsas corais *Erythrolamprus aesculapii venustissimus*, *Oxyrhopus formosus*, *Liophis poecilogyrus poecilogyrus* e *Pseudoboa neuwiedii* foram descritos como *Coluber venustissimus*, *Coluber formosus*, *Coluber poecilogyrus* e *Scytale coronata* (Wied, 1825-33).

Outra grande expedição ocorrida pelo Brasil no começo do século XIX foi realizada pelo barão alemão e cônsul russo Georg Heinrich von Langsdorff. A expedição russa, ou mais conhecida como expedição langsdorff cruzou o Brasil entre os anos de 1822-1829 passando pelos estados de São Paulo, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Paraná, Amazonas e Pará. A grande maioria dos exemplares coletados durante esta expedição foi perdida e ficaram apenas as excelentes ilustrações de 156 espécies de vertebrados registrados (Vanzolini, 2004). Dentre estas ilustrações aparecem a coral-verdadeira *Micrurus corallinus* e as falsas-corais *Apostolepis assimilis*, *Apostolepis erythronota*, *Erythrolamprus aesculapii* e *Oxyrhopus trigeminus*. Mais um naturalista que percorreu a América do Sul registrando sua história natural foi o francês Francis de la Porte, conde de Castelnau, que chefiou uma missão científica do governo francês de 1843 a 1847 passando pelos países: Peru, Bolívia, Brasil, Guiana e Antilhas. Castelnau contou com o apoio do taxidermista Émile Deville e do botânico Hugh A. Weddell. Apesar da extensa viagem, a coleção de répteis de Castelnau apresenta um baixo número de espécies e muitos erros de distribuição geográfica (Vanzolini, 2004) e as serpentes enviadas para o Museu de História Natural de Paris foram descritas por André Marie Constant Duméril, Gabriel Bibron e Auguste Duméril (Duméril, Bibron e Duméril, 1854). Estes taxonomistas franceses já conseguiam diferenciar os elapídeos dos colubrídeos e anilídeo: a coral verdadeira *Micrurus frontalis* foi descrita como *Elaps frontalis*, e as falsas-corais *Apostolepis flavotorquata* e *Anilius scytale* foram descritas como *Elapomorphus flavo-torquata* e *Tortrix scytale*, e a descrição de *Oxyrhopus trigeminus* permanece até hoje.

Depois dos relatos de coleções feitas por naturalistas, em que são registradas tanto serpentes corais-verdadeiras quanto falsas-corais, começam a aparecer as perguntas sobre as semelhanças ou convergências de cor e forma destes grupos de espécies distintas, que culminará na proposição de relações miméticas deste complexo de espécies. O primeiro relato de uma desconfiança quanto às serpentes corais consistem em um grupo único provém do naturalista inglês Alexander Caldcleugh, que viajou pelo Brasil, Argentina e Chile entre os anos de 1819-21. Depois desta viagem, Caldcleugh tornou-se dono de minas, colecionador de plantas, membro da Royal Society e passou a morar em Valparaíso no Chile, onde em 1835 encontrou e auxiliou Charles Darwin em sua notória viagem a bordo do Beagle (Keynes, 2004).

Caldcleugh escreveu em seu livro *Travels in South America* (1825, página 40): “A cobra de coral, ou cobra-coral, é abundante em cada jardim. Ela é pequena e listrada de vermelho e verde escuro. Ela é geralmente considerada venenosa; mas eu examinei em muitos indivíduos sem descobrir, em qualquer ocasião, os dentes que são considerados como as marcas dos répteis venenosos.”

Enfim, o paleontólogo, anatomista e taxonomista americano Edward Drinker Cope ao analisar vários espécimes de serpentes presentes no Museu da Academia de Ciências Naturais da Philadelphia sugeriu pela primeira vez que a coloração de colubrídeos e elapídeos poderia ser análoga e observou a coincidência geográfica dos padrões de coloração: “Esta bela espécie *Pliocercus elapoides*” lembra na distribuição de suas cores certas Elapses – particularmente *decorates* e *dumerillii*. Este é um admirável exemplo de analogia de coloração”, “A prevalência de certas formas e arranjos de cores através de certos distritos geográficos é um dos assuntos de grande interesse aos zoólogos”, “A *Elaps* da América do Sul é representada na mesma região pelas serpentes com anéis pretos e vermelhos *Oxyrhopes*, as *Erythrolamprus*, *Pliocercus*, *Lampropeltis*, etc.” (Cope, 1860 páginas 254 e 262). Nesta época o termo mimetismo ainda não havia sido utilizado, e a observação de Cope certamente abriu caminho para este campo no estudo das serpentes.

Mimetismo e Exemplo de Seleção Natural

Em 28 de maio de 1848, dois jovens naturalistas ingleses aportaram em Belém (Pará) em busca de conhecimentos sobre história natural e principalmente em busca de espécimes para vender a colecionadores diletantes da Inglaterra e assim pagar as despesas da viagem. Os dois naturalistas eram Henry Walter Bates e Alfred Russell Wallace (Quammen, 2006). Na Inglaterra, Bates era aprendiz no setor de malharia, mas era apaixonado por entomologia, principalmente besouros. Bates viajou pela Amazônia durante 11 anos e foi com as observações de história natural de grupos de borboletas impalatáveis Heliconiidae, e as palatáveis Dismorphiinae (Pieridae) que cunhou o termo mimetismo e a teoria de que espécies desprotegidas podem levar vantagem adaptativa ao parecem com espécies protegidas (posteriormente denominado mimetismo batesiano) (Bates, 1862). Porém, Bates não observou que esta teoria poderia se aplicar também às serpentes e, em todo seu livro *The Naturalist on the River Amazons* (1876), menciona apenas um encontro com serpentes corais: “Por último, mencionarei a cobra-coral, que é linda quando vista enrodilhada no escuro chão da mata. A que vi ali tinha anéis pretos e cor de coral, sendo os primeiros orlados por círculos brancos bem delineados. Os espécimes

conservados em álcool não dão idéia das brilhantes cores que tem uma cobra-coral viva” (Bates, 1979 página 82).

O outro naturalista, Alfred Russel Wallace, permaneceu na Amazônia por quase cinco anos e apesar de perder grande parte de sua coleção e mesmo diários e desenhos quando seu navio *Helen* pegou fogo e afundou em pleno Oceano Atlântico (Quammen, 2006), veio a se tornar co-autor da teoria da evolução das espécies baseada na seleção natural, bem como foi o pai da teoria do mimetismo aplicada às serpentes corais. Em seu clássico trabalho *Mimicry, and other protective resemblances among animals* (1867) Wallace escreveu: “Há na America tropical um número de serpentes venenosas do gênero *Elaps*, que são ornamentadas com brilhantes cores dispostas de maneira peculiar. A cor de fundo é geralmente vermelha brilhante, nas quais há bandas negras de várias larguras e às vezes divididas em duas ou três por anéis amarelos. Agora, no mesmo país são encontrados vários gêneros de serpentes inofensivas, não tendo qualquer afinidade com as primeiras, mas coloridas exatamente da mesma forma. Por exemplo, a venenosa *Elaps fulvius* freqüentemente ocorre na Guatemala com bandas negras únicas em um fundo vermelho-coral; e no mesmo país é encontrada a inofensiva serpente *Pliocercus equalis*, colorida e bandeada de maneira idêntica. A variedade de *Elaps corallinus* possui os anéis negros finamente bordeados com amarelo na mesma coloração de fundo vermelho, e uma serpente inofensiva *Homalocranium semicinctum*, têm exatamente as mesmas marcas, e as duas são encontradas no México. A mortal *Elaps lemniscatus* possui as bandas negras muito largas, e cada uma delas dividida em três por finos anéis amarelos; e isto novamente é exatamente copiado pela inofensiva serpente *Pliocercus elapoides*, que é encontrada junto com seu modelo no México. Porém, mais notável ainda, há na America do Sul um terceiro grupo de serpentes, o gênero *Oxyrhopus*, duvidosamente venenoso, e não tendo nenhuma afinidade com qualquer uma precedente, e que tem também a mesma curiosa distribuição de cores, a saber, vários anéis dispostos com vermelho, amarelo e preto; e há alguns casos em que espécies de todos estes três grupos similarmente marcados habitam o mesmo distrito. Por exemplo, em *Elaps hemprichii* a cor de fundo parece ser preta, com revezamento de duas finas bandas amarelas e uma larga banda vermelha; e neste padrão novamente nós temos uma exata duplicata em *Oxyrhopus formosus*, ambas sendo encontradas em várias localidades da América do Sul tropical” (Wallace, 1867 páginas 31-32). Aqui, Wallace não só cita exemplos do já conhecido mimetismo de Bates (mimetismo batesiano), como sugere uma espécie de mimetismo em que uma espécie venenosa assemelhar-se-ia a um terceiro grupo “incertamente” venenoso (o que mais tarde se adequaria ao mimetismo mülleriano).

O trabalho magistral de Wallace inspirou mesmo Charles Robert Darwin a escrever sobre as serpentes corais. Darwin empreendeu uma viagem de circunavegação por cinco anos (1831-1836) a bordo do navio *Beagle* passando principalmente pela América do Sul, Nova Zelândia, Austrália e outras pequenas ilhas na costa leste africana. O fruto desta viagem foi a elaboração da teoria de evolução pela seleção natural e a publicação de sua obra-prima *A Origem das Espécies* (*On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, 1859). Apesar de Darwin ter coletado vários animais em sua viagem e ter feito relatos minuciosos tanto da viagem quanto dos espécimes coletados (Darwin, 1839, 1845), não há qualquer menção às serpentes corais até o livro *A Descendência do Homem e Seleção em Relação ao Sexo* (*The descent of man, and selection in relation to sex*, 1871): “Isto não é, entretanto, seguido porque as serpentes possuem algum poder de raciocínio e fortes paixões, que elas devem do mesmo modo ser dotadas com suficiente gosto para admirar cores brilhantes em seus parceiros, e então para conduzir ao ornamento das espécies através da seleção sexual. Entretanto, é difícil explicar de qualquer outra maneira a extrema beleza de certas espécies; por exemplo, as serpentes corais da América do Sul, que possuem ricas bandas transversais vermelhas e pretas e amarelas. Eu bem me recordo qual tremenda surpresa eu senti pela beleza da primeira serpente coral que eu vi rastejando sobre uma trilha no Brasil. Serpentes coloridas desta maneira peculiar, como o Sr. Wallace aponta com a autoridade do Dr. Günther, não são encontradas em mais nenhum lugar do mundo exceto a América do Sul, e aí não menos do que quatro gêneros ocorrem. Um destes, *Elaps*, é venenoso; um segundo e amplamente distinto gênero é incertamente venenoso, e os dois outros são completamente inofensivos. As espécies que pertencem a estes distintos gêneros habitam os mesmos distritos, e são tão parecidas umas as outras, que ninguém “exceto um naturalista poderia distinguir a inofensiva da espécie venenosa”. Portanto, como o Sr. Wallace acredita, os tipos inofensivos adquiriram provavelmente a característica perigosa para seus inimigos. A causa, entretanto, das cores brilhantes das venenosas *Elaps* permanecem sem explicação, e isto pode ser talvez fruto da seleção sexual.” (Darwin, 1871 página 31).

Ainda no final do século XIX, o zoólogo britânico Sir Edward Bagnall Poulton, também influenciado pelo primoroso artigo de Wallace, atentou sobre o padrão de cor das serpentes corais. Poulton foi um dos primeiros evolucionistas a acreditar e defender a seleção natural de Darwin como a força primordial da evolução, e baseou toda sua carreira na busca de evidências do darwinismo. Em 1890, Poulton publicou em seu magnífico livro *The Colour of Animals* sobre as cores de alerta em répteis: “Cores de alerta em répteis venenosos são comuns. As várias espécies de serpentes corais (*Elaps*) que ocorrem na América tropical são extremamente

venenosas e altamente conspícuas, sendo bandeadas com vermelho brilhante e preto e freqüentemente com amarelo... A *Cobra* é protegidamente colorida, mas se atacada ela expande o pescoço com as marcas conspícuas e conseqüentemente empenha-se a terrificar seus inimigos... É então uma vantagem para algumas serpentes adquirir características de alarme e viver com a reputação de serem venenosas.” (Poulton, 1890 páginas 163-164), e sobre o mimetismo protetor em vertebrados: “O mimetismo não é desconhecido em animais vertebrados. As serpentes brilhantemente coloridas do gênero *Elaps* são bastante assemelhadas por serpentes inofensivas pertencentes a diferentes famílias. Os nomes de várias espécies miméticas e outras observações do mesmo tipo entre serpentes africanas podem ser encontrados no ‘Darwinismo’ do Sr. Wallace.” (Poulton, 1890 páginas 265). Ainda em 1908, Poulton voltou a comentar sobre o mimetismo das serpentes corais em seus *Ensaio em Evolução (Essays on Evolution)*: “O mimetismo é conhecido, embora relativamente raro entre os vertebrados. As serpentes venenosas da América do Sul do gênero *Elaps* são mimetizadas por espécies inofensivas que habitam as mesmas áreas.” (Poulton, 1908 página 367).

Objecções, Confirmações e Discussões

No início do século XX teve início o intenso debate sobre a validade do mimetismo como explicação para as semelhanças entre as serpentes corais. O zoólogo alemão Hans Friedrich Gadow esteve no México durante o final do século XIX e observou várias serpentes corais. Em seu livro *Through Southern Mexico* (1908) Gadow apresenta um item inteiro sobre ‘coral snakes and “warning” colours’. Primeiramente ele aponta que em certos casos o mimetismo é a explicação mais plausível: “Exemplos de mimetismo, apesar das críticas, parecem ocorrer entre a coral *Elaps* e um número de outras, inofensivas, serpentes... Vários tipos de serpentes inofensivas, pertencendo a diferentes grupos, habitam os mesmos distritos juntas com a venenosa coral verdadeira, e, mais ainda, elas levam o mesmo tipo de vida sob troncos podres e dentro de formigueiros. A semelhança das notáveis cores e padrões é as vezes muito próxima, tão semelhante que faz uma pessoa relutante em manusear qualquer uma delas (por exemplo, *Elaps fulvius* e a inofensiva *Urotheca elapoides*, uma das *Opisthoglypha*, foram capturadas em La Raya). Parece não haver razão a qual não chamar estes casos de mimetismo” (Gadow, 1908 página 96). Porém, logo ele inicia uma argumentação contrária ao mimetismo: “E talvez esta seja mais uma interpretação errônea, desde que algumas serpentes inofensivas são também encontradas em distritos onde a *Elaps* não ocorre, não apenas no México, mas igualmente em partes bem distantes do mundo, onde nem elapíneos nem qualquer outra serpente venenosa

similarmente colorida existem. Interpretar isto como um exemplo de “coloração de alerta” em uma serpente perfeitamente inofensiva, que não tem chance de mimetismo, equivale neste caso a tolice, e nós temos que procurar uma diferente explicação através da fisiologia e outros campos.” (Gadow, 1908 página 96). Realmente poucos anos depois Gadow apontou uma série de objeções ao mimetismo: “Há mais mímicos... que espécies de *Elaps*”, “ Há grandes distritos de inquestionável ‘formação-*Elaps*’ onde as espécies e indivíduos inofensivos formam a grande maioria”, “A área de espécies inofensivas do típico padrão de *Elaps* freqüentemente estende muito além da área da espécie de *Elaps* mais próxima” e sugeriu duas explicações contrárias ao mimetismo das serpentes corais. A primeira explicação baseou-se principalmente em termos biogeográficos, na qual foi sugerida a presença de um “Genius loci”, ou uma região ideal para a produção de serpentes vermelhas, sendo um fenômeno local nas Américas e não se manifestando em qualquer outra parte do mundo. A segunda e mais interessante explicação foi a observação de que o padrão das serpentes corais poderia ser críptico, sendo “protetor em um contorno corporal disruptivo e de desvio de luz”: “Na penumbra, ... negro, alternado com vermelho produz um apagado borrão” (Gadow, 1911). Os anéis transversos embora brilhantemente coloridos quebram a forma de um corpo alongado gerando um efeito disruptivo, bem como o padrão de cor em movimento pode ter efeitos visuais diferentes do mesmo padrão em repouso (Brodie, 1992; Brodie e Brodie, 2004; Pough, 1976).

Em 1913, o herpetólogo Richard Sternfeld do Senckenberg Museum, Frankfurt, Alemanha, refutou alguns argumentos de Gadow contrários ao mimetismo das serpentes corais, indicando que a coincidência de distribuições das corais verdadeiras e falsas é muito maior do que Gadow apontou e que há uma grande similaridade de tamanhos entre corais verdadeiras e falsas, e a coloração coral sendo manifestada apenas em serpentes com dimensões de coral-verdadeira (Sternfeld, 1913). Neste trabalho, Sternfeld também critica fortemente o argumento de Gadow referente ao “Genius loci”, não encontrando qualquer relação científica sobre o “algo misterioso das Américas que produz serpentes vermelhas” (Sternfeld, 1913).

No começo da década de 50, o problema da coloração das serpentes corais voltou a produzir explicações suplementares ou alternativas à teoria do mimetismo. Em 1954, o herpetólogo americano Emmett Reid Dunn argumenta a favor do mimetismo observando sua grande coleção de serpentes do Panamá. Dunn indica que, ao contrário do que Gadow observou no México, no Panamá há uma maior proporção de serpentes corais verdadeiras em comparação com as falsas-corais. De 13912 serpentes de 108 espécies, 1175 (15 espécies) possuíam padrão coral. Destas, 61.8% (726 indivíduos) eram corais-verdadeiras do gênero *Micrurus*, enquanto 38.2% (449 indivíduos) eram falsas-corais dos gêneros *Sibynophis*,

Pliocercus, *Erythrolamprus*, *Oxyrhopus*, *Lampropeltis*, *Rhinobothryum* e *Tantilla*. Ainda, Dunn introduz a idéia de que as cores e padrões das serpentes corais devem ter função aposemática (Dunn, 1954). Um ano depois, o herpetólogo americano Bayard H. Brattstrom contra-argumenta o artigo de Dunn evidenciando os efeitos disruptivos ou ilusórios das bandas e anéis das serpentes. Brattstrom indica que a maioria dos supostos mímicos provavelmente representa uma evolução convergente à 'coloração protetora' (Brattstrom, 1955). Em 1956, os biólogos americanos Max K. Hecht e Daniel Marien sintetizam pela primeira vez o problema das serpentes corais colocando o padrão de cor como um produto de várias forças seletivas trabalhando a favor ou contra dependendo da frequência genética. Desta forma, os autores concluem que: "os padrões de cor das corais verdadeiras dos gêneros *Micrurus* e *Micruroides* servem como coloração de alarme, e que as similaridades de padrões de cor entre estes dois gêneros e vários gêneros de colubrídeos são explicados como evolução convergente a coloração de alarme, ou mimetismo, por meio da seleção natural" (Hecht e Marien, 1956). Estes autores, pela primeira vez, apontam que o complexo de serpentes corais pode incluir tanto exemplos de mimetismo mülleriano (elapídeos e colubrídeos opistóglifos *Erythrolamprus*, *Oxyrhopus* e *Rhinobothryum*) e mimetismo batesiano (elapídeos e colubrídeos inofensivos *Atractus*, *Sonora*, *Lampropeltis*, *Chionactis*, *Pliocercus*, *Sibynophis*, e *Cemophora*).

Outro herpetólogo que produziu várias contribuições favoráveis ao mimetismo das serpentes corais e outros animais baseado em suas viagens pelas Américas Central e do Sul foi o alemão Robert Friedrich Wilhelm Mertens. Robert Mertens trabalhava no Senckenberg Museum, Frankfurt, Alemanha, o mesmo museu de Richard Sternfeld, e baseou seus argumentos a favor do mimetismo principalmente através da análise de abundâncias e proporções mímicos-modelos. Porém, diferentemente do modelo proposto por Dunn, Mertens não encontrou uma maior proporção de corais verdadeiras em comparação às falsas-corais no Brasil. Argumentando que os encontros dos predadores com serpentes elapídeas seriam fatais para os primeiros, não possibilitando o aprendizado dos mesmos, Mertens indica que os modelos deste complexo mimético deveriam ser as serpentes meio-venenosas, como os colubrídeos opistóglifos que possuem algum grau de veneno para causar injúria ao predador mas não matá-lo. Pensando desta forma, ele re-analisou os dados de Dunn sobre a proporção modelos e mímicos, sendo os modelos serpentes pertencentes aos gêneros *Erythrolamprus* e *Pseudoboa* (*Oxyrhopus*), e os mímicos as espécies de *Micrurus* e o colubrídeo *Simophis rhinostoma*. Assim, a proporção de modelos foi maior que a de mímicos (Mertens, 1956, 1957). Mertens também indica a grande importância que o receptor do sinal mimético (o predador) deve ter no sistema, e menciona, mas não discute que alguns predadores podem evitar

instintivamente as serpentes corais (Mertens, 1956, 1957). Alguns anos mais tarde, o evolucionista alemão Wolfgang Wickler, em seu tratado sobre mimetismo de plantas e animais, propôs que o mimetismo das serpentes corais indicado por Mertens fosse considerado um novo tipo e denominou-o de mimetismo mertesiano (Wickler, 1968).

Em 1966, o biólogo Michael G. Emsley indicou uma forte evidência do mimetismo entre os gêneros *Erythrolamprus* e *Micrurus*. Na ilha de Tobago não há nenhuma *Micrurus* e a *Erythrolamprus* presente na ilha (*E. ocellatus*) não apresenta o padrão característico coral, com anéis ao redor do corpo, e sim com manchas dorsais de coloração branca com limites negros em um fundo inteiramente vermelho. Emsley indica que este padrão é muito semelhante a outros padrões de serpentes que exibem hábitos crípticos, apesar da cor permanecer aposemática (Emsley, 1966).

Na década de 70, duas novas argumentações alternativas ao mimetismo foram introduzidas. No início da década Frederick R. Gehlbach argumentou que os padrões de coloração das serpentes corais não seriam estritamente aposemáticos, e que estas serpentes deveriam escapar dos seus predadores pelo comportamento defensivo e não pela coloração. O comportamento foi denominado de “auto-mimetismo” e consiste em levantar e curvar a cauda e deixá-la enfileirada com a cabeça, criando a aparência de mais de uma serpente e deixando a cabeça menos vulnerável do que a cauda (Gehlbach, 1970, 1972). Outros mecanismos de defesa que poderiam ser utilizados por serpentes corais seriam movimentos erráticos, fingir de morto e descarga cloacal, comportamentos que poderiam evoluir independentemente do mimetismo (Gehlbach, 1970, 1972). Gehlbach realizou também experimentos com as reações de javalis (*Tayassu*) e quatis (*Nasua*) em cativeiro a modelos de serpentes corais evidenciando que pode acontecer alguma facilitação social no aprendizado para evitar as serpentes, mas não pôde demonstrar o aprendizado empático conspecífico. Já no final da década, Arnold Brams Grobman argumentou que em função dos hábitos secretivos e noturnos das serpentes corais, o mimetismo não poderia ocorrer, acontecendo na verdade uma convergência destes padrões característicos em função do ambiente. Grobman denominou esta explicação de “pseudomimetismo” e explicou da seguinte forma: “Entre serpentes secretivas há pouca ou nenhuma pressão seletiva de predadores para um padrão de coloração protetor. Com pouca ou nenhuma pressão seletiva através da predação, colorações brilhantes e padrões bizarros têm surgido entre uma variedade de espécies não relacionadas. Entre um substancial número destas espécies que possuem hábito secretivo, várias têm desenvolvido independentemente padrões de coloração de grande similaridade embora difiram nos detalhes. Quando tais espécies parecidas ocupam

aproximadamente a mesma área geográfica o fenômeno é chamado pseudomimetismo.” (Grobman, 1978).

Experimentos Sobre Aversão Inata Dos Predadores

Ainda na década de 70, a ornitóloga canadense Susan M. Smith começou a desenvolver experimentos baseados no problema do aprendizado do predador. Seus estudos com filhotes de aves de espécies neotropicais demonstraram que elas podem evitar uma presa de forma inata e contando apenas com a coloração da presa. Apresentando bastões pintados com vários padrões anelares em vermelho, branco e preto, Smith mostrou que o momotídeo *Eumomota superciliosa*, o bem-te-vi *Pitangus sulphuratus* e o sabiá *Turdus migratorius*, sem nenhuma experiência prévia com a presa reagiram com alarme ao padrão. Também, estes predadores possuem a tendência inata a atacar presas potencialmente perigosas na cabeça e pescoço. Porém, aves predadoras de regiões temperadas, como o pardal *Passer domesticus*, a gralha *Cyanocitta cristata* e o pássaro-preto *Agelaius phoeniceus*, e que conseqüentemente nunca tiveram contato com serpentes de padrão coral, não evitavam estas de forma inata. Estes estudos indicaram que os comportamentos predatórios das aves podem ser baseados geneticamente e não requerem aprendizado. (Smith 1975; 1976; 1977; 1978; 1980; 1985). Alguns anos depois, esta hipótese foi testada também com quatis (*Nasua narica*). Gabriel J. L. Beckers, Twan A.A.M. Leenders e Henk Strijbosch observaram o comportamento de quatis em cativeiro quando confrontados com serpentes vivas, sendo que os quatis não apresentaram aversão a nenhuma coral verdadeira (*Micrurus mipartitus* e *Micrurus nigrocinctus*) ou outra espécie semelhante (*Erythrolamprus mimus* e *Geophis brachycephalus*) utilizadas no trabalho (Beckers *et al.*, 1996). Este resultado indica que a aversão inata não é uniforme entre os predadores de serpentes corais.

A Primeira Revisão e a Defesa do Mimetismo

A grande defesa da hipótese do mimetismo das serpentes corais como a simples explicação para a presença das serpentes de padrões e cores semelhantes foi postulada pelo herpetólogo americano Harry W. Greene. Em 1973, Greene e William F. Pyburn apresentaram um pequeno artigo comentando os principais argumentos favoráveis e contrários ao mimetismo até então, baseando-se em suas experiências de campo para refutar ou concordar com prévios apontamentos (Greene e Pyburn, 1973). Este trabalho parece ser uma introdução ao brilhante artigo publicado em 1981, em que Greene e Roy W. McDiarmid sintetizaram várias evidências

sobre o mimetismo em serpentes corais e contestaram as críticas à formação de um complexo mimético destas serpentes (Greene e McDiarmid, 1981). A primeira hipótese contrária ao mimetismo aponta a coral verdadeira como um “modelo mortal” não havendo assim aprendido. Os autores refutam esta hipótese com vários argumentos: indivíduos muito pequenos de serpentes corais-verdadeiras podem ser incapazes de inocular uma quantidade suficiente de veneno que cause a morte do predador; há diferentes reações ao veneno dependendo do predador; colubrídeos opistóglifos podem ser mímicos müllerianos e causar alguma injúria ao predador; pode haver aprendizado social por observação; e há registros na literatura de aves que conseguiram preda uma coral-verdadeira com sucesso, apesar de algumas acabaram morrendo (Howell, 1957; Smith, 1969; outros exemplos em Brugger, 1989; Sick, 1997; DuVal *et al.*, 2006). Uma segunda hipótese seria a de que as serpentes corais teriam hábitos noturnos, não sendo propensos ao ataque por predadores diurnos, porém os autores apresentam várias observações de que estas serpentes são freqüentemente ativas de dia e ainda de que predadores podem encontrar serpentes ‘escondidas’ ao vistoriarem folhiço ou troncos na mata. A hipótese do mimetismo mertesiano (Wickler, 1968), em que os modelos seriam espécies opistóglifas não muito venenosas também foi descartada pelos autores, indicando que em vários lugares não há a presença de serpentes ‘meio-venenosas’, e apenas corais verdadeiras simpátricas a falsas-corais inofensivas. Greene e McDiarmid também apresentam fortes argumentos favoráveis ao mimetismo como: a coincidência de tamanho entre modelos e mímicos; a abundância de modelos; e mímicos e o aprendizado não convencional de predadores, podendo ser empático ou social, ou ainda inato. Mas o principal e mais forte argumento apresentado a favor do mimetismo foi a coincidência de distribuição geográfica dos padrões de corais-verdadeiras (*Micrurus fulvius*, *M. limbatus*, *M. diastema*, *M. mipartitus* e *M. elegans*) e falsas-corais do gênero *Pliocercus* na América Central. Esta coincidência geográfica também foi verificada no Brasil pelos herpetólogos Otávio Augusto Vuolo Marques e Giuseppe Puerto, onde a serpente falsa-coral *Erythrolamprus aesculapii* assemelha-se a *Micrurus frontalis* no bioma Cerrado, e a *Micrurus corallinus* na Mata Atlântica (Marques e Puerto, 1991).

Complexidade do Mimetismo das Serpentes Corais

Em 1980, o ecólogo Daniel H Janzen propôs que as corais verdadeiras não seriam apenas modelos miméticos para outras serpentes, mas também para outros taxa, mesmo invertebrados. Janzen apresenta dois potenciais mímicos da serpente coral-verdadeira *Micrurus nigrocinctus* na Costa Rica: O primeiro mímico é a larva da mariposa *Pseudosphinx tetrio*

(Sphingidae: Lepidoptera), e o segundo mímico seriam os jovens da tartaruga *Rhinoclemmys pulcherrima* (Emydidae: Testudines) (Janzen, 1980). Desta forma, o mimetismo das serpentes corais poderia ser um evento evolutivo muito mais forte e amplo envolvendo não apenas serpentes.

Em 1988, os herpetólogos argentinos Angel Alberto Yanosky e José Maria Chani apresentaram um novo tipo de mimetismo, 'mimetismo duplo' (Dual mimicry) referente à serpente *Lystrophis dorbignyi* (Yanosky e Chani, 1988). Os autores propõem que esta serpente seria mímica de dois modelos, o víperídeo *Bothrops alternatus* e o elapídeo *Micrurus frontalis*. O padrão de coloração de *L. dorbignyi* assemelha-se muito ao padrão de *B. alternatus*, com irregulares manchas negras arranjadas em três fileiras longitudinais, e sobre um fundo que varia de cinza a marrom. Entretanto a coloração ventral de *L. dorbignyi* é vermelha com manchas retangulares negras e claras linhas amareladas, lembrando um padrão coral. Ao ser ameaçada, *L. dorbignyi* primeiramente triangula a cabeça e enrodilha o corpo, e pode mesmo simular botes sem morder. Continuando a ser perturbada, a serpente comprime o corpo e levanta muito a cauda para mostrar a coloração aposemática.

Em 1992, o herpetólogo americano Laurie J. Vitt propôs um novo modelo para todo o complexo mimético de serpentes corais. Baseando-se na história evolutiva dos miriápodes (centopéias estiveram presentes durante toda a evolução dos vertebrados) e na reavaliação de estudos experimentais, com observações de cor, morfologia, tamanho, comportamento e distribuição ecológica, Vitt sugeriu que centopéias e lacraias podem constituir um grupo bastante difundido de modelos para a evolução do mimetismo batesiano (Vitt, 1992).

Os Padrões de Coloração das Serpentes Corais

No começo da década de 90, dois pesquisadores americanos, Jay Mathers Savage e Joseph Bruno Slowinski, publicaram dois artigos visando elucidar e padronizar os padrões de coloração das serpentes corais verdadeiras e falsas-corais (Savage e Slowinski, 1990, 1992). Os autores utilizaram mesmo serpentes que possuem padrão de coloração em vermelho e preto apenas na região ventral (como algumas espécies de *Helicops*) e classificaram 56 espécies de corais verdadeiras (*Leptomicrurus*, *Micruroides* e *Micrurus*) e 115 espécies de falsas-corais (famílias Aniliidae e Colubridae). Quatro padrões dorsais principais foram reconhecidos: unicolor, bicolor, tricolor e tetracolor e ramificações dentro de cada padrão foram utilizadas dependendo das formas das marcas: anéis, faixas, bandas e manchas irregulares, circulares ou ovais, bem como o número de manchas dentro de um padrão, como mônades, díades, tríades ou tétrades,

resultando em mais de 50 padrões de coloração diferentes. Os autores também apontam que aproximadamente 18% de todas as serpentes não venenosas das Américas possuem padrão de coloração coral. Em 1996, estes mesmos autores publicaram uma extensa revisão sobre o gênero de falsas-corais *Scaphiodontophis* (Savage e Slowinski, 1996). Estas serpentes distribuem-se ao longo da América Central e norte da América do Sul, e apresentam variados padrões de coloração em vermelho, preto e branco ou amarelo, com diferentes composições de manchas e anéis. Além de descreverem todos os padrões de cor, e analisarem taxonomicamente este grupo, Savage e Slowinski apresentaram a origem e transformações dos componentes dos padrões de coloração, indicando a evolução desde um padrão uniforme para um padrão bicolor em preto e vermelho, seguido de um padrão tricolor em díades, e deste surgiram tanto o padrão em mônade quanto o padrão em tríade (Savage e Slowinski, 1996).

Experimentos com Réplicas das Serpentes Corais

Ainda nos anos 90, o pesquisador americano Edmund D. Brodie III apresentou uma série de artigos originais que testavam o mimetismo das serpentes corais em ambientes naturais. Brodie utilizou modelos confeccionados com massas plásticas coloridas (plasticinas) nos mesmos padrões de serpentes corais encontrados na Costa Rica. Com isso, ele pôde quantificar a taxa de predação nos modelos pela observação das impressões deixadas nas plasticinas por bicadas de aves ou mordidas de mamíferos. No seu primeiro trabalho, Brodie comparou as taxas de predação em seis diferentes padrões de serpentes corais com um padrão controle inteiramente marrom ou cinza (Brodie, 1993). Os padrões representavam várias serpentes da Costa Rica como *Micrurus nigrocinctus*, *M. multifasciatus*, *M. alleni*, *Erythrolamprus mimus*, *Scaphiodontophis venustissimus*, *Oxyrhopus petola*, *Lampropeltis triangulum*, *Urotheca euryzonus*, *Ninia sebae* e juvenis de *Clelia clelia*. O autor encontrou que todos os padrões com padrões de anel ou bandas foram evitados em comparação ao controle, e que ocorreram diferenças nas taxas de predação entre os padrões. Além disso, o autor comparou as taxas de ataque às réplicas dispostas em um fundo natural (folhiço da mata) ou em um fundo branco, de forma a determinar diferenças resultantes na não detecção dos modelos. Porém não houve diferença entre as réplicas dispostas nos dois tipos de fundo indicando a real função aposemática da coloração coral. Finalmente, Brodie comparou as diferenças entre as marcas deixadas nas réplicas, o que indicou uma ativa aversão aos padrões corais por aves silvestres (Brodie, 1993).

Em um segundo trabalho, Brodie e Frederic Jay Janzen utilizaram réplicas de plasticina em uma floresta da Costa Rica com uma limitada comunidade de serpentes corais verdadeiras e seus mímicos para demonstrar que padrões vermelho e preto (bicolor) eram evitados em um local onde só ocorre o padrão tricolor, com anéis em vermelho, branco e preto. Como resultado, ambos os padrões, tricolor e bicolor, foram evitados em comparação ao controle inteiramente marrom. Este resultado foi interpretado como evidência que os predadores generalizam a aversão aos padrões de serpentes corais verdadeiras para padrões similares (Brodie e Janzen, 1995). Em mais um trabalho, no mesmo ano, Brodie e Allen J. Moore evidenciaram que as aves predadoras da Costa Rica atacaram réplicas de plasticina com padrões de centopéias mais freqüentemente do que padrões de serpentes corais de mesmo tamanho. Estes resultados refutam a hipótese proposta por Vitt (1992), sugerindo que as centopéias são menos evitadas do que serpentes similares, pelo menos nesta região (Brodie e Moore, 1995). Em 1997, Katharine E. Hinman e vários colaboradores utilizaram da mesma metodologia proposta por Brodie (1993) para testar se ao variar as cores ou ao variar os padrões das réplicas de serpentes coral a aversão aos modelos pelas aves silvestres se manteria. Os autores encontraram que as réplicas que parcialmente mimetizavam as serpentes corais ganham alguma proteção à predação das aves, embora nem todos os elementos presentes no padrão de cor seja igualmente importantes (Hinmann *et al.*, 1997). No começo dos anos 2000, os pesquisadores argentinos Carlos M. Buasso, Geraldo C. Leynaud e Felix B Cruz, também utilizaram a mesma metodologia de Brodie (1993) e observaram a predação nas serpentes com padrão coral em Córdoba, Argentina durante um ano. Quatro padrões foram utilizados representando os padrões de coloração coral das serpentes *Micrurus phyrrocryptus*, *Lystrophis pulcher*, *Oxyrhopus rhombifer*, e o controle inteiramente cinza da serpente *Philodryas patagoniensis*. Assim como no trabalho de Brodie, as serpentes com padrão coral foram menos atacadas do que o controle, os ataques ocorreram independentemente de onde as réplicas foram colocadas (fundo natural ou branco), as serpentes foram predadas principalmente em suas extremidades e as taxas de predação foram maiores na época chuvosa, exceto para *Oxyrhopus rhombifer* (Buasso *et al.*, 2006). Este trabalho demonstra que a reação de predadores para réplicas com padrões de serpentes corais é independente da região geográfica, e as características deste mimetismo podem ser generalizadas quando as corais verdadeiras estão presentes na área geográfica.

O Mimetismo Alopátrico

Desde o início deste século, uma nova série de trabalhos relativos ao mimetismo das serpentes corais tem sido realizada nos Estados Unidos pelo pesquisador David W. Pfennig e sua equipe. Pfennig aborda o problema do mimetismo das serpentes corais principalmente em uma área em que a distribuição geográfica das falsas-corais excede a distribuição das corais-verdadeiras, o que é denominado de mimetismo alopatrico. Em um primeiro trabalho, Pfennig, William R. Harcombe e Karin S. Pfennig fornecem clara evidência de que as corais verdadeiras são reais modelos de um mimetismo batesiano utilizando comparações geográficas de frequência de ataques em réplicas de plasticina na América do Norte. No leste da América do Norte são encontradas a falsa-coral *Lampropeltis elapsoides* e a coral *Micrurus fulvius*. Estas serpentes são simpátricas em latitudes menores que 34° e com o aumento da altitude a coral-verdadeira torna-se infreqüente sendo que na latitude 35.1° *Micrurus fulvius* deixa de ocorrer. No sudoeste da América do Norte são encontradas a falsa-coral *Lampropeltis pyromelana* e a coral *Micruroides euryxanthus*. Em altitudes menores que 1000 m as duas serpentes são simpátricas, porém com o aumento da altitude a coral-verdadeira torna-se rara e não é mais encontrada em altitudes maiores que 1770m. Os autores utilizaram réplicas de plasticina de ambos os padrões em latitudes e altitudes variadas, e encontraram que as freqüências de ataque nos mímicos era positivamente correlacionada tanto com a altitude e quanto com a latitude, indicando que os padrões miméticos eram mais propensos a serem evitados em simpatria ou próximos da distribuição das corais-verdadeiras (Pfennig *et al.*, 2001).

Continuando os trabalhos com mimetismo alopatrico, Pfennig e seu aluno George R. Harper Jr. desenharam experimentos para testar diversas perguntas: a primeira é se a proteção recebida pelo mímico é menor se o modelo é ausente e se esta proteção varia com a 'perfeição' do mímico ao modelo. Os autores utilizaram réplicas de plasticina em três regiões alopatricas que diferiam no tipo de mímico (mímico bom *Lampropeltis triangulum elapsoides*, mímico ruim *Lampropeltis triangulum temporalis*, e não-mímico *Lampropeltis triangulum triangulum*). Os autores encontraram que quando os três tipos de regiões foram consideradas juntas, as taxas de predação dos mímicos não diferiram do acaso, sendo que os bons mímicos não foram preferencialmente evitados. Porém, quando as regiões foram analisadas separadamente, a taxa de predação nas réplicas que mais se parecem com as corais verdadeiras foi maior apenas na região onde este bom mímico (*L. t. elapsoides*) estava presente. Ou seja, as freqüências de ataque às réplicas encontradas neste trabalho indicam que a predação nos mímicos em alopatria é dependente da freqüência dos mesmos, e que os predadores devem ter aprendido ou desenvolvido preferências para este padrão palatável (Pfennig *et al.*, 2007). Outra pergunta proposta por Harper e Pfennig foi: por que os mímicos variam na semelhança ao modelo em

diferentes partes de suas áreas geográficas? Partindo da hipótese de que a seleção natural deveria favorecer mesmo os mímicos ruins onde o modelo é abundante, mas apenas os bons mímicos onde o modelo é raro, os autores utilizaram análises morfométricas, comparações de abundâncias e réplicas de plasticina, tanto em áreas simpátricas quanto alopátricas, para testar esta predição com a falsa-coral *Lampropeltis triangulum* (mímico) e a coral-verdadeira *Micrurus fulvius* (modelo). Harper e Pfennig encontraram que nos limites da distribuição do modelo (onde este é raro), os mímicos são mais semelhantes aos modelos do que no centro de distribuição do modelo (onde este é comum), bem como nos limites de distribuição do modelo, mímicos bons são menos atacados do que mímicos ruins. Desta forma, mímicos imperfeitos permanecem em áreas onde o modelo é comum, enquanto apenas os melhores mímicos devem ocorrer nos limites de distribuição dos modelos (Harper e Pfennig, 2008a).

Os resultados encontrados anteriormente indicam que os mímicos batesianos sofreriam enorme pressão ao longo do tempo evolutivo em áreas alopátricas e deveriam ocorrer apenas em simpatria com o modelo. Porém, contrário a esta expectativa, mímicos batesianos freqüentemente ocorrem em alopatria. Harper e Pfennig utilizaram métodos baseados em DNA da falsa-coral *Lampropeltis triangulum* e indicaram que mímicos migram de locais simpátricos, onde o mimetismo é favorecido, para locais alopátricos. Os autores também apresentam que o fluxo gênico é mais forte em genes nucleares do que em genes mitocondriais herdados maternamente, indicando que a presença do fenótipo mimético é explicada pela dispersão dos machos. Por fim, apesar do fluxo gênico, a presença de mímicos menos semelhantes ao modelo em alopatria é explicada pela seleção do predador que atua contra indivíduos mais conspícuos (Harper e Pfennig, 2008b).

As Revisões

Ao longo de mais de um século de intensos debates e excelentes trabalhos relacionados ao mimetismo das serpentes corais, muito já foi elucidado. Revisões sobre o assunto têm sido publicadas por diversos autores que têm participado intensamente da evolução não apenas do mimetismo referente às serpentes corais, como também do mimetismo referente às serpentes em geral. No final dos anos 80, o zoólogo americano F. Harvey Pough publicou duas boas revisões sobre o mimetismo em vertebrados e répteis, abordando o assunto do mimetismo das serpentes corais (Pough, 1988a, 1988b). Pough apresenta uma pequena revisão histórica sobre o assunto, citando os principais trabalhos realizados e inclui novos dados de concordância geográfica de modelos e mímicos para o colubrídeo *Erythrolamprus guentheri* e a coral-

verdadeira *Micrurus margaretiferus*. Em 1989, os herpetólogos Jonathan A. Campbell e William W. Lamar também apresentam uma revisão sobre o mimetismo de serpentes venenosas, englobando as corais e os viperídeos. Assim como Pough, Campbell e Lamar também adicionam novas informações referentes à concordância geográfica de serpentes corais: o colubrídeo *Erythrolamprus aesculapii* assemelha-se a *Micrurus hemprichii* na Colômbia, a *Micrurus lemniscatus* no Suriname, e a *Micrurus spixii* no Peru. Também apresentam uma observação sobre a predação de uma serpente coral-verdadeira *Micrurus filiformis* por um jacamim-de-costas-cinzentas *Psophia crepitans*. Em 1996, o herpetólogo Janis A. Roze publicou a primeira grande revisão sobre o mimetismo das serpentes corais. Além de um bom histórico, Roze apresenta uma série de novas informações referentes à convergência geográfica: no Brasil, o colubrídeo *Oxyrhopus trigeminus* é semelhante a *Micrurus frontalis*, e o colubrídeo *Simophis rhinostoma* é perfeitamente semelhante a *Micrurus lemniscatus carvalhoi*; na região amazônica, a falsa-coral *Erythrolamprus guentheri* mimetiza *Micrurus langsdorffi* no Equador e *Micrurus steindachneri* no Peru, e *Atractus elaps* mimetiza tanto *Micrurus lemniscatus helleri* quanto *Micrurus ornatissimus*. Roze também discute o mimetismo relacionado ao tamanho e ao crescimento das espécies, os erros na percepção humana e o mimetismo de serpentes corais por outros animais (Roze, 1996). Neste século, duas novas revisões foram publicadas acrescentando e ampliando os trabalhos anteriores. Em 2004, Edmund D. Brodie III e Edmund D. Brodie Jr. publicaram a maior revisão referente ao mimetismo de serpentes venenosas, abrangendo desde o processo do mimetismo, as categorias de mimetismo envolvendo serpentes, as modalidades sensoriais exploradas pelos mímicos, o cenário evolutivo do mimetismo e o mimetismo das serpentes corais e o mimetismo dos viperídeos (Brodie e Brodie, 2004). Os autores apresentam ainda novos pontos que surgiram recentemente envolvendo as teorias miméticas referentes a genética, polimorfismo, co-evolução, psicologia e filogenia. Em 2005, Harry Greene e Roy McDiarmid revisitaram o clássico artigo publicado em 1981 sobre o mimetismo das serpentes corais, e discutiram também outros complexos miméticos relativos a serpentes venenosas, tanto de viperídeos quanto elapídeos do velho mundo (Greene e McDiarmid, 2005). Os autores também apontam questões não resolvidas e apresentam perspectivas para estudos futuros.

Conclusão

O mimetismo das serpentes corais figura como um dos exemplos mais especiais de convergência de cores, formas, distribuições e comportamentos envolvendo várias espécies e têm se tornando um amplo campo de estudo de relações macroevolutivas. Em mais de um

século de amplos debates e discussões, tanto conceituais como experimentais, muito já foi elucidado sobre as relações miméticas das serpentes corais na região neotropical. Os estudos têm evidenciado os comportamentos de ataque ou aversão de predadores naturais a espécies deste grupo tanto em áreas de grande diversidade como nas florestas tropicais da Costa Rica, quanto em áreas de distribuição alopátrica de modelos e mímicos na América do Norte. Porém pouco se sabe sobre as relações miméticas deste grupo em biomas sul-americanos, que apresentam diferentes estruturas de hábitat e possuem ricas comunidades de serpentes com padrões de coloração coral. Os três próximos capítulos deste estudo visam justamente elucidar hipóteses levantadas sobre as serpentes corais na América do Sul, utilizando compilações de dados e trabalhos experimentais nos dois biomas de maiores biodiversidades, o Cerrado e a Amazônia, e que apresentam diferentes composições de espécies e padrões de serpentes corais.

Referências Bibliográficas

- Andersson, L. G. (1899) Catalogue of the Linnaean type-specimens of snakes in The Royal Museum in Stockholm. *Bihang till Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, **24 (4-6)**: 1-35.
- 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.
- Bates, H. W. (1979) *Um naturalista no Rio Amazonas*, Editora Itatiaia, São Paulo. 300 p.
- Beckers, G. J. L., Leenders, T. A. A. M. & Strijbosch, H. (1996) Coral snake mimicry: live snakes not avoided by a mammalian predator. *Oecologia*, **106** 461-463.
- Brattstrom, B. H. (1955) The coral snake "mimic" problem and protective coloration. *Evolution*, **9** 217-219.
- Brodie III, E. D. (1992) Correlational selection for color pattern and antipredator behavior in the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Evolution*, **46** 1284-1298.
- Brodie III, E. D. (1993) Differential Avoidance of Coral Snake Banded Patterns by Free-Ranging Avian Predators in Costa Rica. *Evolution*, **47 (1)**: 227 - 235.
- Brodie III, E. D. & Brodie Jr., E. D. (2004) Venomous Snake Mimicry. *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere* (eds J. A. Campbell & W. W. Lamar), pp. 617-633. Cornell University Press New York.
- Brodie III, E. D. & Janzen, F. J. (1995) Experimental Studies of Coral Snake Mimicry: Generalized Avoidance of Ringed Snake Patterns by Free-Ranging Avian Predators. *Functional Ecology*, **9 (2)**: 186-190.
- Brodie III, E. D. & Moore, A. J. (1995) Experimental Studies of Coral Snake Mimicry: Do Snakes Mimic Millipedes? *Animal Behavior*, **49** 534 - 536.
- Brugger, K. E. (1989) Red-tailed Hawk dies with coral snake in talons. *Copeia*, 508-510.
- Buasso, C. M., Leynaud, G. C. & 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 (3)**: 183-188.
- Caldcleugh, A. (1825) *Travels in South America, during the years 1819 - 20 - 21: containing an account of the present state of Brazil, Buenos Ayres, and Chile*. 2 vols., London: John Murray. xii+373 p.
- Campbell, J. A. & Lamar, W. W. (1989) *The Venomous Reptiles of Latin America* Cornell University Press, Ithaca, New York. 425 p.

- Cope, E. D. (1860) Catalogue of the Colubridae in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, with notes and descriptions of new species. Part 2. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **12** 241-266.
- Darwin, C. R. (1839) *Journal of researches into the geology and natural history of the various countries visited by H.M.S. Beagle, under the Command of Capt. Fitz Roy, R.N. from 1832 to 1836*, London: Henry Colburn. p.
- Darwin, C. R. (1845) *Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H.M.S. Beagle round the world, under the Command of Capt. Fitz Roy, R.N. 2d edition.* , London: John Murray. viii+536 p.
- Darwin, C. R. (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.* , London: John Murray. 1st edition. x+502 p.
- Darwin, C. R. (1871) *The descent of man, and selection in relation to sex.* , London: John Murray. x+476 p.
- Duméril, A. M. C., Bibron, G. & Duméril, A. (1854) *Erpétologie générale ou Histoire Naturelle complète des Reptiles*, Paris, Roret. v.7. 1936 p.
- Dunn, E. R. (1954) The Coral Snake 'Mimic' Problem in Panama. *Evolution*, **8** (2): 97-102.
- DuVal, E. H., Greene, H. W. & Manno, K. L. (2006) Laughing Falcon (*Herpetotheres cachinnans*) predation on coral snakes (*Micrurus nigrocinctus*). *Biotropica*, **38** (4): 566-568.
- Emsley, M. G. (1966) The mimetic significance of *Erythrolamprus aesculapii ocellatus* Peters from Tobago. *Evolution*, **20** 663-664.
- Gadow, H. (1911) Isotely and coral snakes. *Zoologisch Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie, und Geographie der Tiere*, **31** 1-24.
- Gadow, H. F. (1908) *Through Southern Mexico, Being an Account of the Travels of a Naturalist*, New York City: C. Scriber's Sons. 527 p.
- Gehlbach, F. (1970) Death-feigning and erratic behavior in leptotiphlopid, colubrid and elapid snakes. *Herpetologica*, **26** (1): 24-34.
- Gehlbach, F. (1972) Coral snake mimicry reconsidered: the strategy of self-mimicry. *Forma et Functio*, **5** 311- 320.
- Greene, H. W. & McDiarmid, R. W. (1981) Coral snake mimicry: does it occur? *Science*, **213** (4513): 1207 - 1212.
- Greene, H. W. & McDiarmid, R. W. (2005) Wallace and Savage: Heroes, Theories, and Venomous Snake Mimicry. *Ecology and Evolution in the Tropics: A Herpetological Perspective* (eds M. A. Donnelly, B. I. Crother, C. Guyer, M. H. Wake & M. E. White), pp. 190-208. The University of Chicago Press, Chicago.

- Greene, H. W. & Pyburn, W. F. (1973) Comments on aposematism and mimicry among coral snakes. *The Biologist*, **55** 144-148.
- 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. & Pfennig, D. W. (2008) 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*, **274** 1955-1961.
- Harper, G. R., Jr. & Pfennig, D. W. (2008) Selection overrides gene flow to break down maladaptive mimicry. *Nature*, **451** 1103-1106.
- Hecht, M. K. & Marien, D. (1956) The coral snake mimicry problem: a reinterpretation. *Journal of Morphology*, **98** (2): 335-356.
- Hinman, K. E., Throop, H. L., Adams, K. L., Dake, A. J., McLauchlan, K. K. & McKone, M. J. (1997) Predation by free-ranging birds on partial coral snake mimics: the importance of ring width and color. *Evolution*, **51** (3): 1011-1014.
- Howell, T. R. (1957) Birds of a Second-Growth Rain Forest Area of Nicaragua. *Condor*, **59** 73-111.
- Janzen, D. H. (1980) Two potential coral snake mimics in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, **12** (1): 77-78.
- Keynes, R. (2004) *Aventuras e Descobertas de Darwin a Bordo do Beagle: 1832-1836* Jorge Zahar Editor Rio de Janeiro. 404 p.
- 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.
- Mertens, R. (1956) Das Problem der Mimikry bei Korallenschlangen. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* **84** (6): 541-576.
- Mertens, R. (1957) Gibt es Mimikry bei Korallenschlangen? *Natur und Volk* **87** 56-66.
- Pfennig, D. W., Harcombe, W. R. & Pfennig, K. S. (2001) Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature*, **410** (6826): 323.
- Pfennig, D. W., Jr, G. 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 mimics is strongest when they are common. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **61** 505-511.
- Pough, F. H. (1964) A Coral Snake "Mimic" Eaten by a Bird. *Copeia*, (1): 223.

- Pough, F. H. (1976) Multiple Cryptic Effects of Crossbanded and Ringed Patterns of Snakes. *Copeia*, **(4)**: 834-836.
- Pough, F. H. (1988) Mimicry and related phenomena. *Biology of the Reptilia* (eds C. Gans & R. B. Huey), pp. 154-229. B. A. R. Liss, New York.
- Pough, F. H. (1988) Mimicry of Vertebrates: Are the Rules Different? *The American Naturalist*, **Vol. 131, Supplement: Mimicry and the Evolutionary Process** S67-S102.
- Poulton, E. B. (1890) The colours of animals: their meaning and use, especially considered in the case of insects, Kegan Paul, Trench, Trubner and Co. Ltd, London. xiii+337 p.
- Poulton, E. B. (1908) Essays on evolution 1889-1907 Clarendon Press, Oxford. xlviii+479 p.
- Quammen, D. (2006) *As Dúvidas do Sr. Darwin*, Companhia das Letras, Rio de Janeiro. 264 p.
- Roze, J. A. (1996) *Coral Snakes of the Americas: Biology, Identification, and Venoms*, Krieger Publishing Company, Malabar, Florida. 340 p.
- Savage, J. M. & Slowinski, J. B. (1990) A simple and consistent terminology for the basic color patterns of the venomous 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.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia Brasileira*, Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro. 912 p.
- Smith, N. G. (1969) Avian predation of coral snakes. *Copeia*, 402-404.
- 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 (3-4)**: 309-320.
- Smith, S. M. (1977) Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation 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. (1980) Responses of Naive Temperate Birds to Warning Coloration. *American Midland Naturalist*, **103 (2)**: 346-352.
- Smith, S. M. & Mostrom, A. M. (1985) "Coral Snake" Rings: Are they Helpful in Foraging? *Copeia*, **(2)**: 384-387.
- Spix, J. B. v. & Martius, C. F. P. v. (1981) *Viagem Pelo Brasil*, Editora Itatiaia, São Paulo. 896 p.

- Spix, J. B. v. & Wagler, J. G. (1824) *Serpentum Brasiliensium species novae ou Histoire naturelle des espèces nouvelles de serpents : recueillies et observées pendant le voyage dans l'intérieur du Brésil dans les années 1817, 1818, 1819, 1820, exécuté par ordre de Sa Majesté le Roi de Bavière, publiée par Jean de Spix ; écrite d'après les notes du voyageur par Jean Wagler.* , Monachii, Typis Francisci Seraphi Hybschmanni. viii+75 p.
- Sternfeld, R. (1913) Die Erscheinungen der Mimicry bei den Schlangen. *Sitzungsberichte Berlinisch Gesellschaft Naturforschender Freunde*, 98-117.
- Vanzolini, P. E. (2004) *Episódios da Zoologia Brasileira*, Editora Hucitec, São Paulo. 212 p.
- Vitt, L. J. (1992) Lizard Mimics Millipede. *National Geographic Research & Exploration*, **8 (1)**: 76 - 95.
- Wallace, A. R. (1867) Mimicry and other protective resemblances among animals. *Westminster and Foreign Quarterly Review*, **32** 1-43.
- Wickler, W. (1968) *Mimicry in Plants and Animals*, McGraw-Hill, New York. 256 p.
- Wied-Neuwied, M. P. z. (1825-33) Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien *Abbildungen zur Naturgeschichte Brasiliens, Lieferung 13. Landes-Industrie Comptoirs*.
- Wied-Neuwied, M. P. z. (1820-21) *Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817*, Frankfurt, H. F. Brönnner p.
- Yanosky, A. A. & Chani, J. M. (1988) Possible dual mimicry of *Bothrops* and *Micrurus* by the colubrid, *Lystrophis dorbignyi*. *Journal of Herpetology*, **22 (2)**: 222-224.

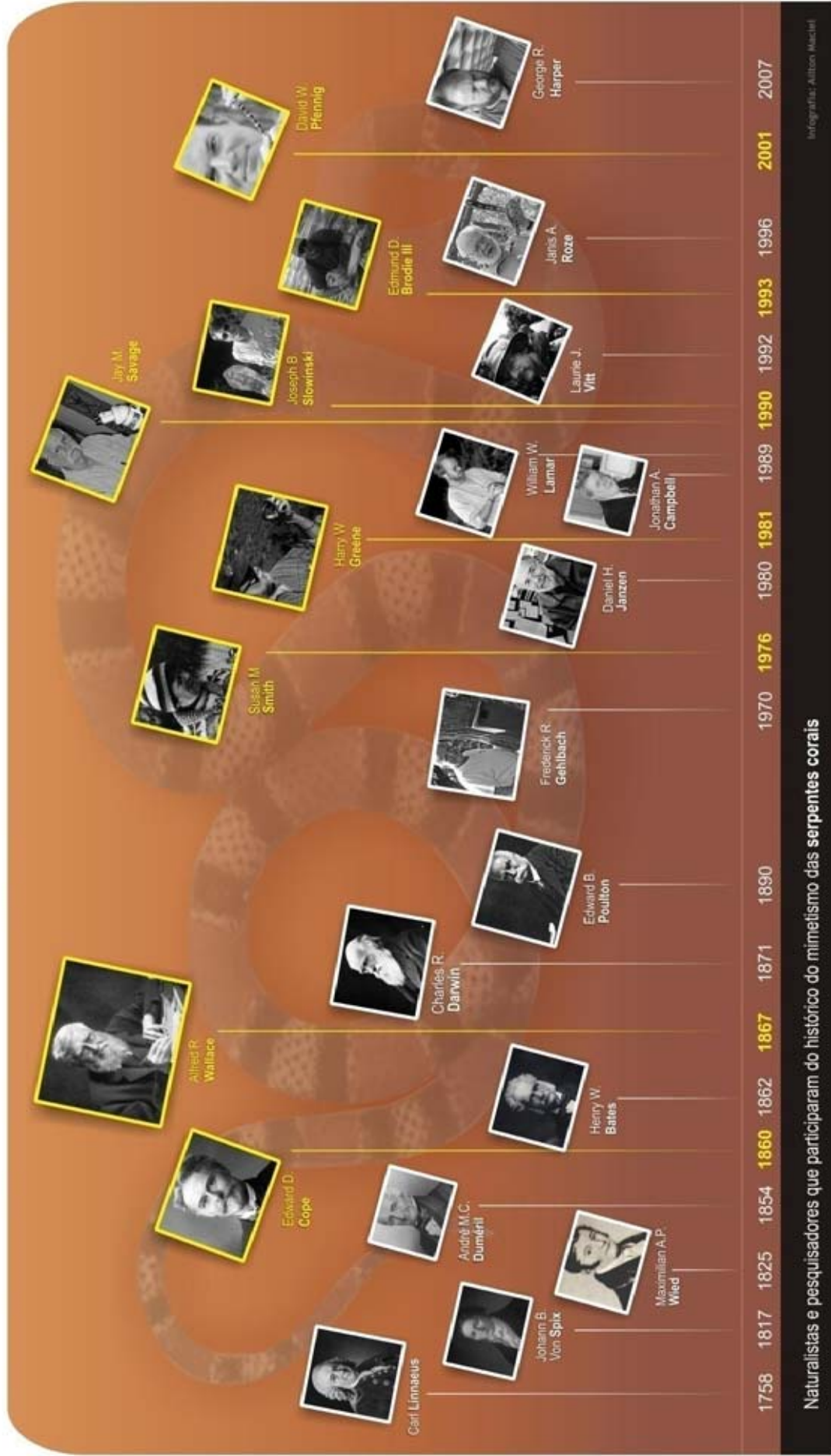
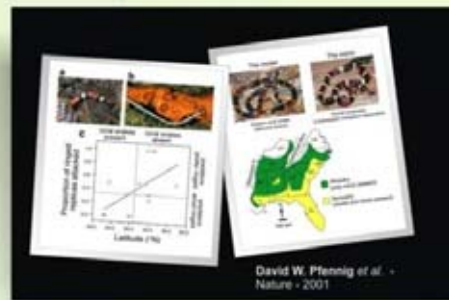
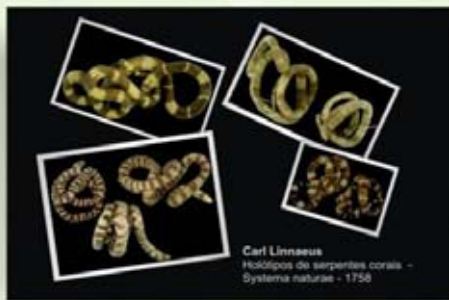
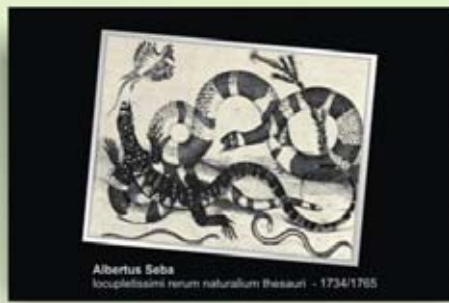


Figura 1. Naturalistas e pesquisadores que participaram do histórico do mimetismo das serpentes corais



Selos por Alilton Maciel

Trabalho sob imagens de Albertus Seba, Jan & Sordelli, Spix & Wagler, Maria Sibylla Merian, Charles Liedl, Susan M. Smith, Carl Linnaeus, David W. Pfennig, Harry W. Greene & Roy McDiarmid

Figura 2. Imagens que fizeram parte do histórico do mimetismo das serpentes corais.

Capítulo 2. Coloração, Riqueza e Distribuição das Serpentes Corais-Verdadeiras e Falsas-Corais na América do Sul

Introdução

O mimetismo é um extraordinário exemplo de como a seleção natural pode atuar modificando a morfologia, o comportamento e a coloração de espécies no tempo evolutivo (Wickler, 1968; Brodie e Brodie, 2004; Ruxton *et al.*, 2004). Desde as observações de Cope (1860) e Wallace (1867) até hoje, a convergência na coloração entre serpentes colubrídeas inofensivas e elapídeos venenosos tem sido sujeito de intenso debate (para revisão ver Campbell e Lamar, 1989; Brodie e Brodie, 2004; Greene e McDiarmid, 2004). O “problema do mimetismo de serpentes corais” é um interessante assunto em biologia evolutiva por várias razões intrigantes: mímicos podem ser mais abundantes do que modelos em alguns casos, serpentes com hábitos noturnos não seriam acessíveis aos predadores diurnos que se baseiam em visão de cores, e predadores que atacam modelos extremamente venenosos supostamente não sobreviveriam para gerar o aprendizado (Dunn, 1954; Mertens, 1956; Emsley, 1966; Wickler, 1968). Como alternativa ao mimetismo, alguns estudos sugerem que ao invés da função aposemática, a convergência nos padrões de coloração das serpentes corais seria resultado de respostas similares a fatores ambientais (Gadow, 1911; Brattstrom, 1955; Sanchez-Herrera *et al.*, 1981).

Todos estes problemas têm sido levantados por estudos experimentais de campo e/ou revisões de paralelismo geográfico, e têm apoiado a hipótese do mimetismo das serpentes corais. Por exemplo, a eficiência da coloração aposemática em serpentes corais como sinal de alarme a predadores foi corroborada por estudos com mamíferos e aves (Gehlbach 1972; Smith 1975, 1977; Smith *et al.*, 1980). Outra forte evidência que corrobora a hipótese mimética é o paralelismo geográfico nos padrões de coloração de modelos e mímicos. Tanto na América Central, quanto na América do Sul, as cores e padrões de serpentes elapídeas do gênero *Micrurus* variam geograficamente, e esta variação é acompanhada pela coloração de serpentes colubrídeas dos gêneros *Pliocercus* e *Erythrolamprus* (Greene e McDiarmid, 1981; Marques e Puerto, 1991; Roze, 1996).

Uma revisão dos padrões de coloração de serpentes corais venenosas e não-venenosas estimou que pelo menos 18% de todas as serpentes não elapídeas presentes no Novo Mundo são mímicos de serpentes corais, e esta revisão fornece uma classificação detalhada dos padrões de coloração sendo a base para posteriores estudos com este assunto (Savage e Slowinski, 1992). O presente trabalho apresenta uma revisão sobre as serpentes corais-

verdadeiras e falsas-corais que ocorrem na América do Sul a partir de dados de riqueza de espécies e distribuições geográficas para os principais biomas do continente. Os objetivos do trabalho são explorar diferenças nas composições das espécies e dos padrões de coloração que compõe este complexo mimético, bem como verificar se a distribuição das falsas-corais sul-americanas acompanha a distribuição da principal linhagem de colubrídeos (Cadle e Greene, 1993) ou a distribuição dos elapídeos (Reed, 2003). Em relação a composição das espécies, cinco questões foram apontadas: 1) A riqueza de serpentes corais-verdadeiras e falsas-corais difere entre os biomas?; 2) As proporções entre falsas-corais/corais-verdadeiras difere entre os biomas?; 3) As quantidades de padrões de coloração coral apresentadas pelas serpentes difere entre os biomas?; 4) As proporções de padrões de coloração de falsas-corais/corais-verdadeiras difere entre os biomas? 5) Há relação entre a riqueza de serpentes falsas-corais e a riqueza de serpentes corais-verdadeiras nas localidades Sul-americanas?

Em relação a distribuição geográfica das serpentes ao longo da América do Sul, é conhecido que a riqueza de espécies de serpentes corais-verdadeiras da família Elapidae presentes na região neotropical é maior próximo ao Equador, e diminui com o aumento da latitude (Reed, 2003), bem como, a riqueza de espécies da subfamília Xenodontinae (Colubridae) aumenta proporcionalmente com o aumento da latitude (Cadle e Greene, 1993). Em virtude destas duas premissas uma pergunta foi apontada: A distribuição das serpentes falsas-corais em função da latitude segue o mesmo padrão da distribuição dos xenodontíneos, que é o principal clado de serpentes falsas-corais na América do Sul (hipótese histórica), ou dos elapídeos devido a influência do processo mimético (hipótese ecológica)?

Material e Métodos

Área de Estudo

Foram utilizadas composições de serpentes presentes em 40 localidades intensamente amostradas, sendo a maioria já disponível na literatura (Tabela 1). Estas localidades são distribuídas em seis dos principais biomas da América do Sul (para detalhes: Morello e Adamoli, 1974; Ab'Saber, 1977; Pinto, 1994; Por, 1995; Morrone, 2001; Ab'Saber, 2003; Galindo-Leal e Câmara, 2003)(Figura 1; Tabela 1):

1 - Floresta Amazônica: é a maior e mais diversa floresta tropical do planeta, ocupando uma área de aproximadamente 7.000.000 km² localizada em nove países: Brasil, Colômbia, Peru, Venezuela, Equador, Bolívia, Guiana, Suriname e Guiana Francesa.

- 2- Caatinga: compreende uma grande área no nordeste brasileiro, com aproximadamente 740.000 km², e apresenta uma vegetação xeromórfica adaptada ao clima semi-árido, e faz limites com a Amazônia, o Cerrado e a Mata Atlântica
- 3- Cerrado: é a maior região de savana do planeta, possuindo mais de 2.000.000 km², e abrangendo o Brasil Central, nordeste do Paraguai e leste da Bolívia. Faz limites com a Amazônia, a Caatinga, a Mata Atlântica, o Pantanal e o Chaco úmido.
- 4- Mata Atlântica: Floresta úmida que se estende por toda a costa brasileira, avançando para o interior e atingindo o leste do Paraguai, nordeste da Argentina e o Uruguai. Possuía originalmente 1.5000.000 km² de florestas e restingas.
- 5- Campos sulinos: Presentes no sul do Brasil, Uruguai e Argentina, sua vegetação apresenta florestas tropicais mesófilas, florestas subtropicais e principalmente os campos meridionais. Possui mais de 200.000 km².
- 6- Ecorregião formada pelo Pantanal + Chaco Úmido: O Pantanal é maior região alagada do mundo, com aproximadamente 210.000 km² estendendo do oeste do Brasil à Bolívia e Paraguai e fazendo fronteira com o Chaco Úmido, cuja vegetação constitui um mosaico de bosques altos, pastos e banhados que se estendem pela Bolívia, Paraguai e Argentina. O Chaco Úmido e o Pantanal foram utilizados juntos por dois motivos: a similaridade biótica entre os dois biomas e a aquisição de apenas uma composição de serpentes para o Pantanal.

Embora as localidades utilizadas dentro dos biomas tenham diferentes esforços de coleta, todas as listagens utilizadas foram obtidas por intensos inventários e apresentam ricas composições de espécies de serpentes.

Espécies e Coloração

Foram utilizadas espécies que apresentam padrões de coloração coral apenas na porção dorsal do corpo. A coloração coral das serpentes constitui de alternadas bandas, anéis ou manchas em preto (ou marrom escuro), vermelho, branco ou amarelo, bem como coloração dorsal rubra uniforme com a cabeça negra seguida por colares nucais em vermelho ou branco. Algumas espécies classificadas como falsas-corais por Savage e Slowinsky (1992) apresentam a coloração apenas na região ventral do corpo (p. ex. *Helicops angulatus* e *Lystrophis dorbignyi*), e estas não foram incluídas nas análises. Outras espécies do gênero *Apostolepis* que não apresentam coloração dorsal vermelha, e sim ocre (p. ex. *A. pymi* e *A. quinquelineata*) também não foram utilizadas. A serpente colubrídea *Liophis poecilogyrus* possui quatro subespécies com diferentes padrões de coloração, sendo *L. p. poecilogyrus* a única que apresenta a coloração coral (Dixon e Markezich, 1992), e então a única que foi utilizada nas análises. Finalmente,

foram utilizadas algumas espécies que possuem a coloração aposemática apenas em juvenis, mas não em adultos (p. ex. algumas espécies de *Clelia* e *Pseudoboa*). Para todas as espécies, foi seguida a classificação de cores proposta por Savage e Slowinsky (1992) (Figura 2; Tabela 2):

Ucd: Unicolor com colar nugal negro, vermelho e/ou claro

BIR: Bicolor com anéis negros alternando com vermelhos

BIM: Bicolor com anéis negros alternando com anéis claros secundários

BIB: Bicolor com bandas negras alternadas

BIL: Bicolor com manchas ovais negras

BIF: Bicolor com os anéis negros fundidos dorsalmente

TM: Tricolor em mônades: um anel negro entre dois anéis brancos/amarelos seguidos de anéis vermelhos

TD: Tricolor em díades: um anel branco entre dois anéis negros seguidos de anéis vermelhos

TT: Tricolor em tríades: dois anéis brancos separados por três anéis negros seguidos de anéis vermelhos

TTh: Tricolor em tríades com anéis brancos curtos, separados por anéis negros longos seguidos de anéis alaranjados curtos

Tsb: Tricolor sem padrão anelar. Dorso vermelho com manchas negras em losangos bordeadas por branco

Tb: Tricolor sem padrão anelar. Manchas dorsais negras irregulares espaçadas por coloração avermelhada apenas dorsalmente e lateralmente por coloração clara

NBR: Tricolor em mônades: um anel vermelho entre dois anéis brancos seguidos de anéis amarelos

Análises Estatísticas

1. Composições de serpentes corais-verdadeiras e falsas-corais entre os biomas

Para acessar as questões referentes a riqueza e proporções de serpentes corais-verdadeiras e falsas-corais foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis e o teste de comparação múltipla de Dunn (Zar, 1999).

Para determinar se há relação entre a riqueza de serpentes falsas-corais e corais-verdadeiras foi utilizada regressão linear simples (Zar, 1999).

2. Padrão de co-ocorrência nas composições de serpentes corais entre os biomas

A riqueza de serpentes falsas-corais e corais-verdadeiras de cada bioma foi utilizada para testar a existência de padrões não-aleatórios na distribuição das espécies deste complexo mimético. Para esta análise foi utilizado o módulo de Co-ocorrência do programa estatístico EcoSim (Gotelli e Entsminger, 2004). Os dados consistem em uma matriz de presença (1) e ausência (0), em que cada linha representa uma espécie e cada coluna representa uma localidade. As seguintes opções foram utilizadas: o índice “C-score” (Stone e Roberts, 1990) como o índice quantitativo de co-ocorrência, valores fixos para a soma de cada linha e coluna, e um algoritmo de permuta seqüencial para a randomização da matriz original (Gotelli, 2000). O “C-score” é o número de “checkboard units” (casas do tabuleiro de damas) para todos os pares únicos de espécies, e em uma comunidade estruturada deve ser significativamente maior do que o esperado ao acaso. Utilizando valores fixos para a soma de cada linha e coluna são produzidas matrizes nulas (padrões aleatórios) com o mesmo número de localidades de ocorrência por espécie e o mesmo número de espécies por área da matriz original. Também foi utilizado um algoritmo de permuta seqüencial, que rearranja a matriz original realizando permutas repetidas de submatrizes, preservando os totais das linhas e colunas, um método menos sensível à erros do Tipo I para matrizes randômicas, e do Tipo II para matrizes estruturadas (Para maiores detalhamentos da análise ver: Gotelli e Entsminger 2004; Gainsbury e Colli, 2003; França e Araújo 2007).

3. Distribuição das serpentes corais em função da Latitude

Para investigar os padrões de distribuição de grupos de serpentes na América do Sul foram utilizadas análises de regressão linear (Zar, 1999). As riquezas de espécies de elapídeos, de xenodontíneos e de falsas-corais xenodontíneas presentes nas 40 localidades sul-americanas utilizadas no trabalho foram observadas em relação a Latitude. Para verificar a diferença entre os coeficientes de regressão foi utilizada a análise de covariância (Tabachnick e Fidell, 2001).

Foi considerada para a análise apenas a subfamília Xenodontinae, pois esta é a linhagem mais representativa de serpentes na América do Sul, em comparação com Colubrinae e Dipsadinae (Zug *et al.*, 2001), além de ser a única linhagem que contém espécies de falsas-corais em todas as 40 localidades estudadas.

Como as comunidades possuem riquezas de espécies de serpentes diferentes, as riquezas de elapídeos, xenodontíneos e falsas-corais xenodontíneas foram divididas pelas riquezas totais das comunidades. Além disso foi utilizada transformação arco-seno para melhor padronização dos dados.

Todas as análises estatísticas foram realizadas nos programas SYSTAT 11.0 e BIOSTAT 4.0, e foi utilizado o nível de significância de 5%.

Resultados

Um total de 82 espécies de serpentes com coloração coral foi encontrado nas 40 localidades amostradas (Tabela 2). Além destas 82 espécies, outras serpentes com padrão coral ocorrem na América do Sul, mas como não foram registradas nas localidades utilizadas neste trabalho, não foram incluídas nas análises. São elas: *Apostolepis cearensis*, *Lystrophis mato grossoensis*, *Lystrophis semicinctus* e *Pliocercus euryzonus*. Das 82 espécies registradas, 59 são falsas-corais das famílias Aniliidae (1) e Colubridae (58), e 23 são corais-verdadeiras da família Elapidae. Dentre os colubrídeos, as subfamílias Colubrinae e Dipsadinae apresentaram apenas três e cinco espécies enquanto Xenodontinae apresentou 50 espécies. A riqueza das falsas-corais nas localidades sul-americanas variou de apenas uma espécie em Exu, Seridó, Planalto das Araucárias e Planalto Médio, até 18 espécies em Serra da Mesa e 19 em Palmas (Tabela 2). Dentre as corais-verdadeiras foram listadas três espécies de *Leptomicrurus* e 20 espécies de *Micrurus*. A riqueza das serpentes corais-verdadeiras variou de nenhuma espécie em Cuiabá e Planalto das Araucárias e uma espécie em 16 localidades até sete espécies em Iquitos e Letícia.

Analisando as riquezas por biomas, Cerrado e Amazônia apresentam um maior número de serpentes que possuem coloração coral (42 e 40 espécies respectivamente) e um maior número de espécies restritas ao bioma (21 espécies em cada bioma). A Mata Atlântica e o Pantanal/Chaco Úmido apresentam riquezas intermediárias (17 e 16 espécies) e espécies sítio-específicas (4 e 7), e os campos Sulinos e a Caatinga apresentam as menores riquezas (6 e 2 espécies) e todas ocorrem também em outros biomas. A proporção de espécies encontradas em dois ou mais biomas foi de 32.5%, e nenhuma espécie foi encontrada nos seis biomas, sendo *Tantilla melanocephala* e *Pseudoboa nigra* as duas únicas que ocorreram em cinco biomas. Os números médios de falsas-corais/corais-verdadeiras por bioma foram de 12.8/4.8 para a Amazônia, 1.0/1.0 para a Caatinga, 11.3/1.6 para o Cerrado, 5.2/1.6 para a Mata Atlântica, 1.3/1.0 para os Campos Sulinos e 4.6/1.0 para o Pantanal/Chaco Úmido.

Tanto as riquezas locais de falsas-corais quanto de corais-verdadeiras diferiu entre os biomas ($H = 29.60$, $df = 5$, $P < 0.001$ e $H = 29.36$, $df = 5$, $P < 0.001$, respectivamente). A riqueza de falsas-corais encontradas na Amazônia não diferiu do Cerrado e Mata Atlântica, porém foi maior que a riqueza encontrada na Caatinga, Campos Sulinos e Pantanal/Chaco Úmido (Teste de Dunn, $P < 0.05$). Já a riqueza de serpentes corais-verdadeiras da Amazônia foi

significativamente maior que as riquezas de todos os outros biomas (Teste de Dunn, $P < 0.05$). Em relação à razão entre falsas-corais/corais-verdadeiras, foi encontrada diferença significativa entre os biomas ($H = 29.16$, $df = 5$, $P < 0.01$), sendo que as razões no Cerrado e no Pantanal/Chaco Úmido não diferiram entre si, mas foram maiores que as encontradas para Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga e Campos Sulinos (Teste de Dunn, $P < 0.05$). Embora tenham sido encontradas diferenças de riqueza e razões de falsas-corais e corais-verdadeiras entre os biomas, houve uma associação positiva entre as riquezas de falsas-corais e corais-verdadeiras na América do Sul como um todo (Figura 3).

Neste trabalho foram distinguidos 13 padrões de coloração coral diferentes apresentados pelas serpentes corais-verdadeiras (sete padrões diferentes) e falsas-corais (nove). O número de padrões encontrados por localidade variou de apenas um (TT em Exu e Seridó, e Tsb no Planalto Médio) a oito padrões em Manaus/WWF, Manaus/Ducke, e Iquitos (todos os padrões de falsas-corais exceto Tsb). Os números de padrões de coloração apresentados pelas serpentes corais-verdadeiras em cada localidade variou de um padrão em 22 localidades à quatro em Manaus/Ducke, Leticia, Iquitos e Samuel. O padrão de coloração apresentado por serpentes corais-verdadeiras mais encontrado nas localidades foi TT, presente em 90% das 40 localidades, e de falsas-corais foi Ucd e TT, presentes em 87.5% e 72.5% das 40 localidades. Os números médios de padrões de coloração de falsas-corais/padrões de coloração de corais-verdadeiras por bioma foram de 6.9/2.8 para a Amazônia, 1.0/1.0 para a Caatinga, 5.0/1.0 para o Cerrado, 4.4/1.4 para a Mata Atlântica, 1.7/0.7 para os Campos Sulinos e 3.6/1.0 para o Pantanal/Chaco Úmido.

O número de padrões de coloração encontrados por localidade difere entre os biomas ($H = 28.47$, $df = 5$, $P < 0.001$) e apesar da quantidade de padrões encontrados na Amazônia não diferirem da encontrada no Cerrado e na Mata Atlântica, esta foi maior que na Caatinga, Campos Sulinos e Pantanal/Chaco Úmido (Teste de Dunn, $P < 0.05$). A razão entre os padrões de falsas-corais/padrões de corais-verdadeiras também foi diferente entre os biomas ($H = 21.45$, $df = 5$, $P < 0.001$) com as razões encontradas no Cerrado e Pantanal/Chaco não diferindo entre si e maiores que as razões dos demais biomas (Teste de Dunn, $P < 0.05$).

Foram usados modelos neutros para verificar padrões não-aleatórios na distribuição das espécies de serpentes corais por co-ocorrência entre os biomas Sul-americanos (Tabela 2). A análise dos padrões de co-ocorrência revelou que todas as espécies formaram pelo menos um “checkboard unit” na matriz de presença e ausência. Os maiores números de “checkboard unit” (6) foram observados entre *Oxyrhopus clathratus* e *Xenopholis undulatus*, e *Oxyrhopus trigeminus*, e *Hydrodynastes gigas*; entre *Oxyrhopus rhombifer* e *Xenopholis scalaris*, e *Micrurus*

ibiboboca, e *Tripanurgus compressus*, e *Oxyrhopus formosus*; entre *Micrurus altirostris* e *Xenopholis undulatus*, e *Oxyrhopus trigeminus*, e *Hydrodynastes gigas*; e finalmente entre *Micrurus ibiboboca* e *Xenopholis undulatus*, e *Hydrodynastes gigas*. O índice “C-score” observado foi de 0.80, e não foi maior do que o esperado ao acaso (0.79; $P = 0.19$). Este resultado indica que apesar de terem sido encontradas muitas espécies bioma-específicas, não houve estruturação por co-ocorrência na composição de espécies de serpentes corais na América do Sul.

Em relação à riqueza de espécie das localidades em função da posição geográfica na América do Sul, foi encontrada uma associação negativa entre a riqueza de espécies corais-verdadeiras e a latitude ($R^2 = -0.29$, $F = 15.35$, $P < 0.01$), uma associação positiva entre a riqueza de espécies do clado Xenodontinae e a latitude ($R^2 = 0.42$, $F = 27.59$, $P < 0.01$), e não houve associação entre a riqueza de falsas-corais xenodontíneas e a latitude ($R^2 = -0.06$, $F = 2.36$, $P = 0.13$) (Figura 4). As inclinações das linhas de regressão para falsas-corais xenodontíneas e corais verdadeiras não são significativamente diferentes (Teste $t = 0.61$; $df = 76$; $P = 0.56$), enquanto entre falsas-corais xenodontíneas e serpentes do clado Xenodontinae são significativamente diferentes (Teste $t = 24.07$; $df = 76$; $P < 0.0001$).

Discussão

Foram reunidos dados de composição de serpentes em quarenta localidades distribuídas na América do Sul, sendo utilizados principalmente os dados referentes ao complexo de serpentes com padrão de coloração coral. Todas as serpentes falsas-corais registradas pertencem às famílias Aniliidae e Colubridae. A família Aniliidae é monoespecífica, sendo a espécie *Anilius scytale* distribuída por toda a Amazônia até o centro do Cerrado (McDiarmid *et al.*, 1999), e a família Colubridae é a linhagem de serpentes mais rica e mais diversa do mundo (Greene, 1997). Na América do Sul, os colubrídeos são representados por três clados evolutivos, Colubrinae, Dipsadinae (formalmente denominado Xenodontinae Centro-Americano) e Xenodontinae (formalmente denominado Xenodontinae Sul-Americano), e estas linhagens diferem consideravelmente em características ecológicas e nas distribuições geográficas (Cadle e Greene, 1993). Todos estes grupos contêm espécies de serpentes falsas-corais que possuem colorações características em vermelho, preto, branco e amarelo, sendo que na América do Sul a maioria destas espécies pertence à subfamília Xenodontinae. Isto pode ser explicado pela história evolutiva deste clado na América do Sul, possibilitando uma maior riqueza de espécies nesta porção continental em relação aos Colubríneos e Dipsadíneos (Cadle e Greene, 1993). Linhagens que apresentam muitas espécies com padrão de coloração coral pertencentes ao

clado Xenodontinae, como os Elapomorphini e os Pseudoboini são muito diversos na América do Sul, porém raros nas Américas Central e do Norte. Entretanto, linhagens que apresentam muitas espécies com padrão de coloração coral pertencentes aos clados Colubrinae e Dipsadinae, como os Lamproeltiini, Sonorini e o gênero dipsadíneo *Pliocercus* são raros na América do Sul, porém muito comuns nas Américas Central e do Norte (Ferrarezzi, 1994).

As serpentes corais-verdadeiras do Novo Mundo são dispostas em três gêneros, *Micruroides* (não distribuído na América do Sul), *Leptomicrurus*, com três espécies, e *Micrurus*, com aproximadamente 70 espécies (Roze, 1996; Campbell e Lamar, 2004). Este grupo é um dos mais característicos ao longo da completa radiação dos elapídeos, devido ao seu padrão de coloração aposemático, comportamentos defensivos e predatórios, e a poderosa toxicidade de seu veneno (Roze, 1982; Sazima e Abe, 1991; Marques e Sazima, 1997). Entretanto, Jorge da Silva e Sites (2001) apontam que mais de 100 entidades nominais (espécies e subespécies) estão disponíveis, e várias revisões com descrições de novas espécies têm sido recentemente publicadas (Carvalho, 2002; Canseco-Marquez e Campbell, 2003; Passos e Fernandes, 2005; Feitosa *et al.*, 2007; Di-Bernardo *et al.* 2007). Neste trabalho foram registradas 23 espécies de corais-verdadeiras em 40 localidades. Este baixo número pode ser explicado pela maior distribuição de elapídeos neotropicais na América Central e extremo norte da América do Sul (Roze, 1996; Campbell e Lamar, 2004).

Tradicionalmente, grupos fenotípicos de serpentes corais verdadeiras são reconhecidos baseados em padrões de coloração (Campbell e Lamar, 1989; Savage e Slowinski, 1992; Slowinski, 1995; Jorge da Silva e Sites, 1999). Atualmente, quatro grupos são documentados baseados em diferenças fenotípicas: monodal, triadal Centro Americano, triadal Sul Americano e bicolor. Esta divisão pode indicar relações evolutivas (Campbell e Lamar, 1989; Slowinski, 1995; Roze, 1996). Entretanto, dentro dos grupos, pode ser realizada uma avaliação mais detalhada distinguindo mais de 10 diferentes padrões de cores para as corais-verdadeiras (Savage e Slowinski, 1992). Aqui, foram utilizados sete destes padrões. Para as serpentes falsas-corais mais de 35 padrões diferentes de coloração foram propostos, variando de padrões extremamente imperfeitos, porém com as mesmas cores, a padrões idênticos aos encontrados nos elapídeos venenosos (Savage e Slowinski, 1992). Apesar de ter sido utilizada a classificação de coloração coral proposta por Savage e Slowinski (1992) neste trabalho, esta classificação foi empregada de forma mais conservativa, de modo que nuances nas colorações de espécies que anteriormente foram classificadas como padrões semelhantes, aqui foram agrupados no mesmo padrão principal. Com isso, para as 59 espécies de falsas-corais registradas nas 40 localidades,

nove padrões foram encontrados, excedendo os sete padrões encontradas para as corais-verdadeiras.

O padrão de coloração mais comumente encontrado em serpentes corais-verdadeiras foi o Tricolor em tríades (TT) e este padrão foi também amplamente encontrado nas espécies de falsas-corais. Todavia, o padrão de coloração mais freqüente em serpentes falsas-corais foi o Unicolor com colar nugal (Ucd). Apenas uma elapídeo (*Micrurus diastema alienus*) apresenta este fenótipo, sendo uma subespécie restrita a apenas uma pequena região na América Central (Campbell e Lamar, 2004). Este padrão é muito comum em quase todas as espécies da tribo de xenodontíneos sul-americanos Elapomorhini e em muitas serpentes juvenis da tribo Pseudoboini que apresentam variação ontogenética na coloração, tornando-se inteiramente negras quando adultas, como espécies dos gêneros *Clelia* e *Pseudoboa* (Ferrarezzi, 1993; Zaher, 1996; Franco *et al.*, 1997; Lema, 2001). Este pode ser um exemplo da manutenção de um fenótipo imperfeito, porém extremamente aposemático no sistema do mimetismo de serpentes corais. Alguns estudos têm sugerido diferentes mecanismos para a persistência de mímicos imperfeitos na natureza. Por exemplo, mímicos que parecem imperfeitos para a percepção humana podem ser suficientemente perfeitos contra seus principais predadores (Greene, 1988; Cuthill e Bennett, 1993). Mímicos imperfeitos podem confundir temporariamente seus predadores, permitindo um tempo para a fuga, ou mesmo afugentar predadores em locais onde os modelos são muito freqüentes e/ou polimórficos (Howse e Allen, 1994; Harper e Pfennig, 2008). Considera-se ainda que mímicos imperfeitos podem estar em estágios intermediários de evolução fenotípica devido a mudanças graduais em condições ecológicas (Ruxton *et al.*, 2004). Finalmente, alguns modelos venenosos podem ser mais nocivos do que outros, e mesmo espécies de serpentes meio-venenosas podem ser inofensivas ao homem, mas causar danos a algum potencial predador, sendo então sujeito a modelo em um cenário mimético (Greene e McDiarmid, 1981; Ruxton *et al.*, 2004). É certo que todas as serpentes elapomorfíneas e pseudoboíneas possuem dentes alongados na porção posterior da maxila, os quais conduzem substâncias tóxicas provenientes das glândulas de Duvernoy. Estas espécies são exemplos de falsas-corais meio-venenosas (Pinto *et al.*, 1991; Wüster *et al.*, 1998; Salomão *et al.*, 2003; Serapicos e Merusse, 2006), podendo pertencer a categoria de mímicas mullerianas. Ainda, o colar nugal dos elapomorfíneos pode variar de apenas um anel negro a dois anéis semelhantes ao padrão díade mais freqüente em serpentes corais, e os hábitos inconspícuos destas espécies podem confundir predadores orientados visualmente. Estudos realizados na Costa Rica indicaram que apesar deste padrão ser mais atacado do que padrões de coloração coral

anelares, ele foi mais evitado do que padrões marrons ou cinzas, possuindo então alguma vantagem adaptativa, mesmo em uma condição estática (Brodie, 1993; Hinman *et al.*, 1997).

Uma das predições da teoria do mimetismo é que os modelos devem ser mais abundantes que os mímicos. Logo, quanto mais modelos de diferentes morfotipos em uma área, mais mímicos locais podem ganhar proteção. Neste trabalho, foram encontradas diferentes razões de riquezas e de padrões de cor de falsas-corais/corais-verdadeiras nas regiões amostradas. Os biomas Caatinga e Campos Sulinos apresentaram menores composições locais de serpentes e poucas espécies de serpentes corais falsas e verdadeiras (Vitt e Vangilder, 1983; Zanella e Cechin, 2006). Por outro lado, Amazônia e Cerrado apresentaram não só as mais diversas composições de espécies de serpentes da América do Sul, podendo atingir mais de 60 espécies por localidade (Zimmerman e Rodrigues, 1990; Martins e Oliveira, 1998; França *et al.*, 2008), bem como maiores riquezas de falsas-corais do que os demais biomas. Contudo, enquanto a Amazônia possui uma alta riqueza de corais-verdadeiras, o que possibilita a presença de vários mímicos, no Cerrado foram encontradas poucas espécies de elapídeos venenosos por localidade, o que é contrário à predição mimética. Este mesmo padrão se repete nos biomas com riqueza de serpentes intermediária, Mata Atlântica e Pantanal/Chaco Úmido, que variam entre 20 e 40 espécies por localidade (Marques e Sazima, 2004; Scrocchi e Giraud, 2005). Também nestes dois biomas as riquezas de falsas-corais são comparáveis, porém a Mata Atlântica apresenta mais espécies de corais-verdadeiras do que o Pantanal/Chaco Úmido.

Tanto o Cerrado quanto o Pantanal/Chaco Úmido possuem predominância de vegetações abertas, com fisionomias de campos, savanas e banhados, enquanto a Amazônia e a Mata Atlântica são predominantemente regiões florestais (Ab Saber, 1977). Em fitofisionomias abertas, a incidência de luz sobre o estrato herbáceo é maior do que em áreas florestais, que são mais sombreadas e escuras (Chazdon e Fetcher, 1984; Endler, 1993; Pinto, 1994; Mesquita, 2000). A maior luminosidade dos ambientes abertos pode permitir um melhor discernimento de cores brilhantes e aposemáticas por predadores visualmente orientados do que em ambientes florestais sombreados (Endler, 1978; Endler e Mielke, 2005). Em ambientes menos iluminados, uma variação em padrões, com cores menos aposemáticas em um fundo não uniforme conferem proteção contra predadores visualmente orientados (Endler e Mappes, 2004; Endler *et al.*, 2005). Para as serpentes corais, o Cerrado e o Pantanal/Chaco Úmido apresentam muitas espécies com padrões consideravelmente aposemáticos (onde a coloração vermelha brilhante sobressai em relação às cores pretas e brancas), sendo o padrão 'Ucd' encontrado em todos os elapomorphineos, jovens de algumas espécies de pseudoboíneos, e em outros colubrídeos como *Tantilla melanocephala* e *Phimophis iglesiasi*. Já na Mata Atlântica, e principalmente na

Amazônia, há uma maior variação de padrões sendo que várias espécies de serpentes corais possuem padrões onde a cor negra sobressai sobre as outras cores. Como exemplos, a coloração 'TTh' de *Micrurus hemprichii*, 'BIF' das três espécies de *Leptomicrurus*, e 'BIR ou BIM' de *Micrurus annelatus*, *Micrurus albicinctus* e *Atractus latifrons*. Ainda, outras espécies de corais verdadeiras que ocorrem apenas na região amazônica, mas que não foram registradas nas 40 localidades deste estudo, apresentam também padrões com coloração predominante negra: *Micrurus margaritiferus*, *Micrurus mipartitus*, *Micrurus multifasciatus*, *Micrurus psyches*, *Micrurus putumayensis* e *Micrurus stewarti* (Campbell e Lamar, 2004).

Adicionado a isso, enquanto a maioria das espécies de serpentes com padrão de coloração coral do bioma Cerrado ocorre em áreas abertas de campos e cerrados em relação às matas de galeria (França *et al.*, 2008), na Amazônia este grupo é principalmente restrito às florestas (Martins e Oliveira, 1998), sendo poucas espécies encontradas nas savanas amazônicas, e destas todas apresentam padrão 'TT' com a cor vermelha aposemática (França *et al.*, 2008). Estes resultados sugerem que a estrutura do hábitat presente nos biomas pode ser um forte agente de seleção, promovendo a diversidade do processo de mimetismo de serpentes corais na América do Sul. Estudos experimentais em vários biomas, usando réplicas de serpentes seguindo a metodologia proposta por Brodie (Brodie, 1993; Brodie e Janzen, 1995), e o entendimento da origem e dispersão deste padrão de coloração na América do Sul podem ser úteis para elucidar esta hipótese (Capítulo 3).

A análise de co-ocorrência indicou que não há padrões específicos de coexistência das espécies corais entre os biomas da América do Sul, mostrando que a presença das espécies deste grupo fenotípico não difere do encontrado ao acaso. A coexistência das espécies pode ser limitada por interações ecológicas negativas como competição interespecífica, competição por habitats no passado, e relações predador-presa (Connor e Simberloff, 1979; Jackson *et al.*, 1992; Gotelli *et al.*, 1997). Apesar das diferenças nas riquezas e morfotipos das serpentes corais entre os biomas e da alta porcentagem de espécies bioma-específicas, não foram encontrados grupos estruturais de serpentes corais dentro dos biomas que diferem entre si. Dois prováveis motivos para a falta de estrutura podem ser abordados. Primeiro, algumas espécies que são comuns em um bioma ocorrem também as áreas de ecótono com outro bioma, como *Anilius scytale*, *Micrurus surinamensis* e *Xenopholis undulatus*. As duas primeiras espécies são amplamente distribuídas pela bacia amazônica, mas ocorrem em localidades do norte do Cerrado, e a terceira espécie é típica do Cerrado, mas ocorre no ecótono com o Pantanal. Segundo, algumas espécies amplamente distribuídas pela América do Sul, como *Erythrolamprus*

aesculapii, *Oxyrhopus petola*, *Oxyrhopus rhombifer*, *Oxyrhopus trigeminus*, e *Tantilla melanocephala* podem na verdade representar vários diferentes taxa.

As serpentes corais-verdadeiras da família Elapidae apresentam uma alta riqueza de espécies próximo à Linha do Equador, e esta decresce com a latitude (Roze, 1996; Reed, 2003). Por outro lado, a riqueza de serpentes da subfamília Xenodontinae é menor próximo ao Equador aumentando proporcionalmente com a latitude (Cadle e Greene, 1993). Aproximadamente 86% das espécies de falsas-corais pertencem a esta sub-família, sendo esperado que a distribuição destas espécies seguisse a distribuição do clado na qual elas pertencem. Entretanto, não foi encontrada qualquer associação entre a riqueza das falsas-corais xenodontinaes e a latitude, de modo que forças contrárias estão provavelmente atuando para moldar este quadro. Por um lado, a inércia filogenética pode forçar a distribuição das falsas-corais xenodontíneas para seguir a distribuição da sub-família Xenodontinae. Esta hipótese histórica foi usada por Cadle e Greene (1993) para explicar porque não há colubrídeos com dieta especializada em invertebrados na Caatinga. Por outro lado, a grande força do processo mimético poderia selecionar os mímicos xenodontíneos para próximos da distribuição de seus modelos venenosos. Há ainda uma terceira força ecológica, como a estrutura do hábitat nos quais as serpentes corais ocorrem, que pode atuar na seleção deste complexo mimético, de modo que as áreas abertas que ocorrem na porção central da América do Sul podem direcionar a distribuição das serpentes de padrão de coloração coral.

Os resultados obtidos neste trabalho indicam que além dos processos conhecidos que moldam os complexos miméticos, como por exemplo, dependência de frequência, percepção e aprendizado do predador, grau de toxicidade do modelo entre outras, as características ambientais também podem ser de grande importância. Ainda, apesar dos grandes avanços ocorridos desde a metade do século XX para elucidar o complexo mimético das serpentes corais, muitas perguntas ainda devem ser respondidas. Por fim, apesar do mimetismo de serpentes corais ainda ser pouco utilizado como modelo conceitual no entendimento e evolução do processo mimético como teoria, principalmente ao se comparar com estudos com invertebrados (Ruxton *et al.*, 2004), o complexo mimético de serpentes corais tem apresentado importantes resultados em diferentes condições como mimetismo alopátrico (Pfennig *et al.*, 2001, 2007; Harper e Pfennig, 2008a, b), comportamento predatório induzido (Smith 1975, 1976, 1977, 1978, 1980) ou natural (Brodie, 1993; Brodie e Janzen, 1995; Brodie e Moore, 1995; Hinmann *et al.*, 1997), e agora padrões de distribuição continentais. Desta forma, o mimetismo das serpentes corais figura como uma excelente ferramenta para o entendimento de padrões e processos macroevolutivos.

Referências Bibliográficas:

- Ab'Saber, A. N. (1977) Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia*, **52** 1-21.
- Ab'Saber, A. N. (2003) *Os Domínios de Natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas*, Ateliê Editorial, São Paulo. 159 pages p.
- Argôlo, A. J. S. (2004) *As serpentes dos cacauais do sudeste da Bahia*, Editus, Editora da UESC, Ilhéus. 260 p.
- Bates, H. W. (1862) Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley, Lepidoptera: Heliconiidae. *Transactions of the Linnean Society of London*, **23** 495-566.
- Bernarde, P. S. & Abe, A. S. (2006) A Snake Community at Espigão do Oeste, Rondônia, Southwestern Amazon, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, **1 (2)**: 102-113.
- Brattstrom, B. H. (1955) The coral snake "mimic" problem and protective coloration. *Evolution*, **9** 217-219.
- Brites, V. L. C. & Bauab, F. A. (1988) Fauna ofidiana do município de Uberlândia, Minas Gerais - Brasil I. Ocorrência na área urbana. *R. Cent. Ci. Bioméd. Univ. Fed. Uberlândia*, **4 (1)**: 3 - 8.
- Brodie III, E. D. (1993) Differential Avoidance of Coral Snake Banded Patterns by Free-Ranging Avian Predators in Costa Rica. *Evolution*, **47 (1)**: 227 - 235.
- Brodie III, E. D. & Brodie Jr., E. D. (2004) Venomous Snake Mimicry. *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere* (eds J. A. Campbell & W. W. Lamar), pp. 617-633. Cornell University Press New York.
- Brodie III, E. D. & Janzen, F. J. (1995) Experimental Studies of Coral Snake Mimicry: Generalized Avoidance of Ringed Snake Patterns by Free-Ranging Avian Predators. *Functional Ecology*, **9 (2)**: 186-190.
- Brodie III, E. D. & Moore, A. J. (1995) Experimental Studies of Coral Snake Mimicry: Do Snakes Mimic Millipedes? *Animal Behavior*, **49** 534 - 536.
- Buasso, C. M., Leynaud, G. C. & 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 (3)**: 183-188.
- Cadle, J. E. & Greene, H. W. (1993) Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (eds R. E. Ricklefs & D. Schluter), pp. 281 - 293. University of Chicago Press, Chicago.

- Campbell, J. A. & Lamar, W. W. (1989) *The Venomous Reptiles of Latin America* Cornell University Press, Ithaca, New York. 425 pages p.
- Campbell, J. A. & Lamar, W. W. (2004) *Venomous reptiles of the Western hemisphere*, Comstock Publishing Associates. p.
- Canseco-Marquez, L. & Campbell, J. A. (2003) Variation in Zapotitlán Coralsnake, *Micrurus pachecogili* (Serpentes: Elapidae). *The Southwestern Naturalist*, **48** (4): 705-707
- Carvalho, C. M. (2002) Descrição de uma nova espécie de *Micrurus* do Estado de Roraima, Brasil (Serpentes, Elapidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, **42** (8): 183-192.
- Carvalho, M. A. & Nogueira, F. (1998) Serpentes da área urbana de Cuiabá, Mato Grosso: aspectos ecológicos e acidentes ofídicos associados. *Cadernos de Saúde Pública*, **14** (4): 753 - 763.
- Cechin, S. T. Z. (1999) História natural de uma comunidade de serpentes na região da depressão central (Santa Maria), Rio Grande do Sul, Brasil. Doutorado. Instituto de Biociências. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Porto Alegre
- Chazdon, R. L. & Fetcher, N. (1984) Photosynthetic Light Environments in a Lowland Tropical Rain Forest in Costa Rica. *The Journal of Ecology*, **72** (2): 553-564.
- Cisneros-Heredia, D. F. (2006) La Herpetofauna de la Estación de Biodiversidad Tiputini, Ecuador. Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales. Universidad San Francisco de Quito. Quito
- Connor, E. F. & Simberloff, D. (1979) The assembly of species communities: Chance or competition. *Ecology*, **60** 1132-1140.
- Cope, E. D. (1860) Catalogue of the Colubridae in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, with notes and descriptions of new species. Part 2. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **12** 241-266.
- Costa, T. B. G. d. (2006) Estrutura da comunidade de serpentes de uma área de Caatinga do Nordeste Brasileiro. Centro de Biociências. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Natal
- Cunha, O. R., Nascimento, F. P. & Ávila-Pires, T. C. S. (1985) Os Répteis da área de Carajás, Pará, Brasil (Testudines e Squamata). I. *Publicações Avulsas do Museu Paraense Emílio Goeldi* (40): 9-92.
- Cuthill, I. C. & Bennett, A. T. D. (1993) Mimicry and the eye of the beholder. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **253** 203–204.
- Dalmolin, P. C. (2000) Composição e história natural da comunidade de serpentes da estação ecológica de Jataí e outras áreas do Município de Luiz Antônio (SP). Dissertação de

- Mestrado. Ecologia e Recursos Naturais. Universidade Federal de São Carlos. São Carlos (SP)
- Di-Bernardo, M. (1998) História natural de uma comunidade de serpenetes da borda oriental do Planalto das Araucarias, Rio Grande do Sul, Brasil. Doutorado. Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista. São Paulo
- Di-Bernardo, M., Borges-Martins, M. & Jorge da Silva, J., Nelson. (2007) A new species of coral snake (*Micrurus*: Elapidae) from southern Brazil. *Zootaxa*, **1447** 1-26.
- Dixon, J. R. & Markezich, A. L. (1992) Taxonomy and geographic variation of *Liophis poecilogyrus* (Wied) from South America (Serpentes: Colubridae). *Texas Journal of Science*, **44** (2): 131 - 166.
- Dixon, J. R. & Soini, P. (1977) The reptiles of the upper Amazon basin, Iquitos region, Peru. II. Crocodylians, turtles and snakes. *Contributions in Biology and Geology of Milwaukee Public Museum* **12** 1-71.
- Dixon, J. R. & Soini, P. (1986) The reptiles of the upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. 2nd revised edition. *Milwaukee Public Museum, Wisconsin* 162.
- Doan, T. M. & Arriaga, W. A. (2002) Microgeographic Variation in species composition of the herpetofaunal communities of Tambopata Region, Peru. *Biotropica*, **34** (1): 101 - 117.
- Duellman, W. E. (1978) The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publications of the Natural History Museum of the University of Kansas*, **65** 1-352.
- Dunn, E. R. (1954) The Coral Snake 'Mimic' Problem in Panama. *Evolution*, **8** (2): 97-102.
- Edmunds, M. (2000) Why are there good mimics and poor mimics? *Biological Journal of the Linnean Society*, **70** 459-466.
- Emsley, M. G. (1966) The mimetic significance of *Erythrolamprus aesculapii ocellatus* Peters from Tobago. *Evolution*, **20** 663-664.
- Endler, J. A. (1978) A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology*, **11** 319-364.
- Endler, J. A. (1993) The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*, **63** 1-27.
- Endler, J. A. & Mappes, J. (2004) Predator mixes and the conspicuousness of aposematic signals. *American Naturalist*, **163** 532-547.
- Endler, J. A. & Mielke, P. W. (2005) Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society*, **86** 405-431.

- Endler, J. A., Westcott, D. A., Madden, J. R. & Robson, T. (2005) Animal visual systems and the evolution of color patterns; sensory processing illuminates signal evolution. *Evolution*, **59** (8): 1795-1818.
- Feitosa, D. T., Passos, P. & Prudente, A. L. C. (2007) Taxonomic Status And Geographic Variation Of The Slender Coralsnake, *Micrurus filiformis* (Günther, 1859) (Serpentes, Elapidae). *South American Journal of Herpetology*, **2** (3): 149–156.
- Ferrarezzi, H. (1993) Sistemática Filogenética de *Elapomorphus*, *Phalotris* e *Apostolepis* (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). Zoologia. Universidade de São Paulo. São Paulo
- Ferrarezzi, H. (1994) Uma sinopse dos gêneros e classificação das serpentes (squamata): II. Família Colubridae. *Herpetologia no Brasil*, 1 (eds L. B. Nascimento, A. T. Bernardes & G. A. Cotta), pp. 81 - 91. PUC-MG Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- França, F. G. R. & Araújo, A. F. B. (2007) Are there co-occurrence patterns that structure snake communities in Central Brazil? *Brazilian Journal of Biology*, **67** (1): 33-40.
- França, F. G. R., Mesquita, D. O. & Colli, G. R. (2006) A checklist of snakes from Amazonian Savannas in Brazil, housed in the Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília, with new distribution records. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History* **17** 1-13.
- França, F. G. R., Mesquita, D. O., Nogueira, C. C. & Araújo, A. F. B. (2008) Phylogeny and Ecology Determine Morphological Structure in a Snake Assemblage in the Central Brazilian Cerrado. *Copeia*, (1): 23-38.
- Gadow, H. (1911) Isotely and coral snakes. *Zoologisch Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie, und Geographie der Tiere*, **31** 1-24.
- Gainsbury, A. M. & Colli, G. R. (2003) Lizard Assemblages from Natural Cerrado Enclaves in Southwestern Amazonia: The Role of Stochastic Extinctions and Isolation. *Biotropica*, **35** (4): 503-519.
- Galindo-Leal, C. & Câmara, I. G. (2003) *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats and Outlook*, Center for Applied Biodiversity Science and Island Press, Washington, DC. p.
- Gehlbach, F. R. (1972) Coral snake mimicry reconsidered: The. strategy of self-mimicry. *Forma et Functio* **5** 311-320.
- González Álvarez, L. (1999) Los anfibios y reptiles en una zona del Chaco Boreal de Santa Cruz. Riqueza, composición y biogeografía. . Carrera de Biología, Facultad de Ciencias Agrícolas Universidad Autónoma Gabriel Rene Moreno. Santa Cruz, Bolivia

- Gotelli, N. J. (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, **81** (9): 2606 - 2621.
- Gotelli, N. J. & Entsminger, G. L. (2004) EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. *Acquired Intelligence Inc. & Kesity-Bear*. <http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>., Jericho, VT 05465.
- Greene, H. W. (1988) Antipredator mechanisms in reptiles. *Biology of Reptilia, vol 16. Ecology B. Defense and life history*. (eds C. Gans & R. B. Huey). A. R. Liss, New York.
- Greene, H. W. (1997) *Snakes: the evolution of mystery in nature*, University of California Press, California. 351 p.
- Greene, H. W. & McDiarmid, R. W. (1981) Coral snake mimicry: does it occur? *Science*, **213** (4513): 1207 - 1212.
- Greene, H. W. & McDiarmid, R. W. (2004) Wallace and Savage: Heroes, Theories, and Venomous Snake Mimicry. *Ecology and Evolution in the Tropics: A Herpetological Perspective* (eds M. A. Donnelly, B. I. Crother, C. Guyer, M. H. Wake & Mary E. White), pp. 190-208. The University of Chicago Press, Chicago.
- Harper, G. R., Jr. & Pfennig, D. W. (2008) 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*, **274** 1955-1961.
- Harper, G. R., Jr. & Pfennig, D. W. (2008) Selection overrides gene flow to break down maladaptive mimicry. *Nature*, **451** 1103-1106.
- Hinman, K. E., Throop, H. L., Adams, K. L., Dake, A. J., McLauchlan, K. K. & McKone, M. J. (1997) Predation by free-ranging birds on partial coral snake mimics: the importance of ring width and color. *Evolution*, **51** (3): 1011-1014.
- Hoge, A. R., Romano, S. A. R. W. L., Federsoni Jr., P. A. & Cordeiro, C. L. S. (1974) Lista das espécies de serpentes coletadas na região da usina hidroelétrica de Ilha Solteira - Brasil. *Memórias do Instituto Butantan*, **38** 167 - 178.
- Howse, P. E. & Allen, J. A. (1994) Satyric mimicry: the evolution of apparent imperfection. *Proceedings of the Royal Society London B*, **257** 111-114.
- Jackson, D. A., Somers, K. M. & Harvey, H. H. (1992) Null models and fish communities: Evidence of nonrandom patterns. *American Naturalist*, **139** 930-951.
- Jorge da Silva, J., N. (1993) The snakes from Samuel hydroelectric power plant and vicinity, Rondônia, Brazil. *Herpetological Natural History*, **1** (1): 37 - 86.

- Jorge da Silva, J., Nelson & Sites, J., J. W. (1995) Patterns of diversity of neotropical squamate reptile species with emphasis on the Brazilian Amazon and the conservation potential of indigenous reserves. *Conservation Biology*, **9** (4): 873 - 901.
- Jorge da Silva, J., N. & Sites, J., J. W. (1999) Revision of the *Micrurus frontalis* complex (Serpentes: Elapidae). *Herpetological Monographs*, **13** 142 - 194.
- Jorge da Silva, J., N. & Sites, J., J. W. (2001) Phylogeny of South American triad coral snakes (Elapidae: *Micrurus*) based on molecular characters. *Herpetologica*, **57** (1): 1 - 22.
- Lavilla, E. O., Cruz, F. & Scrocchi, G. J. (1995) Amphibiens et reptiles de la Station Biologique "Los Colorados" dans la province de Salta, Argentine. *Revue Francaise d'Aquariologie* **22** 117-128.
- Lema, T. (2001) Fossorial snake genus *Apostolepis* from South America (Serpentes: Colubridae: Elapomorphae). *Cuadernos de Herpetologia*, **15** (1): 29-43.
- 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.
- Marques, O. A. V. & Sazima, I. (1997) Diet and Feeding Behaviour of the Coral Snake *Micrurus corallinus*, From the Atlantic Forest of Brazil. *Herpetological Natural History*, **5** (1): 88-93.
- Marques, O. A. V. & Sazima, I. (2004) História Natural dos Répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins. *Estação Ecológica Juréia-Itatins. Ambiente Físico, Flora e Fauna* (eds O. A. V. Marques & W. Duleba), pp. 257-277. Holos, Ribeirão Preto, SP.
- Marques, O. A. V. & Sazima, I. (2004) História Natural dos Répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins. *Estação Ecológica Juréia-Itatins. Ambiente Físico, Flora e Fauna* (eds O. A. V. Marques & W. Duleba), pp. 257-277. Holos, Ribeirão Preto, SP.
- Martins, M. & Oliveira, M. E. (1998) Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History*, **6** (2): 78 - 150.
- McDiarmid, R. W., Campbell, J. A. & Touré, T. A. (1999) *Snake Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Volume 1.*, The Herpetologist's League, Washington, D.C. 511 p.
- Mertens, R. (1956) Das Problem der Mimikry bei Korallenschlangen. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* **84** (6): 541-576.
- Mesquita, R. C. G. (2000) Management of advanced regeneration in secondary forests of the Brazilian Amazon *Forest Ecology and Management*, **130** (1-3): 131-140.

- Morato, S. A. A. (2005) Serpentes da região atlântica do Estado do Paraná, Brasil: Diversidade, distribuição e ecologia. Tese de Doutorado, Setor de Ciências Biológicas. Universidade Federal do Paraná. Curitiba.
- Morello, J. & Adamoli, J. (1974) *Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda Parte: Vegetación y ambiente de la provincia del Chaco*, INTA, Serie Fitogeográfica Nº 13, Buenos Aires. 131 pages p.
- Morrone, J. J. (2001) *Biogeografía de America Latina y el Caribe. Manuales & Tesis.*, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 148 p.
- Passos, P. & Fernandes, D. S. (2005) Variation and taxonomic status of the aquatic coral snake *Micrurus surinamensis* (Cuvier, 1817) (Serpentes: Elapidae). *Zootaxa*, **(953)**: 1-14.
- Pavan, D. & Dixo, M. (2002-2004) A Herpetofauna da área de influência do reservatório da Usina Hidrelétrica Luís Eduardo Magalhães, Palmas, TO. *Humanitas*, **4/6** 13-30.
- Pfennig, D. W., Harcombe, W. R. & Pfennig, K. S. (2001) Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature*, **410 (6826)**: 323.
- Pfennig, D. W., Jr, G. 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 mimics is strongest when they are common. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **61** 505-511.
- Pinto, M. N. (1994) *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas.*, Brasília, Brasil. 657 p.
- Pinto, R. N. L., Jorge da Silva, J., Nelson & Aird, S. D. (1991) Human envenomation by the South American opisthoglyph *Clelia clelia plumbea* (Wied). *Toxicon*, **29 (12)**: 1512-1516.
- Por, F. D. (1995) *The Pantanal of Mato Grosso (Brazil): World's largest wetlands*, The Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 122 pages p.
- Reed, R. N. (2003) Interspecific patterns of species richness, geographic range size, and body size among New World venomous snakes. *Ecography*, **26** 107-117.
- Rocha, C. F. D., Lacerda, P., Sarmiento, A. & Marques, A. M. (2001) Introduction to the snake fauna of an area of Atlantic rainforest in southeastern Brazil (Casemiro de Abreu - RJ).
- Roze, J. A. (1982) New world coral snakes (elapidae): A taxonomic and biological summary. *Memórias do Instituto Butantan*, **46** 306 - 338.
- Roze, J. A. (1996) *Coral Snakes of the Americas: Biology, Identification, and Venoms*, Krieger Publishing Company, Malabar, Florida. 340 p.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N. & Speed, M. P. (2004) *Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry*, Oxford University Press, USA Oxford. 260 pages p.

- Salomão, M. G., Albolea, A. B. P. & Santos, S. M. A. (2003) Colubrid snakebite: A public health problem in Brazil. *herpetological Review*, **34** (4): 307-312.
- Sanchez-Herrera, O., Smith, H. M. & Chiszar, D. (1981) Another Suggested Case of Ophidian Deceptive Mimicry *Transactions of the Kansas Academy of Science* **84** (3): 121-127.
- 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.
- Sawaya, R. J. (2003) História natural e ecologia das serpentes de Cerrado da Região de Itirapina. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas. Campinas.
- Sazima, I. & Abe, A. S. (1991) Habits of five brazilian snakes with coral-snake pattern, including a summary of defensive tactics. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **26** (3): 159-164.
- Schwenk, K. (1995) Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trends in Ecology and Evolution*, **10** (1): 7 - 12.
- Scrocchi, G. J. & Giraud, A. R. (2005) Reptiles de la Reserva El Bagual. *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo. Temas de Naturaleza y Conservación. Monografía de Aves Argentinas n 4* (eds A. G. D. Giacomo & S. F. Krapovickas), pp. 592. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Serapicos, E. O. & Merusse, J. L. B. (2006) Morfologia e histoquímica das glândulas de Duvernoy e supralabial de seis espécies de colubrídeos opistoglifodontes (serpentes, Colubridae) *Papéis Avulsos de Zoologia*, **46** (15): 187-195.
- Slowinski, J. B. (1995) A phylogenetic analysis of the new world coral snakes (elapidae: *Leptomicrurus*, *Micruroides*, and *Micrurus*) based on allozymic and morphological characters. *Journal of Herpetology*, **29** (3): 325 - 338.
- 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** (3-4): 309-320.
- Smith, S. M. (1977) Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation 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. (1980) Responses of Naive Temperate Birds to Warning Coloration. *American Midland Naturalist*, **103** (2): 346-352.
- Smith, S. M. & Mostrom, A. M. (1985) "Coral Snake" Rings: Are they Helpful in Foraging? *Copeia*, (2): 384-387.
- Souza, I. F. e. (2003) Diversidade Alfa e Beta de Serpentes (Reptilia: Squamata) na Área sob Influência do Reservatório da UHE Cana Brava, Goiás. *Biologia*. Universidade Católica de Goiás. Goiânia
- Stone, L. & Roberts, A. (1990) The checkboard score and species distributions. *Oecologia*, **85** 74-79.
- Strüssmann, C. (2000) Herpetofauna. *Fauna silvestre da região do rio Manso - MT* (eds C. J. R. Alho, P. N. Conceição, R. Constantino, T. Schlemmermeyer, C. Strüssmann, L. A. S. Vasconcellos, D. M. M. Oliveira & M. Schneider). Ministério do Meio Ambiente; Edições IBAMA; Centrais Elétricas do Norte do Brasil, Brasília.
- Strüssmann, C. & Sazima, I. (1993) The snake assemblage of the Pantanal at Poconé, western Brazil: Faunal composition and ecological summary. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **28** (3): 157 - 168.
- Tabachnick, B. G. & Fidell, L. S. (2001) *Using Multivariate Statistics*, Allyn and Bacon, Boston. 966 p.
- Vitt, L. J. (2008) Amphibians and Reptiles of the Lower Cristalino River Region of the Southern Amazon. *In*: <http://www.snomnh.ou.edu/personnel/herpetology/vitt/Cerrado/Cristalino/index.htm>.
- Vitt, L. J. (2008) Reptiles Know To Occur At The Parque Estadual Guajará-Mirim in Rondônia, Brazil. *In*: <http://www.snomnh.ou.edu/personnel/herpetology/vitt/PEGM.html>.
- Vitt, L. J., Caldwell, J. P., Colli, G. R., Garda, A. A., Mesquita, D. O., França, F. G. R., Shepard, D. B., Costa, G. C. & Vasconcellos, M. M. (2005) Uma atualização do guia fotográfico dos répteis e anfíbios da região do Jalapão no Cerrado brasileiro. *Special Publications in Herpetology, Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History*, (2): 1-24.
- Vitt, L. J. & Carvalho, C. M. (1995) Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of northern Brazil. *Copeia*, **1995** (2): 305-329.
- Vitt, L. J. & Vangilder, L. D. (1983) Ecology of a snake community in Northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, (4): 273 - 296.

- Wallace, A. R. (1867) Mimicry and other protective resemblances among animals. *Westminster and Foreign Quarterly Review*, **32** 1-43.
- Wickler, W. (1968) *Mimicry in Plants and Animals*, McGraw-Hill, New York. p.
- Wüster, W., Golay, P. & Warrell, D. A. (1998) Synopsis of recent developments in venomous snake systematics, no. 2. *Toxicon*, **36 (2)**: 299-307.
- Zaher, H. (1996) A new genus and species of Pseudoboinae snake, with a revision of the genus *Clelia* (Serpentes, Xenodontinae). *Bollettino del Museo regionale di Scienze naturali - Torino*, **14 (2)**: 289 - 337.
- Zanella, N. & Cechin, S. Z. (2006) Taxocenose de serpentes no Planalto Médio do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **23 (1)**: 211-217.
- Zar, J. H. (1999) *Biostatistical Analysis*, Prentice-Hall, Inc., New Jersey. p.
- Zimmerman, B. L. & Rodrigues, M. T. (1990) Frogs, Snakes, and lizards of INPA-WWF reserves near Manaus, Brazil. *Four Neotropical Rainforests* (ed A. H. Gentry), pp. 426 - 454. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Zug, G. R., Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. (2001) *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*, Academic Press, San Diego, California. 630 p.

Tabela 1. Localidades e biomas da América do Sul utilizados no trabalho.

Legenda	Bioma	Localidade	latitude	longitude	Fonte
1	Amazônia	Santa Cecília - Equador	00°03'N	76°58'W	(Duellman, 1978)
2	Amazônia	Tiputini -Equador	00°50'S	76°35'W	(Cisneros-Heredia, 2006)
3	Amazônia	Leticia – Colômbia	04°13'S	69°50'W	(Jorge da Silva e Sites, 1995)
4	Amazônia	Iquitos –Peru	03°45'S	73°15'W	(Dixon e Soini, 1977, 1986)
5	Amazônia	Tambopata – Peru	12°50'S	69°18'W	(Doan e Arriaga, 2002)
6	Amazônia	Guajará-Mirim, RO –Brazil	11°40'S	65°17'W	CHUNB, Vitt(acessado 2008a)
7	Amazônia	Espigão do Oeste, RO –Brazil	11°30'S	61°00'W	(Bernarde, 2006)
8	Amazônia	Samuel, RO –Brazil	09°40'S	63°45'W	(Jorge da Silva, 1993)
9	Amazônia	Manaus/WWF, AM –Brazil	02°30'S	60°00'W	(Zimmerman e Rodrigues, 1990)
10	Amazônia	Manaus/Ducke, AM –Brazil	03°00'S	59°58'W	(Martins e Oliveira, 1998)
11	Amazônia	Alta Floresta, MT –Brazil	09°52'S	56°06'W	Vitt(acessado 2008b)
12	Amazônia	Carajás, PA –Brazil	06°10'S	51°06'W	(Cunha <i>et al.</i> , 1985)
13	Amazônia	Tucuruí, PA –Brazil	03°46'S	49°50'W	(Jorge da Silva e Sites, 1995)
14	Caatinga	Seridó, RN –Brazil	06°40'S	37°23'W	(Costa, 2006)
15	Caatinga	Exu, PE –Brazil	07°25'S	39°43'W	(Vitt e Vangilder, 1983)
16	Cerrado	Palmas, TO –Brazil	10°10'S	48°10'W	(Pavan e Dixo, 2002-2004)
17	Cerrado	Jalapão, TO –Brazil	10°30'S	47°04'W	(Vitt <i>et al.</i> , 2005)
18	Cerrado	CanaBrava, GO –Brazil	13°40'S	48°09'W	(Souza, 2003)

19	Cerrado	Serra da Mesa, GO –Brazil	13°40'S	49°00'W	(Souza, 2003)
20	Cerrado	Brasília, DF –Brazil	15°40'S	47°55'W	(França <i>et al.</i> , 2008)
21	Cerrado	Emas, GO –Brazil	18°32'S	53°07'W	Paula H. Valdujo, personal communication
22	Cerrado	Manso, MT –Brazil	14°52'S	55°40'W	(Strüssmann, 2000)
23	Cerrado	Cuiabá, MT –Brazil	15°30'S	56°08'W	(Carvalho e Nogueira, 1998)
24	Cerrado	Uberlândia, MG –Brazil	18°55'S	48°17'W	(Brites e Bauab, 1988)
25	Cerrado	Ilha Solteira, SP –Brazil	20°38'S	51°10'W	{Hoge <i>et al.</i> , 1974}
26	Cerrado	Jataí, SP –Brazil	21°40'S	48°55'W	(Dalmolin, 2000)
27	Cerrado	Itirapina, SP –Brazil	22°15'S	47°52'W	(Sawaya, 2003)
28	Mata Atlântica	Ilhéus, BA –Brazil	14°50'S	39°06'W	(Argôlo, 2004)
29	Mata Atlântica	Casemiro de Abreu, RJ -Brazil	22°30'S	42°12'W	(Rocha <i>et al.</i> , 2001)
30	Mata Atlântica	Juréia-Itatins, SP -Brazil	24°32'S	47°10'W	(Marques e Sazima, 2004)
31	Mata Atlântica	Região Atlântica, PR -Brazil	25°18'S	48°34'W	(Morato, 2005)
32	Mata Atlântica	Jequitinhonha, MG - Brazil	16°50'S	45°50'W	Davi L. Pantoja, personal communication
33	Campos Sulinos	Planalto Médio, RS -Brazil	28°14'S	52°14'W	(Zanella e Cechin, 2006)
34	Campos Sulinos	Pl. das Araucárias, RS -Brazil	29°28'S	50°10'W	(Di-Bernardo, 1998)
35	Campos Sulinos	Santa Maria, RS -Brazil	29°43'S	53°43'W	(Cechin, 1999)
36	Pantanal+Chaco Úmido	Poconé, MT -Brazil	16°30'S	56°39'W	(Strüssmann, 1993)

37	Pantanal+Chaco Úmido	El Izozog, Santa Cruz -Bolivia	19°40'S	62°55'W	(González Álvarez, 1999)
38	Pantanal+Chaco Úmido	LosColorados, Salta -Argentina	24°41'S	64°50'W	(Lavilla <i>et al.</i> , 1995)
39	Pantanal+Chaco Úmido	El Bagual, Formosa -Argentina	26°10'S	58°56'W	(Scrocchi e Giraudó, 2005)
40	Pantanal+Chaco Úmido	Corrientes - Argentina	27°30'S	58°46'W	(Scrocchi e Giraudó, 2005)

Legenda das Figuras

Figura 1. Padrões de Coloração das Serpentes Corais na América do Sul. 1 – Ucd; 2 – BIR; 3 – BIM; 4 – BIB; 5 – BIL; 6 – BIF; 7 – TM; 8 – TD; 9 – TT; 10 – TTh; 11 – Tsb; 12 – Tb; 13 – NBR.

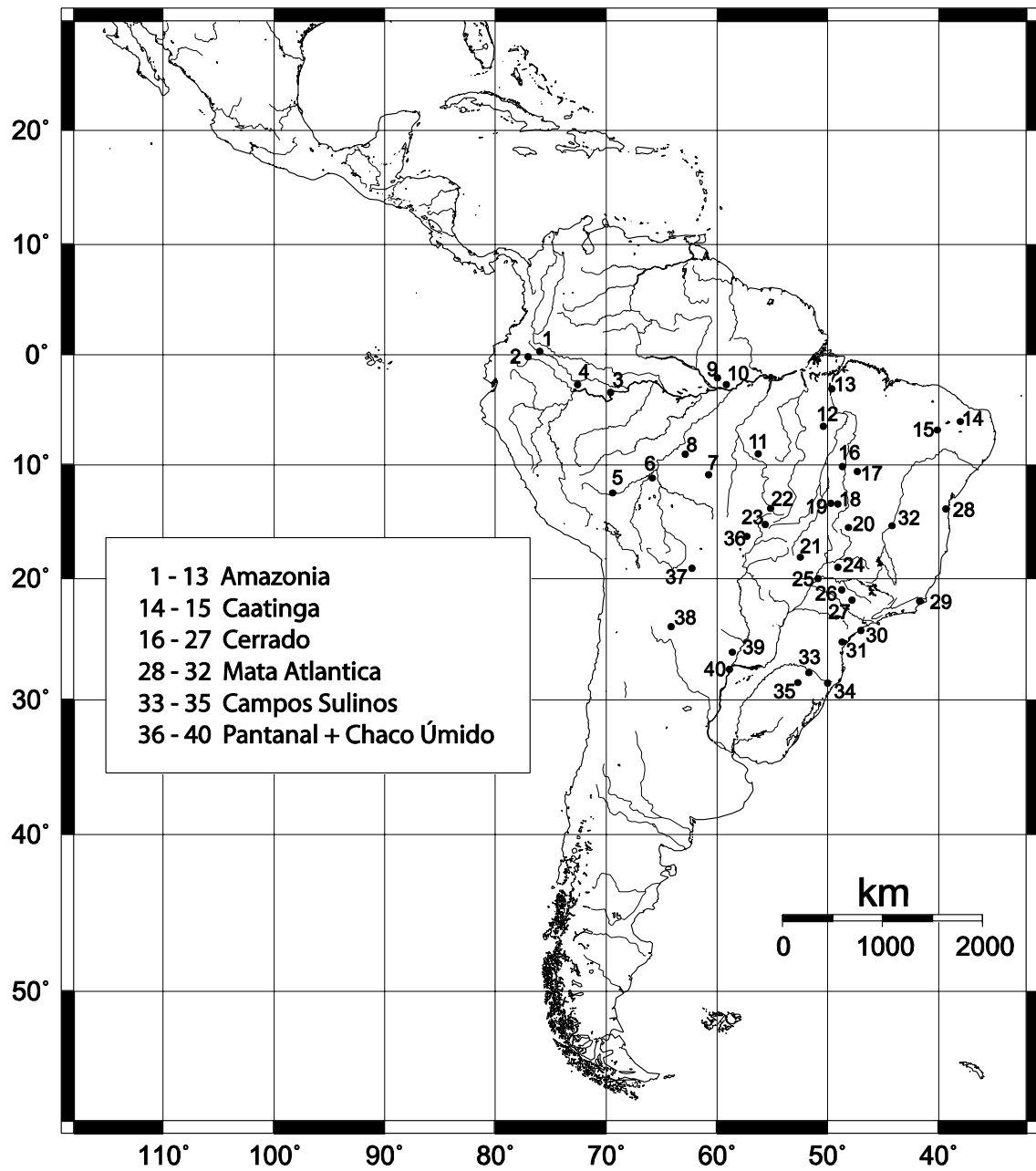
Figura 2. Distribuição das localidades amostradas na América do Sul.

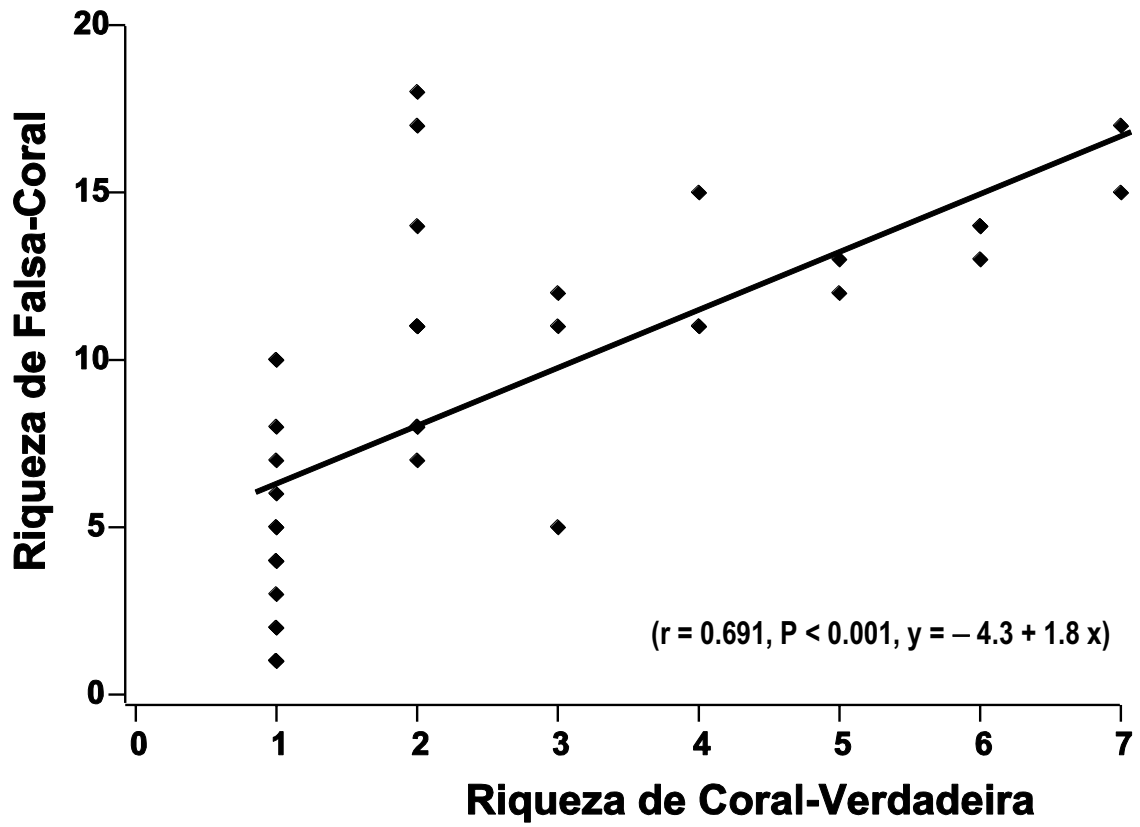
Figura 3. Relação entre a riqueza de serpentes corais-verdadeiras (família Elapidae) e de falsas-corais (famílias Aniliidae e Colubridae) na América do Sul.

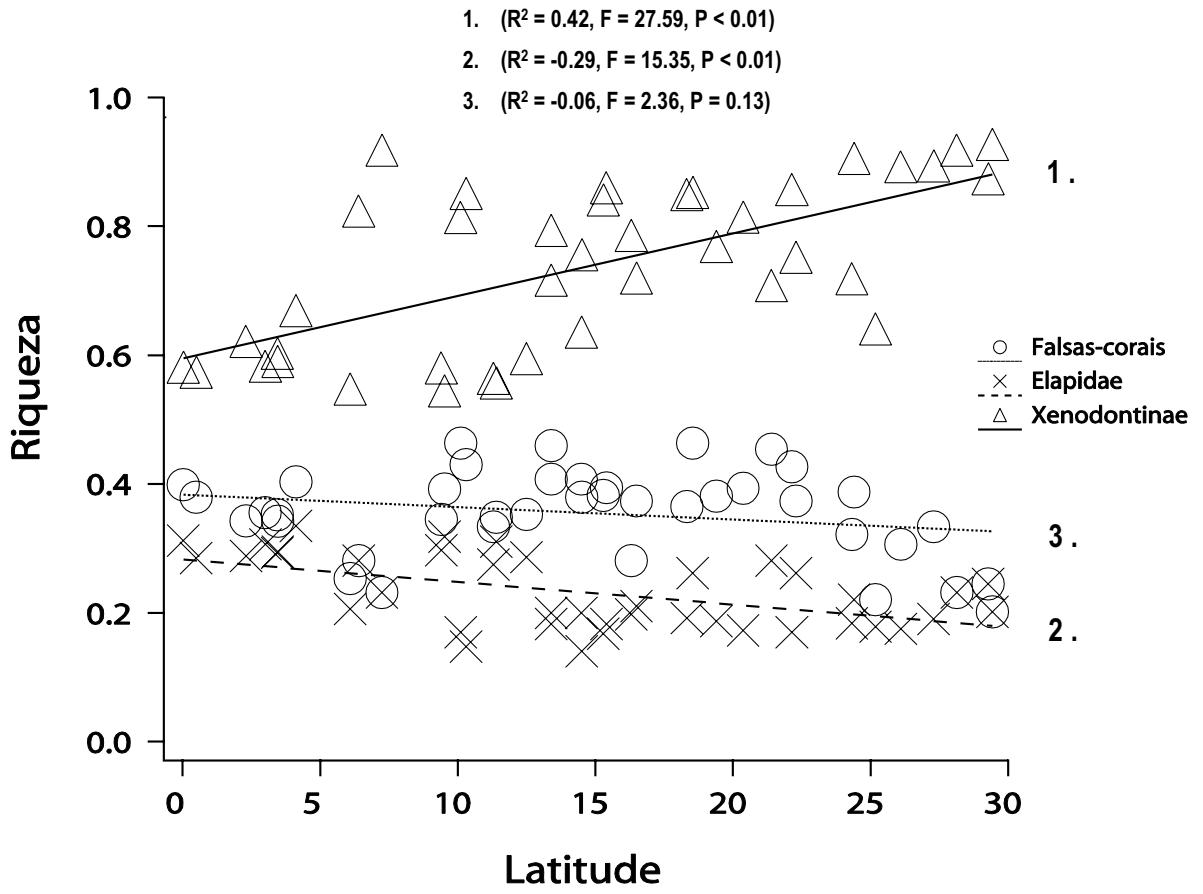
Figura 4. Relação entre a latitude e as riquezas de serpentes corais-verdadeiras (família Elapidae), serpentes xenodontíneas (sub-família Xenodontinae) e serpentes falsas-corais da sub-família Xenodontinae.



por Allton Maciel







Capítulo 3. Predação Diferencial e Tipo de Hábitat Como Agentes de Seleção Sobre o Complexo Mimético de Serpentes Corais em Ambientes Campestres, Savânicos e Florestais da América do Sul

Introdução

Estudos sobre coloração animal e adaptações antipredatórias têm sido realizados a mais de um século (Bates, 1862; Wallace, 1867; Poulton, 1890) e envolvem diversos campos não apenas biológicos, mas das ciências em geral, como evolução, ecologia, morfologia, etologia, psicologia, semiótica, matemática e física (Ruxton *et al.*, 2004). Dois mecanismos baseados nos padrões de coloração animal são comumente associados à defesa contra os predadores: a coloração críptica e a aposemática. Enquanto o padrão críptico baseia-se na dificuldade de detecção do predador, sendo camuflagem, coloração disruptiva e transparência, exemplos clássicos deste tipo de mecanismo (Endler, 1986; Ruxton *et al.*, 2004), o aposematismo apóia-se na detecção do predador, baseado em colorações brilhantes e vistosas que anunciam algum grau de impalatabilidade ou periculosidade (Gittleman e Harvey, 1980; Mappes *et al.*, 2005). Vários benefícios provenientes da coloração conspícua para a sobrevivência de presas aposemáticas têm sido identificados, como a maior relutância ao ataque por predadores (Sillén-Tullberg, 1985; Lynn, 2005), rapidez do aprendizado à aversão a presas aposemáticas (Mappes e Alatalo, 1997; Lindstrom *et al.*, 1999), e a maior probabilidade a convergência de fenótipos e aumento da proteção (Speed, 2001; Brodie e Agrawal, 2001). Neste contexto, os padrões de coloração apresentados por animais são essenciais para o surgimento e evolução do processo de sinalização e reconhecimento de sinais entre presas e predadores conhecido como mimetismo (Wickler, 1968; Ruxton *et al.*, 2004).

Apesar de várias definições já terem surgido desde Bates (1862), de modo geral o mimetismo é um sistema de transmissão de sinais em que participam três atores: o modelo, que transmite o sinal, o mímico, que imita o sinal emitido pelo modelo, e o receptor, que recebe os sinais (Vane-Wright, 1980; Pasteur, 1982). A teoria do processo mimético foi desenvolvida principalmente através de estudos entomológicos, principalmente entre invertebrados (Brower, 1958 a,b), mas também entre invertebrados e vertebrados (Janzen, 1980; Brandão e Motta, 2005). O mimetismo com vertebrados, apesar de produzir exemplos muito interessantes, pouco tem contribuído para a evolução conceitual do processo (Pough, 1988; Brodie e Brodie, 2004). Porém, desde o começo da década de 2000, estudos experimentais e grandes revisões sobre o mimetismo em serpentes têm fornecido informações suficientes para mudar este quadro, e

referem-se principalmente a dois grupos, os viperídeos (Brodie e Brodie, 2004; Wüster *et al.*, 2004; Niskanen e Mappes, 2005; Sanders *et al.*, 2006) e os elapídeos (Capítulo 1).

Encontros entre predadores e presas e o conseqüente evento de predação são raramente observados na natureza (Lima, 1998). As serpentes são espécies que possuem geralmente baixas densidades, em comparação as aves ou lagartos, hábitos inconspícuos e eficientes sistemas de defesa, o que dificulta ainda mais o encontro em ambientes naturais (Greene, 1997). Com isso, estudos experimentais usando réplicas de serpentes começaram a ser empregados para acessar tanto o comportamento predatório quanto a intensidade dos ataques a este grupo. Durante a década de 1970, trabalhos pioneiros de Susan Smith foram realizados utilizando pequenos bastões de madeira pintados com padrões de coloração de serpentes corais para detectar a aversão inata a estes padrões por aves em laboratório (Smith, 1975, 1976, 1977, 1978). A partir da década de 1980, réplicas construídas com plasticina (massa de modelar) têm sido empregadas em estudos de campo sobre interações predador-presa e evolução de padrões de cor para diversos animais, como salamandras (Kuchta, 2005), aves (Keyser *et al.*, 1998; Roos, 2002), lagartos (Castilla e Labra, 1998; Shepard, 2007), serpentes colubrídeas (Madsen, 1987; Mitrovich e Cotroneo, 2006), serpentes viperídeas (Wüster *et al.*, 2004; Niskanen e Mappes, 2005) e serpentes corais (Brodie, 1993; Brodie e Moore, 1995; Brodie e Janzen, 1995; Hinmann *et al.*, 1997; Pfennig *et al.*, 2001; Buasso *et al.*, 2006; Sherbrooke e Westphal, 2006; Pfennig *et al.*, 2007; Harper e Pfennig, 2008a). O uso de réplicas de plasticina é um ótimo método para registrar infreqüentes eventos predatórios em condições naturais devido ao fácil reconhecimento das impressões deixadas por bicadas ou mordidas nas réplicas (Madsen, 1987; Brodie, 1993).

O mimetismo das serpentes corais é um tema de grande interesse no campo ecológico-evolutivo referente a região neotropical, e desde as observações de Cope (1860) e Wallace (1867) o assunto tem sido constantemente discutido (Greene e McDiarmid, 1981, 2004; Brodie e Brodie, 2004). Apesar de algumas objeções iniciais ao mimetismo, com o argumento de outros mecanismos que explicariam os padrões de cor de serpentes corais (Gadow, 1911; Brattstrom, 1955; Grobman, 1978), o mimetismo das serpentes corais está amplamente reconhecido como um dos exemplos mais característicos entre os vertebrados, devido principalmente a recentes avanços teóricos e experimentais (Capítulo 1).

Uma vez estabelecido o mimetismo como mecanismo evolutivo responsável pela diversidade de espécies e fenótipos das serpentes corais na região Neotropical, novas questões têm emergido relativas a como o processo se desenvolve em locais ecologicamente diferentes e que forças atuam no sistema direcionando a cenários diversos. Ao longo da América do Sul, foi

mostrado que biomas florestais ou savânicos apresentam diferentes proporções de riquezas e de fenótipos entre modelos e mímicos, sendo que as regiões florestais contêm maior diversidade de espécies e padrões de serpentes corais e falsas-corais, enquanto os biomas com predominância de tipos de vegetação aberta apresentam uma proporção significativamente maior de mímicos, com diversos fenótipos, em relação aos modelos com apenas um único padrão de coloração (Capítulo 2).

Neste trabalho, foram utilizadas réplicas artificiais de serpentes corais e falsas-corais para acessar a pressão dos predadores naturais sobre os diferentes padrões de modelos e mímicos, no bioma Cerrado e na Floresta Amazônica. Foram testados: o reconhecimento e a predação diferencial dos padrões e cores, o comportamento predatório avaliando a posição do ataque nas réplicas, as pressões de predação dentro e entre os tipos fisionômicos e, finalmente, as diferenças sazonais nas freqüências de ataques às réplicas. Como hipóteses: não há diferenças nas freqüências de ataques entre os padrões, na posição, entre os biomas e entre as fisionomias dentro do bioma Cerrado.

Material e Métodos

Áreas de Estudo

1) Bioma Cerrado

O bioma Cerrado corresponde a aproximadamente 23% do território brasileiro, ocupando mais de 1.8 milhões de Km², sendo o segundo maior bioma em extensão presente na América do Sul (Ab´Saber, 1977). O Cerrado é composto por um mosaico de fitofisionomias interligadas que englobam formações florestais, savânicas e campestres, e mais de 140 espécies de serpentes são encontradas no bioma (Costa *et al.*, 2007), sendo que 35% destas apresentam padrão de coloração coral (Capítulo 1).

Dentro do bioma Cerrado, a área de estudo foi o Parque Nacional Chapada dos Veadeiros, que é uma área extremamente representativa do bioma por sua localização central. O PNCV foi criado em 1961, tem atualmente uma área de 65.512 hectares e está localizado no Nordeste do Estado de Goiás, entre os municípios de Alto Paraíso de Goiás, Cavalcante e Colinas do Sul, (Ibama, 2007) entre as coordenadas S 13°51' e 14°10'e W 47°25' e 47°42' (Figura 1). Localizada na Unidade fisiográfica "Terras altas do Tocantins" (Felfili *et al.*, 2007), num contexto geral a Chapada dos Veadeiros é o divisor de águas das bacias dos Rios Paraná e Maranhão, afluente mais alto do Rio Tocantins, na bacia Amazônica. Na unidade encontram-se

altitudes variando entre 620 e 1650 m, correspondendo ao ponto mais alto do Planalto Central, na Serra do Pouso Alto no município de Alto Paraíso. A região apresenta um clima com precipitação média anual entre 1500 mm e 1750mm e temperatura média anual em torno de 24° a 26°C (Silva *et al.*, 2001), sendo duas estações bem definidas, a seca, de abril a setembro, e a chuvosa, de outubro a março. Apresenta relevo de Chapada, com solos rasos e vegetação típica associada, variando de campo limpo a cerrado *sensu stricto*, com encaves de matas de galeria, campos sujos, e campos rupestres e litólicos (Felfili *et al.*, 2007). Em 16/12/2001 o Parque Nacional Chapada dos Veadeiros foi reconhecido pela UNESCO como Sítio Patrimônio Mundial Natural, juntamente com o Parque Nacional das Emas, na Área de Proteção do Cerrado. O PNCV apresenta até o momento uma lista de 45 espécies de serpentes com 22,5% possuindo padrão de coloração coral (F.G.R. França, *observação pessoal*).

Quatro principais fitofisionomias do Cerrado foram utilizadas de modo a registrar a variação nas taxas de predação das serpentes corais dentro do bioma (Figura 1). Estas fitofisionomias representam uma gradação na abundância de espécies arbóreas, variando desde formações campestres, como campo limpo úmido e campo sujo, até savânicas, cerrado *sensu stricto* e florestais, mata de galeria (revisões em Pinto, 1994; Ribeiro e Walter, 1998):

- O Campo Limpo Úmido é uma fitofisionomia predominantemente herbácea, com raros arbustos e ausência total de árvores. É encontrado próximo a olhos d'água, circundando as veredas e bordas de Matas de Galeria. Dentre as famílias mais freqüentes estão Burmanniaceae, Cyperaceae, Droseraceae, Iridaceae, entre outras.
- O Campo Sujo é um tipo fisionômico, exclusivamente herbáceo-arbustivo, que ocorre em solos rasos, solos profundos de baixa fertilidade, e areias quartzosas. As famílias encontradas com mais freqüência são Poaceae (Graminae) e Cyperaceae.
- O Cerrado *sensu stricto* é a fitofisionomia característica do bioma composta por árvores baixas e retorcidas, com folhas grossas, coriáceas e pilosas, além de arbustos, subarbustos e gramíneas. As famílias Leguminosae, Myrtaceae, Malpighiaceae, Vochysiaceae e Rubiaceae
- A Mata de Galeria é a fitofisionomia de maior complexidade estrutural e maior biodiversidade florística, e ocorrem sobre solos profundos e bem drenados. As famílias predominantes são Rubiaceae, Myrtaceae, Fabaceae, Melastomastaceae, Proteaceae e Lauraceae.

2) Floresta Amazônica

A Amazônia corresponde a aproximadamente 45% do território brasileiro, ocupando mais de 4.1 milhões de Km², sendo o maior bioma em extensão presente na América do Sul (Ab'Saber, 1977). O bioma é caracterizado principalmente por formações florestais, onde se distinguem as matas de igapó, matas de várzeas e matas de terra-firme. Apesar de nunca ter sido publicada uma listagem oficial de serpentes presentes na Amazônia, estima-se que mais de 300 espécies ocorram neste bioma (Vogt et al, 2001), sendo mais de 30% com coloração coral.

Dentro da Amazônia, a área de estudo foi a região de Boca do Acre (Figura 1). O município de Boca do Acre localiza-se a sudoeste do Estado do Amazonas, na área de confluência dos rios Acre e Purus. Em Abril de 2008, parte do território municipal de Boca do Acre foi anexada ao Estado do Acre. Boca do Acre faz fronteira com os municípios de Lábrea e Pauini, no Amazonas e Bujari, Porto Acre e Sena Madureira, no Acre. A região apresenta grande parte de sua floresta preservada, principalmente em função da dificuldade de acesso e da presença de terras indígenas (TI Apurinã de Camicuã, TI Apurinã de Iquirema, TI Jamamadi e TI Jaminawa), porém um aumento na taxa de desmatamento ao longo da BR 317 foi verificado no início de 2008. O clima de Boca do Acre é Tropical chuvoso com precipitação média anual entre 1550 mm e 3450 mm e com temperatura média de 25° C. No sudoeste da Amazônia brasileira, o Estado do Acre apresenta 69 espécies de serpentes, sendo 29% com padrão de coloração coral.

Dois grandes fragmentos de floresta foram utilizados, sendo separados pela BR 317 e distanciados por aproximadamente 10 quilômetros (Transecção 1: S 9°00' e W 67°23' e Transecção 2: S 9°00' e W 67°18'). Os dois fragmentos possuem fisionomias florestais semelhantes, diferindo apenas pela distância ao Rio Acre.

Réplicas

As réplicas foram produzidas seguindo o padrão proposto primeiramente por Brodie (1993) e seguido por outros estudos com pequenas variações (p. ex. Hinman *et al.*, 1997; Buasso *et al.*, 2006). As réplicas das serpentes foram construídas usando massas plásticas não tóxicas pré-coloridas (Plasticina Acrilex: Vermelho-Fogo 507, Preto 520, Branca 519, Marrom 531) sobre canos plásticos transparentes de 1 cm de diâmetro, e moldadas em formato de "S" com o uso de um arame liso dentro do cano. Todas as réplicas variaram aleatoriamente de comprimento entre 18 e 20 cm. Para cada réplica foi moldada uma extremidade representando a cabeça da serpente, com os mesmos padrões de coloração, onde foram inseridos olhos artificiais dentro da massa. Na outra extremidade foi inserido um anel de arame para fixar a réplica ao substrato.

Cinco padrões que representam a variação de coloração de serpentes corais do Cerrado e da Amazônia e mais um padrão controle monocromático foram utilizados (para revisão sobre os padrões ver: Savage e Slowinski, 1992; Capítulo 1) (Figura 2):

- 1) TT: Tricolor em tríades: dois anéis brancos separados por três anéis negros seguidos de anéis vermelhos. Representa as serpentes corais verdadeiras: *Micrurus frontalis*, *M. brasiliensis*, *M. lemniscatus*, *M. filiformis*, *M. spixi* e *M. surinamensis*, e as falsas-corais: *Oxyrhopus guibei*, *O. melanogenys*, *O. trigeminus* e *Simophis rhinostoma*.
- 2) TD: Tricolor em díades: um anel branco entre dois anéis negros seguidos de anéis vermelhos. *Erythrolamprus aesculapii*, *Lystrophis matogrossensis*, *Atractus badius*, *A. elaps* e *A. latifrons*
- 3) Tsb: Tricolor com anéis pretos em forma de losango bordado de branco, dorso vermelho entre os anéis, com exceção do primeiro quarto do corpo que não possui a cor vermelha. *Oxyrhopus rhombifer*
- 4) BIR: Bicolor com anéis negros alternando com vermelhos. *Anilius scytale*, *A. latifrons*, *Lystrophis mattogrossensis* e *Oxyrhopus petola*.
- 5) Ucd: Unicolor com colar nugal negro, vermelho e/ou claro: *Apostolepis assimilis*, *A. albicollaris*, *A. ammodytes*, *A. flavotorquata*, *A. dimidiata*, *Phalotris nasutus*, *P. concolor*, *P. labiomaculatus*, *P. mertensi*, *P. tricolor*, *Drepanoides anomalus*, *Oxyrhopus melanogenys*, *Pseudoboa coronata*, *P. neuwiedi*, *Tantilla melanocephala*, *T. boipiranga*, juvenis de *Clelia clelia*, *C. quimi*, *C. plumbea*, *C. rustica* e *Pseudoboa nigra*.
- 6) Ctr: Inteiramente Marrom ou Cinza. *Chironius quadricarinatus*, *C. fuscus*, *Atractus pantostictus*, *Atractus albuquerquei*, *Liophis poecilogyrus*, *Philodryas patagoniensis*, *P. nattereri* e *Pseudablables agassizii*.

Dois outros modelos foram utilizados para acessar a predação em modelos de serpentes com padrão inexistente, ou seja, padrão de cor que não é encontrado em nenhuma serpentes verdadeira (Figura 2):

- 7) TTc: Tricolor em tríades com substituição da cor vermelha (aposemática) por coloração cinza.
- 8) TLI: Tricolor em linhas longitudinais: Linhas longitudinais brancas e pretas em um fundo vermelho.

Reconhecimento de cores e padrões de serpentes corais pelos predadores

Para avaliar a predação em modelos de serpentes com coloração inexistente uma transeção foi realizada em uma fisionomia de campo sujo durante o mês de Maio. Esta

transeção constituiu de 50 quartetos dispostos no ambiente, onde cada quarteto foi separado por 15 metros um do outro. Cada quarteto foi composto de quatro padrões: TT, TTc, TLI e Ctr, separados por aproximadamente sete metros, sendo utilizadas 200 réplicas (50 de cada padrão) no total. As réplicas permaneceram no campo por 10 dias ininterruptos. As frequências das marcas impressas nas réplicas foram analisadas usando o Teste G de independência.

Resposta dos predadores aos modelos nos biomas Cerrado e Amazônia

Para acessar a predação em modelos de serpentes com padrão de coloração coral no bioma Cerrado foram utilizadas transeções constituídas de 50 sextetos dispostos ao longo das quatro fitofisionomias do bioma. Cada sexteto foi composto dos seis padrões (TT, TD, Tsb, BIR, Ucd e Ctr), sendo cada réplica separada uma da outra por aproximadamente sete metros. Cada sexteto foi separado um do outro por 10 m na mata de galeria, 15 m no cerrado *sensu stricto* e no campo sujo e 20 m no campo limpo úmido. As réplicas foram dispostas aleatoriamente dentro dos sextetos e colocadas sobre o solo de cada fisionomia, podendo ser utilizados cupinzeiros, troncos caídos e pedras. Nenhuma réplica foi colocada sob a vegetação.

Para avaliar a influência estação sobre a predação em modelos com padrão de coloração coral foi utilizado uma transeção em cada fisionomia durante a estação seca e uma transeção em cada fisionomia durante a estação chuvosa. Com isso, 100 réplicas de cada um dos seis padrões foram utilizadas em duas transeções ao longo de um ano (2007/2008).

Para verificar a predação em modelos de serpentes com padrão de coloração coral no bioma Amazônia, foram utilizadas transeções em dois fragmentos, sendo cada transeção composta de 80 sextetos. Estas transeções foram realizadas em abril de 2008.

Todas transeções permaneceram no campo por 10 dias ininterruptos. As réplicas foram checadas ao final dos 10 dias e eram então recolhidas. Foram registrados os tipos de marcas observadas nas réplicas, bem como a posição da marca no modelo. Todas as réplicas marcadas foram separadas e arquivadas, ficando disponíveis para futuras observações, e as réplicas não marcadas, quando apresentavam ainda bom estado, foram remoldadas e reutilizadas apenas mais uma vez. Em réplicas com múltiplas marcas foi observado onde encontrava-se a maior quantidade ou intensidade de marcas, na extremidade, ou no meio, para assim apontar a posição do ataque.

Diferenças nas riquezas de predadores

Para verificar se há diferença na riqueza de predadores de serpentes entre os biomas Cerrado e Amazônia, e entre as fisionomias abertas e florestais do bioma Cerrado, foi realizada

uma lista com os potenciais predadores de serpentes encontrados nos dois biomas. Para isso, primeiramente foram reunidas informações sobre a dieta de aves e mamíferos das seguintes fontes: Moojen *et al.* (1941), Sick (1997), del Hoyo *et al.* (1992, 1994, 1996, 1997, 1999, 2001, 2002, 2004) e Reis *et al.* (2006). Em seguida, as espécies que consomem serpentes foram extraídas da lista de aves do bioma Cerrado de Silva (1995), com as adições de espécies em Silva e Santos (2005), e da lista de Braz (2007) sobre as aves da porção sudoeste da Amazônia.

As informações sobre o uso do ambiente das espécies no Cerrado foram extraídas de Silva (1995) e de Reis *et al.* (2006), e as espécies foram ranqueadas em: 1 - ocorrem apenas em ambientes abertos, campestres e savânicos, 2 – ocorrem tanto em áreas abertas quanto em ambientes florestais, 3 – exclusivas de áreas florestais.

Características das fisionomias do Cerrado

Foram reunidas informações sobre riquezas de árvores, arbustos, subarbustos, arvoretas, palmeiras, gramíneas, e cobertura arbórea máxima e mínima para as quatro fisionomias do bioma Cerrado utilizadas, para verificar se há relação entre a frequência de predação em algum padrão e características do ambiente. As informações foram extraídas de Walter (2006).

Testes estatísticos

Para testar as diferenças de ataque aos padrões dentro de cada fisionomia foi utilizado Teste G de independência, seguido do Teste de Dunn para determinar onde estava a diferença (Zar, 1999). Para testar diferença sazonal nas taxas de predação foi utilizado Teste T, onde a taxa de predação em cada padrão foi considerado uma célula (Zar, 1999). Para testar as diferenças de ataque aos padrões dentro de estação foi utilizado o Teste G de independência e o Teste de Dunn. Para determinar em qual posição houve maior ataque foi utilizado Teste G de homogeneidade. Para determinar as diferenças nas taxas de ataque aos modelos entre o Cerrado e a Amazônia também foi utilizado o Teste G de homogeneidade, e para essa análise foi utilizada a proporção de ataques por réplicas para padronizar os diferentes esforços utilizados em cada bioma.

Para investigar a relação entre as características das fisionomias e a frequência de ataque nos padrões foi utilizada a Análise de Correspondência Canônica realizada no programa CANOCO 4.5 (ver métodos em Vitt *et al.*, 2007). As diferenças nas riquezas de predadores entre as fisionomias do Cerrado foram verificadas através do teste de qui-quadrado.

Para todos os testes foi utilizado o nível de significância de $P < 0.05$, e os testes foram realizados nos programas BIOSTAT 5.0 e SYSTAT 10.0.

Resultados

Ataques por predadores naturais

Um total de 3560 réplicas de serpentes foi utilizado para a realização dos três experimentos. Em todos os padrões de coloração foram encontradas marcas de ataques, sendo reconhecidos vários grupos de predadores (Figura 3). A maioria dos ataques foi realizada por aves (74% ou 240 ataques), que deixam impressões em formatos de 'V' (impressão do bico em V com a ponta), 'U' (impressão do bico em U com a ponta), '\ /' e '\ /' (impressão do bico em V sem a ponta), e '| |' (impressão do bico em U sem a ponta). Ainda, em várias réplicas foram encontrados restos de penas e impressões de patas ao redor, evidenciando os ataques. Outras impressões também foram observadas, sendo realizadas principalmente por mamíferos e insetos. Algumas impressões realizadas por mamíferos carnívoros foram incluídas nas análises (26% ou 85 ataques), por tratar-se de grupos que são reconhecidamente predadores de serpentes, como Didelphidae, Canidae e Mustelidae, e estas eram sempre em formato de arco dentário. As outras impressões realizadas por mamíferos roedores (dentes incisivos bem marcados) e por insetos (pequenos e freqüentes arranhões) foram anotados e não inclusos nas análises como predadores naturais.

Foram reunidas informações sobre as espécies de aves e mamíferos que são potenciais predadores de serpentes tanto no Cerrado do Brasil Central quanto no Sudoeste da Amazônia (Silva, 1995; Braz, 2007) e que ocorrem nas regiões do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros e em Boca do Acre (Tabela 1). Foram registradas 90 espécies de potenciais predadores para o Cerrado e 81 espécies para Amazônia, sendo que estas riquezas não diferem estatisticamente ($\chi^2 = 0.47$, $gl = 1$, $P = 0.49$). Para o bioma Cerrado, a riqueza de predadores de serpentes foi significativamente diferente entre os ambientes, de modo que há mais predadores que ocupam as áreas abertas campestres e savânicas (44), do que em áreas florestais (28) ou generalistas de habitats (17) ($\chi^2 = 12.24$, $gl = 2$, $P = 0.0022$).

Reconhecimento de cores e padrões de serpentes corais pelos predadores

Das 200 réplicas utilizadas neste experimento, 17% apresentaram marcas de ataque por predadores naturais de serpentes, sendo 30 ataques por aves e 4 ataques por mamíferos. O número de réplicas atacadas diferiu significativamente entre os padrões ($G = 15.16$, $gl = 3$, $P = 0.0017$). O padrão TT foi significativamente menos atacado do que todos os outros três padrões, Ctr, TTc, TLI (Teste de Dunn, $P < 0.01$) e os ataques nestes padrões não diferiram estatisticamente entre si. (Figura 4).

Resposta dos predadores aos modelos nos biomas Cerrado e Amazônia

Cerrado

No bioma Cerrado, foram utilizadas ao todo 2400 réplicas sendo que 164 destas (6.83%) apresentaram algum tipo de impressão em virtude de ataques realizados por predadores naturais. Destes ataques, 21 foram registrados nas 600 réplicas utilizadas no campo limpo úmido (3.5%), 47 ataques no campo sujo (7.8%), 39 ataques no cerrado *sensu stricto* (6.5%) e 57 ataques na mata de galeria (9.5%), sendo estas freqüência de ataque significativamente diferentes ($G = 23.77$, $gl = 3$, $P < 0.0001$; a freqüência de ataque na mata de galeria foi maior que no campo limpo úmido e cerrado *sensu stricto* (Teste de Dunn, $P < 0.01$) e que no campo sujo (Teste de Dunn, $P < 0.05$)). As taxas de predação apenas às réplicas com coloração coral foram de 4.9% no bioma Cerrado (98 ataques em 2000 réplicas corais), sendo 9 ataques no campo limpo úmido, 28 no campo sujo, 26 no cerrado *sensu stricto* e 35 na mata de galeria.

Para o Cerrado como um todo foi encontrada diferença significativa na taxa de ataque aos padrões ($G = 71.1822$, $gl = 5$, $P < 0.0001$). O controle foi atacado significativamente mais que os outros padrões (Teste de Dunn, $P < 0.01$). O padrão TT foi mais evitado que o padrão Ucd ($P < 0.01$) e que o padrão BIR ($P < 0.05$). Os padrões tricolores não diferiram entre si (Figura 5).

Dentro das fisionomias, cada uma apresentou as seguintes freqüências de ataque (Figura 6):

Campo limpo úmido - houve diferença significativa na taxa de ataque aos padrões ($G = 23.96$, $gl = 5$, $P = 0.0002$), sendo o controle (Crt) significativamente mais atacado que os padrões tricolores TT (Teste de Dunn, $P < 0.01$), TD ($P < 0.01$) e Tsb ($P < 0.05$). As taxas de predação entre todos os outros padrões não diferiram estatisticamente.

Campo sujo - houve diferença significativa na taxa de ataque aos padrões ($G = 21.93$, $gl = 5$, $P = 0.0005$), sendo o controle (Crt) significativamente mais atacado que todos outros padrões (Teste de Dunn, $P < 0.01$ exceto com Ucd, $P < 0.05$). Os ataques aos padrões corais presentes não diferiram estatisticamente.

Cerrado *sensu stricto* - houve diferença significativa na taxa de ataque aos padrões ($G = 11.38$, $gl = 5$, $P = 0.0443$). O controle (Crt) foi atacado significativamente mais que os padrões TT e TD (Teste de Dunn, $P < 0.05$) e as taxas de predação entre todos os outros padrões não diferiram estatisticamente.

Mata de galeria - houve diferença significativa na taxa de ataque aos padrões ($G = 26.17$, $gl = 5$, $P < 0.0001$). O controle foi atacado significativamente mais que os outros padrões (Teste

de Dunn, $P < 0.01$ para TT e TD, e $P < 0.05$ para BIR e Tsb) e os ataques aos padrões corais não diferiram estatisticamente entre si.

As taxas de predação por padrão de serpente entre as fitofisionomias do Cerrado não diferiram entre si ($G_H = 23.4732$, $gl = 18$, $P < 0.1731$) (Tabela 2).

A taxa de predação sobre os modelos foi significativamente maior no período chuvoso para o bioma Cerrado como um todo (Teste T = 2.6214, $gl = 5$, $P = 0.0076$), o que se repetiu para o campo limpo úmido (Teste T = 2.7116, $gl = 5$, $P = 0.0421$) e o cerrado *sensu stricto* (Teste T = 5.2697, $gl = 5$, $P = 0.0016$). Não foi encontrada diferença significativa entre as estações seca e chuvosa nas fisionomias de mata de galeria (Teste T = 0.9337, $gl = 5$, $P = 0.1966$) e campo sujo (Teste T = 0.1832, $gl = 5$, $P = 0.4309$). Dentro das estações, o bioma Cerrado apresentou diferenças significativas tanto para estação seca ($G = 25.3376$, $gl = 5$, $P = 0.0001$), quanto para a chuvosa ($G = 49.9741$, $gl = 5$, $P < 0.0001$). Para a estação seca, o controle (Crt) foi atacado significativamente mais que os outros padrões (Teste de Dunn, $P < 0.01$ para TT e TD, e $P < 0.05$ para BIR e Tsb) e as taxas de predação entre todos os outros padrões não diferiram estatisticamente). Para a estação chuvosa, o controle foi atacado significativamente mais que os outros padrões (Teste de Dunn, $P < 0.01$). O padrão TT foi mais evitado que os padrões Ucd e BIR ($P < 0.05$). Os padrões tricolores não diferiram entre si.

Dentro de cada estação as fisionomias apresentaram respostas diferentes. Para o campo limpo úmido, não foi encontrada diferença significativa na taxa de ataque aos padrões na estação seca ($G = 10.3445$, $gl = 5$, $P = 0.0660$), mas sim na estação chuvosa ($G = 13.3450$, $gl = 5$, $P = 0.0204$). O controle (Crt) foi atacado significativamente mais que o padrão TT (Teste de Dunn, $P < 0.01$). Assim como o campo limpo, o campo sujo não apresentou diferença significativa na taxa de ataque aos padrões na estação seca ($G = 6.1875$, $gl = 5$, $P = 0.2884$), mas sim na estação chuvosa ($G = 18.4016$, $gl = 5$, $P = 0.0025$ - O controle (Crt) foi atacado significativamente mais que os outros padrões (Teste de Dunn, $P < 0.05$ exceto TT, $P < 0.01$)). No cerrado *sensu stricto*, a taxa de predação aos modelos não diferiu dentro das estações (estação seca, $G = 3.7999$, $gl = 5$, $P = 0.5786$ e estação chuvosa, $G = 5.9137$, $gl = 5$, $P = 0.3147$), e para a mata de galeria, as taxas de predação diferiram entre os modelos tanto durante a estação seca ($G = 14.8467$, $gl = 5$, $P = 0.0110$ - sendo o controle (Crt) foi mais atacado que o padrão TD (Teste de Dunn, $P < 0.01$)), como durante a estação chuvosa ($G = 18.4525$, $gl = 5$, $P = 0.0024$ - com o controle (Crt) foi mais atacado que os padrões TT; TD e Tsb (Teste de Dunn, $P < 0.01$)).

Em relação à posição do ataque, no bioma Cerrado os predadores direcionam o ataque desproporcionalmente para a extremidade da réplica, analisando tanto com o controle ($G_H =$

25.2176, $gl = 5$, $P = 0.0001$) quanto as réplicas com padrão coral ($G_H = 24.9751$, $gl = 4$, $P < 0.0001$). As fisionomias também apresentaram respostas diferentes. Na mata de galeria, o ataque a extremidade dos padrões foi significativamente maior tanto para as serpentes corais ($G_H = 11.2597$, $gl = 4$, $P = 0.0238$), como para o conjunto total de réplicas ($G_H = 11.4557$, $gl = 5$, $P = 0.0431$). No campo sujo e no cerrado *sensu stricto*, a predação foi direcionada a extremidade (cabeça) apenas nas serpentes com padrão coral, (CS, $G_H = 12.8270$, $gl = 4$, $P = 0.0251$ e C_{ss}, $G_H = 9.8425$, $gl = 4$, $P = 0.0432$), mas não ao incluir o controle (CS, $G_H = 11.3427$, $gl = 5$, $P = 0.0783$ e C_{ss}, $G_H = 8.5061$, $gl = 5$, $P = 0.1305$). No campo limpo úmido não houve diferença na posição da predação com ou sem o padrão controle ($G_H = 3.8191$, $gl = 4$, $P = 0.4310$ e $G_H = 0.6796$, $gl = 3$, $P = 0.8780$). As taxas de ataque aos modelos em todas as fisionomias encontram-se na Tabela 3.

Não foi encontrada nenhuma associação significativa entre as características de vegetação das fitofisionomias do Cerrado com a taxa de predação nos padrões de serpentes corais (significância do primeiro eixo canônico: eigenvalue 0.032, $F = 1.182$, $P = 0.8387$; significância de todos os eixos canônicos: trace 0.045, $F = 0.557$; $P = 0.8992$).

Amazônia

Para o estudo na Floresta Amazônica, foram utilizadas ao todo 960 réplicas sendo que 127 destas (13.23%) apresentaram algum tipo de impressão em virtude de ataques realizados por predadores naturais. Destes ataques, 91 foram registrados nas 480 réplicas utilizadas na transeção 1 (3.5%) e 36 ataques nas outras 480 réplicas dispostas na transeção 2 (7.5%). As taxas de predação apenas às réplicas com coloração coral foram de 10.75% na Amazônia (86 ataques em 800 réplicas corais), sendo 64 ataques na transeção 1 e 21 na transeção 2.

Para a Amazônia como um todo, foi encontrada diferença significativa na taxa de ataque aos padrões ($G = 27.3699$, $gl = 5$, $P < 0.0001$). O controle (Ctr) foi atacado significativamente mais que os outros padrões (Teste de Dunn, $P < 0.01$). O ataque aos padrões corais não diferiram estatisticamente (Figura 7). Em cada transeção houve diferença nos ataques em relação aos padrões (Transeção 1, $G = 14.3619$, $gl = 5$, $P < 0.0135$ - sendo o controle foi significativamente mais atacado que os outros padrões (Teste de Dunn, $P < 0.05$ para BIR e $P < 0.01$ para todos os outros); Transeção 2, $G = 11.5871$, $gl = 5$, $P < 0.0409$ - sendo também o controle foi mais atacado que os outros padrões (Teste de Dunn, $P < 0.05$ para TD e Ucd e $P < 0.01$ para TT e Tsb)). As taxas de predação por padrão de serpente entre as transeções não diferiram entre si ($G_H = 23.4732$, $gl = 18$, $P < 0.1731$).

Em relação à posição do ataque, na Amazônia os predadores direcionam o ataque desproporcionalmente para a extremidade comparando todas as réplicas ($G_H = 17.4257$, $gl = 6$, $P = 0.0078$) ou somente com as réplicas com padrão coral ($G_H = 17.3256$, $gl = 5$, $P = 0.0039$) (Figura 7). As transeções apresentaram respostas diferentes. Na transeção 1, a predação foi direcionada a extremidade (cabeça) apenas nas serpentes com padrão coral, ($G_H = 11.7425$, $gl = 5$, $P < 0.0385$) mas não ao incluir o padrão controle ($G_H = 11,7796$, $gl = 6$, $P = 0.0671$) Na transeção 2 não houve diferença na posição da predação com ou sem o padrão controle ($G_H = 5.1066$, $gl = 5$, $P = 0.5302$ e $G_H = 5.0398$, $gl = 4$, $P = 0.4110$). As taxas de ataque aos modelos na Amazônia encontram-se na Tabela 3.

Comparação nas taxas de predação entre Cerrado e Amazônia

Foi encontrada diferença significativa nas porcentagens das taxas de ataque de todos os padrões entre o Cerrado e a Amazônia ($G_H = 14.7010$, $gl = 6$, $P = 0.0227$), sendo a taxa de predação na Amazônia (13.23%) maior do que no Cerrado (6,83%). Além disso, houve diferença nas porcentagens das taxas de predação das serpentes de padrões corais entre o Cerrado e a Amazônia ($G_H = 12.4576$, $gl = 5$, $P = 0.0290$), sendo a taxa de predação na Amazônia (10.75%) maior do que no Cerrado (4.9%) (Tabela 4).

Predação por outros animais

As quantidades de ataques realizadas por roedores e insetos foram registradas e analisadas tanto no Cerrado quanto na Amazônia para verificar se estes também direcionam o ataque a determinado padrão.

Para as análises foram quantificados os ataques nas fisionomias do Cerrado registradas apenas durante a estação chuvosa, que permite melhor comparação com a Amazônia. No Cerrado, 65 marcas impressas por animais não predadores naturais de serpentes foram registradas em 1200 réplicas (5.41%). A distribuição destes ataques foi aleatória entre os padrões ($G = 2.9539$, $gl = 5$, $P = 0.7071$). Na Amazônia, 113 ataques de animais não predadores naturais de serpentes foram registradas em 960 réplicas (11.78%). Também na Amazônia a distribuição destes ataques foi aleatória entre os padrões ($G = 4.0344$, $gl = 5$, $P = 0.5445$).

Discussão

Ataques e reconhecimento de cores e padrões de serpentes corais pelos predadores

As serpentes corais, tanto os venenosos elapídeos quanto as falsas-corais Aniliidae e Colubridae, apesar de possuírem padrões de coloração brilhantes e aposemáticos, habitam ambientes secretivos, como troncos caídos, folhiço acumulado e buracos, possuem hábitos terrestres, fossoriais ou criptozóicos (com poucas exceções, como as serpentes arborícolas do gênero *Rhinobothrium*), e são predominantemente noturnas, características que dificultam não só o encontro com estas espécies na natureza, como o acesso a eventos ecológicos relacionados a este grupo (Roze, 1996; Greene, 1997). Então, como forma de acessar e quantificar comportamentos e ataques predatórios às serpentes corais, réplicas vem sendo utilizadas em diversos estudos (Smith, 1975; Smith e Mostrom, 1985; Brodie, 1993) e têm demonstrado que aves e mamíferos percebem as réplicas como reais presas ofídicas.

Serpentes são reconhecidamente presas de aves e mamíferos (Guthrie, 1932; Knight e Erickson, 1976; Shine, 1995; Tozzeti *et al.*, 2004). Brodie (1993) computou apenas os ataques de aves às réplicas de serpentes corais na Costa Rica, porém Pfennig *et al.* (2007) argumentam que o fato de mamíferos carnívoros, como ursos, coiotes, raposas e texugos, possuírem visão dicromática, e não tricromática, não os impedem de distinguir padrões e cores de mímicos e modelos. Neste trabalho, além dos ataques realizados por aves, foram registradas as marcas impressas por mamíferos (provavelmente canídeos, mustelídeos e grandes marsupiais), porém estas representaram apenas 26% dos ataques, sendo então as aves os principais predadores de serpentes tanto no Cerrado quanto na Amazônia. Estes resultados diferem do encontrado no Chaco argentino, onde 48% dos ataques correspondiam a aves e 52% a mamíferos (Buasso *et al.*, 2006), porém concordam com os mais de 61% de ataques realizados por aves em réplicas distribuídas na floresta tropical úmida da Costa Rica (Brodie, 1993). É provável que a menor composição de aves no Chaco argentino (entre 400 e 600 espécies – Straube e Di Giacomo, 2007) em comparação com as grandes riquezas encontradas tanto no Cerrado (mais de 850 espécies – Silva e Santos, 2005) quanto na Floresta Amazônica (mais de 1000 espécies – Oren, 2001), direcione a uma menor pressão de predação por aves nestas serpentes.

Diversas famílias de aves são potenciais predadores de serpentes no Brasil, podendo eventualmente preda espécies de serpentes com padrão de coloração coral. Moojen *et al.* (1941), Sick (1997) e del Hoyo *et al.* (1992, 1994, 1996, 1997, 1999, 2001, 2002, 2004) apontam serpentes na dieta de espécies das famílias Rheidae, Tinamidae, Podicipedidae, Ardeidae (*Syrigma sibilatrix*, *Tigrisoma lineatum*, espécies dos gêneros *Egretta* e *Nycticorax*), Ciconidae (*Jabiru mycteria*), Threskiornithidae (*Theristicus caudatus*), Rallidae (*Rallus nigricans*), Cariamidae (*Cariama cristata*), Charadriidae (*Vanellus chilensis*), Cuculidae (*Crotophaga ani*),

Tytonidae (*Tyto alba*), Strigidae (espécies dos gêneros *Otus*, *Bubo*, *Ketupa*, *Strix*, *Pulsatrix*, *Athene* e *Asio*), Momotidae (*Eumomota superciliosa*, *Baryphtengus ruficapillus*, espécies do gênero *Momotus*), Bucconidae (espécies dos gêneros *Bucco*, *Nystalus* e *Malacoptila*), Rhamphastidae, Corvidae, Tyrannidae (*Pitangus sulphuratus*) e principalmente as famílias Accipitridae (*Leptodon cayanensis*, *Elanoides forficatus*, *Ictinia plumbea*, *Geranospiza caerulescens*, *Morphnus guianensis*, *Harpia harpyia*, e espécies dos gêneros *Buteogallus*, *Leucopternis*, *Harpyhalietus*, *Buteo* e *Spizaetus*) e Falconidae (*Herpethotes cachinnans*, *Caracara plancus*, *Milvago chimachima*, e espécies dos gêneros *Micrastur* e *Falco*). Porém, mesmo com esta diversidade de espécies que utilizam serpentes como fontes primárias ou secundárias em suas dietas, muitos autores acreditavam que as serpentes corais e seus mímicos não entrariam neste grupo, ou seriam predadas apenas esporadicamente, devido à toxicidade dos venenos dos elapídeos, sendo uma objeção a teoria mimética (Wickler, 1968). Decerto, há registros literários de encontros entre aves e serpentes venenosas, entre elas corais-verdadeiras, e que foram fatais para os predadores (Brugger, 1989; Heckel *et al.*, 1994). Greene e Mc Diarmid (1981) apresentaram vários argumentos contrários a esta hipótese, e vasta literatura tem sido publicada sobre eventos de predação em serpentes corais-verdadeiras e falsas-corais realizados com sucesso, tais como, *Micrurus* sp., *M. nigrocinctus*, *M. lemniscatus* e *M. frontalis* por *Herpethotes cachinnans* (Howell, 1957; Sazima e Abe, 1991; DuVal *et al.*, 2006; Neto e Cardoso, 2006); *Micrurus* sp. por *Micrastur ruficollis* (Thorstrom, 2000); *Micrurus fulvius* por *Buteo lineatus*, *Falco sparverius* e *Lanius ludovicianus* (Stoddard, 1978; Jackson e Franz, 1981); *Micrurus browni taylori* por *Crotophaga sulcirostris* (Roze, 1996); *Micrurus frontalis pyrrhocryptus* por *Cariama cristata* (Pueta, 2002); *Micrurus* sp. por *Malacoptila panamensis* e *Falco femoralis* (Smith, 1969; Sick, 1997); *Erythrolamprus aesculapii* por *Herpethotes cachinnans*, *Rupornis magnirostris* e *Milvago chimachima* (Sazima e Abe, 1991; Sick, 1997; DuVal *et al.*, 2006); *Oxyrhopus trigeminus*, *Apostolepis assimilis*, *Pliocercus dimidiatus* por *Herpethotes cachinnans* (Pough, 1964; Sazima e Abe, 1991); *Lampropeltis triangulum* por *Buteogallus urubitinga* e *Micrastur ruficollis* (Gerhardt *et al.*, 1993; Thorstrom, 2000); *Simophis rhinostoma* por *Falco femoralis* (Sick, 1997); *Oxyrhopus rhombifer* e *Tantilla melanocephala* por *Athene cunicularia* (Granzinolli e Motta-Junior, 2003; Sawaya *et al.*, 2003; F.G.R. França, observação pessoal) e *Phalotris trilineatus* por *Falco sparverius* (Zilio, 2006).

O comportamento predatório de todas as aves que utilizam serpentes venenosas como parte de suas dietas é conservador entre as espécies. Como as aves não são imunes aos venenos, elas utilizam de sua agilidade e sua habilidade para agarrar e imobilizar a cabeça, direcionando as bicadas para esta extremidade, e muitas vezes decapitando a serpente,

evitando com isso os botes (del Hoyo *et al.*, 1994). A frequência dos ataques nas extremidades das réplicas construídas com a coloração coral comprova claramente que os predadores encaram-nas como serpentes potencialmente perigosas. Os resultados deste trabalho também evidenciam que os predadores conseguem discernir não apenas as cores, mas também os padrões das serpentes. Os padrões Tricolor em tríades cinza (TTc) e Tricolor com linhas longitudinais (TLI) tiveram as mesmas frequências de ataque que o controle (Ctr) cinza uniforme. Estes resultados foram consistentes com os experimentos de Smith (1976, 1977) com aves em laboratório, nos quais as espécies *Eumomota superciliosa* e *Pitangus sulphuratus* evitaram apenas réplicas de corais com os mesmos padrões e cores, e atacaram réplicas com o mesmo padrão de anéis porém com cores diferentes (verde e azul), ou com as mesmas cores (vermelho, amarelo e preto) porém listradas. Hinman *et al.* (1997) também encontrou os mesmos resultados ao comparar as frequências de ataque entre os padrões Ctr e TTc, que foram significativamente mais altas do que no padrão TT, em um experimento com réplicas de plasticina realizado na floresta tropical da Estação Biológica de La Selva, Costa Rica. Experimentos com cores e padrões de artrópodes palatáveis e impalatáveis também reforçam estes resultados (Shideler, 1973; Roper e Cook, 1989) evidenciando que mesmo em processos miméticos diferentes as aves desenvolveram e especializaram mecanismos de aversão não apenas baseados na cor, mas na combinação de cores e formas de um sinal aposemático. Recentes estudos têm evidenciado que além da informação cromática dos sinais de alame, o contraste acromático pode ser um componente muito valioso. Estes estudos indicam que a discriminação de grandes objetos aparentemente requer a informação cromática, enquanto a discriminação de pequenos objetos e texturas requer um contraste acromático (Osorio *et al.*, 1999; Spaethe *et al.*, 2001; Stevens, 2007). No caso das serpentes corais, parece claro que o componente cromático da coloração é a informação mais importante na sinalização para os predadores, uma vez que as réplicas sem a cor vermelha foram intensamente atacadas.

Resposta dos predadores aos modelos

Tanto no bioma Cerrado, e em todas as suas fitofisionomias, quanto na Amazônia, as réplicas de serpentes com padrões de coloração coral sofreram menos ataques do que as réplicas controle (Ctr) de padrão uniforme, sugerindo que as serpentes corais, verdadeiras ou falsas, possuem alguma vantagem anti-predatória em relação às outras serpentes. Estes resultados concordam com os experimentos similares realizados em florestas tropicais úmidas da Costa Rica (Brodie, 1993; Brodie e Janzen, 1995) e áreas abertas do Chaco argentino

(Buasso *et al.*, 2006) e indicam uma ampla generalização das respostas dos predadores às espécies pertencentes a este complexo mimético, independente da posição geográfica em toda região Neotropical. Dentre os padrões de serpentes corais utilizados neste trabalho, os que apresentavam três cores em disposições de anéis foram os menos atacados. O padrão TT 'tricolor em tríades' foi o mais evitado pelos predadores. Este é encontrado em mais de 70% dos elapídeos venenosos neotropicais (Campbell e Lamar, 2004), é amplamente difundido nas serpentes corais-verdadeiras amazônicas, e é o único padrão de elapídeos do Cerrado (Capítulo 2). Com isso, o padrão TT figura como o principal modelo para este complexo mimético, sendo quase perfeitamente imitado pelas falsas-corais *Simophis rhinostoma*, *Oxyrhopus guibei*, *O. melanogenis*, *O. Triginus* e *Pliocercus elapoides*. Teoricamente, os mímicos adquiririam vantagem em um complexo mimético se três características não excludentes fossem atribuídos ao modelo: o modelo deve ser mais abundante que os mímicos, o modelo é extremamente impalatável, tóxico ou venenoso, e o modelo é difícil de ser capturado. Apesar da abundância de serpentes falsas-corais ser maior que de serpentes corais-verdadeiras em várias localidades bem inventariadas (Martins e Oliveira, 1998; Sawaya, 2003; Bernarde e Abe, 2006), os elapídeos, além de serem extremamente venenosos, possuem outros comportamentos e táticas defensivas que dificultam em sua captura (Sazima e Abe, 1991; Roze, 1996).

Apesar de não existir nenhuma serpente coral-verdadeira com o padrão TD 'tricolor em díades', este é amplamente difundido entre as falsas-corais, sendo encontrado em serpentes dos gêneros *Atractus*, *Cemophora*, *Erythrolamprus*, *Lampropeltis*, *Lystrophis* e *Scaphiodontophis*. No Chaco argentino, o padrão TD foi o menos atacado (Buasso *et al.*, 2006) concordando com a aversão encontrada a este padrão tanto no Cerrado quanto na Amazônia. A alta difusão deste padrão em colubrídeos neotropicais pode ter algumas explicações. Primeiramente, mímicos batesianos tendem a ser imperfeitos pela 'dependência de frequência' de modelos e mímicos (se um mímico batesiano aumenta em frequência, então os predadores irão aprender sobre sua presença e aumentar os ataques tanto em mímicos quanto em modelos, de modo que a seleção atua promovendo o polimorfismo – Joron e Mallet, 1998; Mallet e Joron, 1999). Também, a seleção pode atuar em um mímico levando à semelhança com mais de um modelo que ocupa áreas geográficas distintas (Edmunds, 2000). Tomando a espécie *Erythrolamprus aesculapii* como exemplo, Marques e Puerto (1991) observaram que ela pode mimetizar tanto *Micrurus corallinus*, que possui padrão monodal, no litoral brasileiro, quanto *Micrurus frontalis* ou *Micrurus lemniscatus* (ambas com padrões TT) no Cerrado. Ainda, mímicos que parecem imperfeitos a humanos podem ser entendidos como fenótipos perfeitos por predadores animais, ganhado então vantagem adaptativa (Cuthill e Bennett, 1993; Dittrich *et al.*, 1993).

Neste trabalho, pela primeira vez foram utilizadas réplicas com o padrão apresentado pela falsa-coral *Oxyrhopus rhombifer* (Tsb – Tricolor com losangos). Buasso *et al.* (2006) construíram réplicas que seriam semelhantes a *O. rhombifer*, porém utilizaram um padrão tricolor monodal (TM em Savage e Slowinski, 1992) que é comumente encontrado em elapídeos neotropicais (Campbell e Lamar, 2004), porém um pouco diferente do real padrão de *O. rhombifer*. Contudo, o padrão Tsb também foi bastante evitado tanto no Cerrado quanto na Amazônia, assim como os padrões TM foram significativamente menos atacados que os controles tanto na Argentina, quanto na Costa Rica (padrão Tricolor em Brodie, 1993), sendo que provavelmente os predadores entendam estes dois como um único fenótipo. Interessante que *O. rhombifer* é comumente encontrada apenas no Cerrado, onde as corais-verdadeiras são apenas tricolores em tríades. Além da explicação de polimorfismo por dependência de frequência, uma explicação decaí na hipótese de que um modelo extremamente impalatável ou venenoso fornece proteção a um maior leque de fenótipos imperfeitos (Pilecki e O'Donald, 1971; Lindström *et al.*, 1997), e que em locais com polimorfismo de mímicos, um fenótipo diferente teria mais vantagem do que um semelhante (O'Donald e Pilecki, 1970). O padrão bicolor BIR foi mais atacado do que os tricolores, porém apresentou vantagem mimética em relação ao controle, principalmente na Amazônia, e foi o padrão mais evitado por aves predadoras das florestas tropicais úmidas da Costa Rica (Brodie (1993) usou dois padrões extremamente semelhantes: Black and Red e Black and White with Red Stripe). Apesar de ser encontrado em algumas espécies de colubrídeos, como algumas espécies dos gêneros *Geophis*, *Oxyrhopus*, *Sibon* e *Sonora*, este padrão é característico de poucas espécies de elapídeos amazônicos, apenas em *Micrurus annellatus*, *M. diastema apiatus*, *M. multifasciatus*, *M. nigrocinctus divaricatus*, *M. ruatanus* e *M. stewarti*, e principalmente na espécie *Anilius scytale*, único gênero atual da família Aniliidae. Esta família figura dentre as mais basais dentro do clado Alethinophidia, sendo então muito mais antiga que as serpentes Macrostromata Colubroidea das famílias Colubridae e Elapidae (Vidal e Hedges, 2002; Vidal e David, 2004; Apesterguia e Zaher, 2006). Decerto, o fragmento de serpente fóssil mais antigo encontrado no Brasil, em General Salgado no estado de São Paulo é um membro da família Aniliidae (Hussam Zaher, comunicação pessoal). Desta forma, este fenótipo pode não ter evoluído em virtude do mimetismo com elapídeos extremamente venenosos. Esta hipótese é ainda reforçada pela filogenia das corais-verdadeiras neotropicais, onde as espécies bicolores são derivadas, sendo o padrão tricolor monodal basal seguido do tricolor em tríades (Slowinski, 1995, 2000; Gutberlet e Harvey, 2004). Se a coloração de *Anilius scytale* evoluiu em resposta a algum complexo mimético, então seria mais plausível a explicação de Vitt (1992) que aponta as centopéias Rhinocricidae como modelos, pois possuem

componentes tóxicos para defesa, bem como são muito mais antigas evolutivamente (Almond, 1985). Apesar de Brodie e Moore (1995) contestarem esta idéia, pois encontraram grande freqüência de ataque em réplicas de diplópodes, a hipótese de Vitt parece ser bem possível à luz da complexa evolução do processo mimético envolvendo invertebrados e vertebrados.

Dentre os padrões corais, o unicolor com colar nugal branco e/ou preto foi o mais atacado, apesar de apresentar vantagem anti-predação em relação ao controle. Novamente, este resultado foi de extrema similaridade do encontrado por Brodie (1993) na Costa Rica, onde o padrão 'Collar' foi o mais atacado dentre os outros fenótipos de serpentes corais, sendo apenas menos atacado que o marrom/cinza. Apesar dos ataques, a hipótese de que este padrão extremamente aposemático confere vantagem anti-predatória em serpentes pode ser exemplificada pela mudança ontogenética de coloração que ocorre no gênero *Clelia*. Todos os juvenis de *Clelia* possuem a coloração dorsal intensamente vermelha, sendo o aposematismo o principal mecanismo de defesa quando são jovens. Porém conforme vão aumentando de tamanho, atingindo até mais de um metro de comprimento, tornam-se gradativamente negras até perderem totalmente a coloração vermelha, e passam a utilizar a constrição e o veneno como as principais formas de ataque e defesa (Pinto *et al.*, 1991; Martins, 1996; Zaher, 1996). Assim como o fenótipo tricolor em díade, nenhum elapídeo apresenta este padrão. Porém ele é intensamente difundido entre os membros da tribo Elapomorhini, como as *Apostolepis*, *Phalotris* e *Elapomorphus* (Ferrarezzi, 1993; Lema, 2001). Estas serpentes opistóglifas são muito semelhantes morfologicamente e ecologicamente às *Micrurus*, alimentando-se de animais alongados e possuindo hábitos secretivos, e possuem certo grau de toxicidade em seus venenos (Wüster *et al.*, 1998), de modo que podem figurar como possíveis mímicos mulleriano ou 'quase-batesiano' das serpentes corais.

Uma das predições comumente apontadas sobre o sucesso do processo mimético é a disponibilidade de presas alternativas. Dado que a motivação dos predadores em distinguir modelos de mímicos depende em quão faminto eles estão, então o sucesso do mimetismo depende da disponibilidade de outras fontes de alimentos palatáveis (Ruxton *et al.*, 2004). Apesar dos fenótipos aposemáticos característicos das serpentes corais serem amplamente difundidos em serpentes neotropicais, estes aparecem em média entre 5 e 20 por cento das serpentes em listagens obtidas na América do Sul (Capítulo 2). Grande parte dos colubrídeos inofensivos nestas localidades são uniformemente marrons ou cinzas, e são presas potenciais de aves e mamíferos carnívoros. Todos os estudos que utilizaram réplicas de serpentes para acessar a freqüência de ataques em diferentes padrões evidenciam a grande desvantagem das serpentes uniformemente coloridas não apenas na região neotropical, em relação as serpentes

corais, como no velho mundo, em comparação a padrões de viperídeos (Wüster *et al.*, 2004; Niskanen e Mappes, 2005).

Predação no Cerrado e na Amazônia

Apesar de resultados similares em relação à predação das réplicas, o Cerrado e a Amazônia apresentaram freqüências de predação diferentes. A intensidade dos ataques às réplicas foi significativamente menor no Cerrado, indicando que a pressão de predação nas serpentes amazônicas, mesmo corais-verdadeiras, é maior. Estes resultados concordam com a maior freqüência de ataques registrados na floresta tropical úmida da Costa Rica em relação aos ataques nas áreas abertas do Chaco argentino. A hipótese de que a estrutura do hábitat sobre a predação das serpentes com colorido brilhante e aposemático influenciaria na taxa de predação destas serpentes já foi proposta anteriormente (Capítulo 2). Especificamente, a estrutura da vegetação em florestas tropicais, com grande riqueza de árvores altas e formação de dossel denso, influencia a disponibilidade e a distribuição de luz nestes ambientes (Chazdon e Fletcher, 1984; Chen *et al.*, 1999). Ainda, pela disposição geográfica próxima as latitudes equatoriais, as florestas tropicais úmidas apresentam dias mais curtos e menos tempo de direta radiação solar formada pelo ângulo de inclinação ao meio dia em comparação a áreas abertas em latitudes maiores (Chazdon e Fletcher, 1984). Desta forma, as florestas tropicais úmidas figuram entre os mais escuros e sombreados ambientes naturais, sendo que a irradiação solar que chega ao interior das florestas é bastante difusa em virtude do grau de abertura do dossel, posição foliar, estação e clima (Chazdon, 1986; Montgomery e Chazdon, 2001). O modo como os animais recebem, detectam e interpretam os sinais recebidos em ambientes com diversas intensidades de luz é crucial para o entendimento do processo mimético, e no caso deste trabalho, para o entendimento das diferenças neste processo entre os biomas. A diferença na visão entre as espécies pode gerar distintos efeitos tanto na aparência dos elementos de padrões de cores quanto na dinâmica evolutiva dos processos que envolvem colorações crípticas e aposemáticas (Endler, 1988, 1990). Enquanto os humanos e a maioria dos mamíferos possuem visão tricromática com os mesmos receptores para detecção de cores e luzes, as aves apresentam diferentes conjuntos de fotorreceptores para visão acromática (luminescente) e visão de cores, esta sendo tetra ou mesmo pentacromática, obtendo assim uma visão de grande sensibilidade e alta resolução espacial (Jarvis *et al.*, 2002; Osorio e Vorobyev, 2005). Desta forma, as aves podem muito mais facilmente utilizar sua visão acromática em ambientes pouco iluminados,

focando principalmente em formas e padrões, mudando para visão por cores em ambientes iluminados (Osorio *et al.*, 1999; Kelber *et al.*, 2003; Stevens, 2007).

A alta taxa de predação nas réplicas de serpentes presentes em áreas florestais indica que os predadores naturais, principalmente as aves, interpretam mesmo as serpentes corais como potenciais presas. Em comparação, no Cerrado a frequência de ataque nas réplicas de serpentes com padrão aposemático foi menor e houve uma maior distinção entre os padrões de coloração, sendo que as serpentes tricolores foram significativamente mais evitadas pelos predadores.

Duas predições poderiam explicar estes resultados. A primeira seria a maior presença de predadores na Amazônia do que no Cerrado, já que a riqueza de aves da Amazônia é consideravelmente maior (mais de 1000 contra 850 - Oren, 2001; Silva e Santos, 2005) e existe a hipótese de maior abundância e diversidade local em ambientes com maior complexidade estrutural (Ricklefs e Schulter, 1993). Contudo, com o acúmulo de dados sobre predadores naturais de serpentes que ocorrem tanto no Brasil Central quanto no Sudoeste da Amazônia, não foi encontrada diferença significativa na riqueza entre os dois biomas, sendo que o Cerrado apresentou um número maior de espécies que podem ser potenciais predadores de serpentes.

A segunda predição envolve a influência de iluminação do bioma sobre a coloração das espécies. Deste modo, na Floresta Amazônica, que é reconhecidamente um ambiente de muito pouca iluminação (Chazdon, 1986), há uma menor importância da cor vermelha aposemática como sinal sinalizador do processo mimético, sendo as espécies selecionadas principalmente pelos padrões (uma vez que todas as réplicas com padrão coral tiveram igual vantagem em relação ao controle). Isto explica o polimorfismo de serpentes tanto corais-verdadeiras quanto mímicos nas florestas tropicais e a ocorrência de um grande número de espécies corais com predomínio da coloração negra em relação à vermelha. Como exemplos, as espécies do gênero *Leptomicrurus* possuem coloração dorsal inteiramente negra, as espécies *Micrurus albicinctus*, *M. annellatus*, *M. ephippifer*, *M. margaritiferus*, *M. psyches*, *M. stewarti*, *M. mipartitus* e *M. multifasciatus hertwigi* possuem coloração com anéis principais pretos e anéis secundários brancos ou vermelhos, e as espécies *Micrurus hemprichii*, *M. lemniscatus lemniscatus* e *M. putumayensis* possuem os três anéis negros muito mais largos que os anéis vermelhos. No bioma Cerrado, a cor aposemática seria o principal sinal envolvido no processo mimético, sendo os padrões também importantes, porém de forma secundária (uma vez que todas as réplicas com padrão coral tiveram vantagem em relação ao controle, porém as réplicas que apresentaram padrões mais parecidos ao da coral-verdadeira foram mais beneficiadas). Deste modo, a pressão sobre o modelo é muito menor, evitando a evolução do polimorfismo. Já o

polimorfismo dos mímicos pode ser explicado por razões já explicitadas no texto como o grau de toxicidade do modelo, a evolução do aprendizado do predador e a possibilidade de presas alternativas.

Esta hipótese também foi testada em uma menor escala dentro do Cerrado, já que este bioma apresenta um mosaico de fitofisionomias que varia na distribuição e predominância das espécies arbusto-arbustivas e a formação de dossel. São encontrados no Cerrado tanto ambientes campestres e savânicos, onde há pouco ou nenhum extrato arbustivo, e com isso grande disponibilidade de luz, e ambientes florestais, quanto as matas de galeria, que possuem predominância de árvores altas e dossel fechado, e apresentam drástica redução na intensidade de luz abaixo do dossel (Ribeiro e Walter, 1998; Felfili *et al.*, 2001). Ainda, o Cerrado sofre forte influência sazonal climática apresentando dois períodos, seco e chuvoso, bem definidos. Durante o período seco, a estrutura da vegetação nas fitofisionomias do Cerrado se modifica, com a perda da cobertura foliar, mesmo em áreas florestais, e abertura do dossel conferindo mais iluminação (Ribeiro e Walter, 1998). Além disso, a menor frequência de cobertura de nuvens durante a estação seca resulta no aumento da radiação solar direta sobre a vegetação (Chazdon e Fletcher, 1984). Logo, as serpentes corais presentes nas matas de galeria sofreriam maior pressão de predação, devido à menor importância da cor, bem como a taxa de predação nas serpentes durante a estação chuvosa, onde há regeneração foliar e menor intensidade de luz, seria maior. Os resultados encontrados confirmam perfeitamente estas duas previsões. A frequência de ataques nas réplicas dispostas na mata de galeria foi maior que nas áreas savânicas e campestres, mesmo se forem consideradas apenas as que possuem padrão de coloração coral. Em relação às diferenças sazonais, a frequência de ataques foi maior na estação chuvosa tanto no bioma como um todo quanto nas fisionomias abertas, não sendo significativamente diferente apenas na mata de galeria. No Chaco argentino o número de ataques nas réplicas também foi maior na estação chuvosa para todos os padrões, com exceção do padrão tricolor em mônade (Buasso *et al.*, 2006). Os autores indicam a possibilidade de em épocas de pouca disponibilidade de alimento, os predadores podem passar por riscos e atacar mesmo serpentes corais. No bioma Cerrado, apenas o padrão 'TT' tricolor em tríades, que é o padrão apresentado pelos elapídeos venenosos, foi mais atacado na estação seca, o que concordaria com a conclusão do trabalho realizado na Argentina. Porém, como esta diferença foi mínima (apenas um ataque), e a frequência de ataque aos outros padrões foi extremamente superior durante a estação chuvosa, esta não parece ser uma idéia principal, apesar de não ser de todo descartada. Com os resultados deste trabalho, a menor atividade de predadores e

presas no período seco, já que a taxa de predação nos controles também foi menor, adicionado a maior intensidade luminosa nesta estação, deve selecionar a uma menor frequência de predação.

A hipótese da importância das cores para a evolução do mimetismo das serpentes corais no Cerrado poderia ser descartada em virtude do período de atividade noturno de muitas destas espécies (Grobman, 1978). Porém, como já foi argumentado por Greene e McDiarmid (1981), muitos indivíduos de serpentes corais-verdadeiras são freqüentemente encontrados ativos durante o dia, bem como os predadores orientados visualmente possuem vários comportamentos de procura de alimento, e podem facilmente encontrar serpentes não ativas.

Os estudos anteriores que utilizaram réplicas de serpentes corais para acessar freqüências de predação em diferentes padrões argumentam que os fenótipos destas serpentes seriam apenas aposemáticos descartando a o efeito críptico ou camuflado (Brodie, 1993; Buasso *et al.*, 2006). Recentes estudos têm evidenciado uma série de alternativas ao aposematismo, não só a camuflagem, mas também a coloração disruptiva, os padrões ofuscantes ('dazzle') e os efeitos dependentes da distância visual (Stevens, 2007). Estes estudos têm demonstrado que dependendo da intensidade luminosa e da heterogeneidade do plano de fundo, as aves falham em procurar contornos, e passam a detectar bordas principalmente em situações de grandes contrastes, envolvendo então a cor aposemática ao padrão disruptivo (Cuthill *et al.*, 2005; Stevens e Cuthill, 2006). A alta freqüência de predação nas réplicas de serpentes corais imóveis em locais pouco iluminados não acessa esta possibilidade disruptiva como forma de evitar a predação. Porém, além do aposematismo, outros efeitos podem ser atribuídos às serpentes corais em movimento, como o padrão ofuscante ('dazzle markings') que é atribuído a outras serpentes como forma de dificultar o predador na determinação de como e para onde a serpente está se movendo (Jackson *et al.*, 1976; Pough, 1976; Shine e Madsen, 1994; Lindell e Forsman, 1996). Além disso, a baixa predação das serpentes no campo limpo pode ser relacionada a um complexo de mecanismos agindo ao mesmo tempo. O campo limpo é a fisionomia que apresenta a maior incidência de luz e por isso a seleção pelas cores seria extremamente válida, mas também apresenta uma pequena quantidade de poleiros para predadores, o que pode diminuir a presença destes nestas áreas, bem como apresenta uma espessa cobertura do estrato herbáceo que pode dificultar na localização e captura de presas esquivas como as serpentes. Deste modo, o aposematismo dos padrões de coloração em conjunto com uma menor acessibilidade natural das serpentes aos predadores pode causar a pequena freqüência de ataques.

Conclusão

Apesar dos estudos sobre as relações miméticas entre vertebrados figurarem em menor escala para o desenvolvimento científico e filosófico do processo do mimetismo, em relação aos estudos com invertebrados, o complexo mimético de serpentes corais se esboça como um dos mais importantes e interessantes exemplos deste processo atuando em termos macroevolutivos. As semelhanças de formas, convergências geográficas e mesmo relações alopátricas já têm sido descritas e pesquisadas a mais de um século (Brodie e Brodie, 2004; Greene e McDiarmid, 2004; Capítulo 1) e têm demonstrado a grande vantagem adaptativa das serpentes que possuem o característico padrão de coloração coral em relação a outras serpentes inofensivas que são presas em potencial. Este trabalho vem ampliar o conhecimento deste complexo mimético nos biomas sul-americanos que apresentam maiores biodiversidade e intensas relações ecológicas entre espécies. A compreensão das relações miméticas no bioma Cerrado, onde a riqueza e diversidade de padrões de mímicos excedem em muito a riqueza e diversidade dos elapídeos venenosos, vem elucidar tanto a força e intensidade deste processo evolutivo em áreas neotropicais de vegetação aberta, bem como aumenta o conhecimento do processo que leva à seleção e manutenção dos mímicos imperfeitos em ambientes naturais.

Referências Bibliográficas

- Apesteguía, S. & Zaher, H. (2006) A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature*, **440** 1037-1040.
- Bates, H. W. (1862) Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley, Lepidoptera: Heliconiidae. *Transactions of the Linnean Society of London*, **23** 495-566.
- Bernarde, P. S. & Abe, A. S. (2006) A Snake Community at Espigão do Oeste, Rondônia, Southwestern Amazon, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, **1 (2)**: 102-113.
- Brandão, R. A. & Motta, P. C. (2005) Circumstantial evidences for mimicry of scorpions by the neotropical gecko *Coleodactylus brachystoma* (Squamata, Gekkonidae) in the Cerrados of central Brazil *Phyllomedusa*, **4 (2)**: 139-145.
- Brattstrom, B. H. (1955) The coral snake "mimic" problem and protective coloration. *Evolution*, **9** 217-219.
- Braz, V. S. (2007) Relatório de Dados Secundários para elaboração do EIA/RIMA da BR-317 (Rio Branco-AC a Boca do Acre-AM). Grupo Temático Aves, Empresa Horizonte Ambiental/DNIT, Brasília-DF. 46 p.

- Brodie, E. D., III (1993) Differential Avoidance of Coral Snake Banded Patterns by Free-Ranging Avian Predators in Costa Rica. *Evolution*, **47** (1): 227 - 235.
- Brodie, E. D., III & Agrawal, A. F. (2001) Maternal effects and the evolution of aposematic signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98** (14): 7884–7887.
- Brodie, E. D., III & Brodie, E. D., Jr. (2004) Venomous Snake Mimicry. *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere* (eds J. A. Campbell & W. W. Lamar), pp. 617-633. Cornell University Press New York.
- Brodie, E. D., III & Janzen, F. J. (1995) Experimental Studies of Coral Snake Mimicry: Generalized Avoidance of Ringed Snake Patterns by Free-Ranging Avian Predators. *Functional Ecology*, **9** (2): 186-190.
- Brodie, E. D., III & Moore, A. J. (1995) Experimental Studies of Coral Snake Mimicry: Do Snakes Mimic Millipedes? *Animal Behavior*, **49** 534 - 536.
- Brower, J. V. Z. (1958a) Experimental Studies of Mimicry in Some North American Butterflies: Part I. The Monarch, *Danaus plexippus*, and Viceroy, *Limenitis archippus archippus*. *Evolution*, **12** (1): 32-47.
- Brower, J. v. Z. (1958b) Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part III. *Danaus gilippus berenice* and *Limenitis archippus floridensis*. *Evolution*, **12** (3): 273-285.
- Brugger, K. E. (1989) Red-tailed hawk dies with coral snake in talons. *Copeia*, (2): 508-510.
- Buasso, C. M., Leynaud, G. C. & 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** (3): 183-188.
- Campbell, J. A. & Lamar, W. W. (2004) *Venomous reptiles of the Western hemisphere*, Comstock Publishing Associates. p.
- Castilla, A. M. & Labra, A. (1998) Predation and spatial distribution of the lizard *Podarcis hispanica atrata*: an experimental approach. *Acta Oecologica*, **19** (2): 107-114.
- Chazdon, R. L. (1986) Light Variation and Carbon Gain in Rain Forest Understorey Palms. *The Journal of Ecology*, **74** (4): 995-1012.
- Chazdon, R. L. & Fetcher, N. (1984) Photosynthetic Light Environments in a Lowland Tropical Rain Forest in Costa Rica. *The Journal of Ecology*, **72** (2): 553-564.
- Chen, J., Saunders, S. C., Crow, T. R., Naiman, R. J., Brososke, K. D., Mroz, G. D., Brookshire, B. L. & Franklin, J. F. (1999) Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology. *BioScience*, **49** (4): 288-297.

- Cope, E. D. (1860) Catalogue of the Colubridae in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, with notes and descriptions of new species. Part 2. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **12** 241-266.
- Cuthill, I. C. & Bennett, A. T. D. (1993) Mimicry and the eye of the beholder. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **253** 203–204.
- del Hoyo, J., Elliot, A. & D., C. (2004) *Handbook of the Birds of the World. Volume 9: Cotingas to Pipits and Wagtails*, Lynx Edicions, Barcelona. p. 863.
- del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. (1992) *Handbook of the Birds of the World. Volume 1: Ostrich to Ducks*, Lynx Edicions, Barcelona. p. 696.
- del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. (1994) *Handbook of the Birds of the World. Volume 2: New World Vultures to Guineafowl*, Lynx Edicions, Barcelona. p. 638.
- del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. (1996) *Handbook of the Birds of the World. Volume 3: Hoatzin to Auks*, Lynx Edicions, Barcelona. p. 821.
- del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. (1997) *Handbook of the Birds of the World. Volume 4: Sandgrouse to Cuckoos*, Lynx Edicions, Barcelona. p. 679.
- del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. (1999) *Handbook of the Birds of the World. Volume 5: Barn-Owls to Hummingbirds*, Lynx Edicions, Barcelona. p. 759.
- del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. (2001) *Handbook of the Birds of the World. Volume 6: Mousebirds to Hornbills*, Lynx Edicions, Barcelona. p. 589.
- del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. (2002) *Handbook of the Birds of the World. Volume 7: Jacamars to Woodpeckers*, Lynx Edicions, Barcelona. p. 613.
- Dittrich, W., Gilbert, F., Green, P., Mcgregor, P. & Grewcock, D. (1993) Imperfect Mimicry: A Pigeon's Perspective *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **251 (1332)**: 195-200.
- DuVal, E. H., Greene, H. W. & Manno, K. L. (2006) Laughing Falcon (*Herpetotheres cachinnans*) predation on coral snakes (*Micrurus nigrocinctus*). *Biotropica*, **38 (4)**: 566-568.
- Edmunds, M. (2000) Why are there good mimics and poor mimics? *Biological Journal of the Linnean Society*, **70** 459-466.
- Endler, J. A. (1986) Defence against predators. *Predator-prey relationships* (eds M. E. Feder & G. V. Lauder). University of Chicago Press, Chicago.
- Endler, J. A. (1988) Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences*, **319** 505-523.

- Endler, J. A. (1990) On the measurement and classification of color in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*, **41** 315-352.
- Felfili, J. M., Franco, A. C., Fagg, C. W. & Sousa-Silva, J. C. (2001) Desenvolvimento inicial de espécies de Mata de Galeria. *Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria* (eds J. F. Ribeiro, C. E. L. Fonseca & J. C. Sousa-Silva), pp. 779-811. Embrapa Cerrados, Planaltina.
- Felfili, J. M., Rezende, A. V. & Júnior, M. C. S. (2007) Biogeografia do Bioma Cerrado: Vegetação e Solos da Chapada dos Veadeiros, Editora Universidade de Brasília ; Finatec, Brasília. 256 p.
- Ferrarezzi, H. (1993) Sistemática Filogenética de *Elapomorphus*, *Phalotris* e *Apostolepis* (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). Zoologia. Universidade de São Paulo. São Paulo
- Gadow, H. (1911) Isotely and coral snakes. *Zoologisch Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie, und Geographie der Tiere*, **31** 1-24.
- Gerhardt, R. P., Harris, P. M. & Marroquin, M. A. V. (1993) Food Habits of Nesting Great Black Hawks in Tikal National Park, Guatemala. *Biotropica*, **25** (3): 349-352.
- Gittleman, J. L. & Harvey, P. H. (1980) Why are distasteful prey not cryptic? *Nature*, **256** 897-899.
- Granzinolli, M. A. M. & Motta-Junior, J. C. (2003) *Tantilla melanocephala*. Predation. *Herpetological Review*, **34** (2): 156-157.
- Greene, H. W. (1997) *Snakes: the evolution of mystery in nature*, University of California Press, California. 351 p.
- Greene, H. W. & McDiarmid, R. W. (1981) Coral snake mimicry: does it occur? *Science*, **213** (4513): 1207 - 1212.
- Greene, H. W. & McDiarmid, R. W. (2004) Wallace and Savage: Heroes, Theories, and Venomous Snake Mimicry. *Ecology and Evolution in the Tropics: A Herpetological Perspective* (eds M. A. Donnelly, B. I. Crother, C. Guyer, M. H. Wake & Mary E. White), pp. 190-208. The University of Chicago Press, Chicago.
- Grobman, A. (1978) An alternative solution to the coral snake mimic problem (Reptilia, Serpentes, Elapidae). *Journal of Herpetology*, **12** (1): 1-11.
- Gutberlet, R. L. & Harvey, M. B. (2004) The Evolution of New World Venomous Snakes. *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere* (eds J. A. Campbell & W. W. Lamar), pp. 634-682. Cornell University Press New York.
- Guthrie, J. E. (1932) Snakes versus birds; Birds versus snakes. *The Wilson Bulletin*, **44** (2): 113.

- Harper, G. R., Jr. & Pfennig, D. W. (2008) 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*, **274** 1955-1961.
- Heckel, J.-O., Sisson, D. C. & Qulst, C. F. (1994) Apparent Fatal Snakebite in Three Hawks. *Journal of Wildlife Diseases*, **30** (4): 616-619.
- Hinman, K. E., Throop, H. L., Adams, K. L., Dake, A. J., McLauchlan, K. K. & McKone, M. J. (1997) Predation by free-ranging birds on partial coral snake mimics: the importance of ring width and color. *Evolution*, **51** (3): 1011-1014.
- Howell, T. L. (1957) Birds of a second-growth rain forest area of Nicaragua. *The Condor*, **59** (2): 73-111.
- IBAMA/ Instituto do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (2007) Unidades de conservação. Disponível em :<<http://www.ibama.gov.br>>. Acesso em junho de 2008.
- Jackson, D. R. & Franz, R. (1981) Ecology of the Eastern Coral Snake (*Micrurus fulvius*) in northern peninsular Florida. *Herpetologica*, **37** (4): 213-228.
- Jackson, J. F., III, W. I. & Campbell, H. W. (1976) The Dorsal Pigmentation Pattern of Snakes as an Antipredator Strategy: A Multivariate Approach. *The American Naturalist*, **110** (976): 1029-1053.
- Janzen, D. H. (1980) Two potential coral snake mimics in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, **12** (1): 77-78.
- Jarvis, J. R., Taylor, N. R., Prescott, N. B., Meeks, I. & Wathes, C. M. (2002) Measuring and modelling the photopic flicker sensitivity of the chicken (*Gallus g. domesticus*). *Vision Research*, **42** (1): 99-106.
- Joron, M. & Mallet, J. L. B. (1998) Diversity in mimicry: paradox or paradigm? *Trends in Ecology & Evolution*, **13** (11): 461-466.
- Kelber, A., Vorobyev, M. & Osorio, D. (2003) Animal colour vision - behavioural tests and physiological concepts. *Biological Reviews*, **78** 81-118.
- Keyser, A. J., Hill, G. E. & Soehren, E. C. (1998) Effects of Forest Fragment Size, Nest Density, and Proximity to Edge on the Risk of Predation to Ground-Nesting Passerine Birds. *Conservation Biology*, **12** (5): 986-994.
- Knight, R. L. & Erickson, A. W. (1976) High incidence of snakes in the diet of nesting red-tailed hawks. *Raptor Research*, **10** (4): 108-111.
- Kuchta, S. R. (2005) Experimental Support for Aposematic Coloration in the Salamander *Ensatina eschscholtzii xanthoptica*: Implications for Mimicry of Pacific Newts. *Copeia*, (2): 265-271.

- Lema, T. (2001) Fossorial snake genus *Apostolepis* from South America (Serpentes: Colubridae: Elapomorphinae). *Cuadernos de Herpetologia*, **15** (1): 29-43.
- Lima, S. L. (1998) Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience*, **48** (1): 25-34.
- Lindell, L. E. & Forsman, A. (1996) Sexual dichromatism in snakes: support for the flicker-fusion hypothesis. *Canadian Journal of Zoology*, **74** 2254-2256.
- Lindström, L., Alatalo, R. V. & Mappes, J. (1997) Imperfect Batesian mimicry—the effects of the frequency and the distastefulness of the model. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **264** (1379): 149–153.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Mappes, J., Riipi, M. & Vertainen, L. (1999) Can aposematic signals evolve by gradual chance? *Nature*, **397** (249-251).
- Lynn, S. K. (2005) Learning to avoid aposematic prey. *Animal Behaviour*, **70** (5): 1221-1226.
- Madsen, T. (1987) Are juvenile grass snakes, *Natrix natrix*, aposematically coloured? *Oikos*, **48** 265-267.
- Mallet, J. & 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.
- Mappes, J. & Alatalo, R. V. (1997) Batesian mimicry and signal accuracy. *Evolution*, **51** (6): 2050-2053.
- Mappes, J., Marples, N. & Endler, J. A. (2005) The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology and Evolution*, **20** 598-603.
- Martins, M. (1996) Defensive tactics in lizards and snakes: the potential contribution of the neotropical fauna. *Anais do XIV encontro anual de etologia* (ed K. Del Claro), pp. 185-199. Sociedade Brasileira de Etologia, Universidade Federal de Uberlândia.
- Martins, M. & Oliveira, M. E. (1998) Natural history of snakes in forests of the Manaus region, Central Amazonia, Brazil. *Herpetological Natural History*, **6** (2): 78 - 150.
- Mitrovich, M. J. & Cotroneo, R. A. (2006) Use of plasticine replica snakes to elicit antipredator behaviour in the California ground squirrel (*Spermophilus beecheyi*). *The Southwestern Naturalist*, **51** (2): 263-267.
- Montgomery, R. A. & Chazdon, R. L. (2001) Forest Structure, Canopy Architecture, and Light Transmittance in Tropical Wet Forests. *Ecology*, **82** (10): 2707-2718.
- Moojen, J., Carvalho, J. C. & Lopes, H. S. (1941) Observações sobre o conteúdo gástrico das aves brasileiras. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **36** (3): 405-444.

- Neto, P. B. & Cardoso, E. S. (2006) Monumentos Naturais. *APA de Cafuringa: A última Fornteira Natural do DF* (eds P. B. Neto, V. V. Mecnas & E. S. Cardoso), pp. 75-122. Semarh, Brasília.
- Niskanen, M. & Mappes, J. (2005) Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei* gaditana against avian predators. *Journal of Animal Ecology*, **74** (6): 1091-1101.
- O'Donald, P. & Pilecki, C. (1970) Polymorphic Mimicry and Natural Selection *Evolution*, **24** 395-401.
- Oren, D. (2001) Biogeografia e conservação de aves na região amazônica. *Biodiversidade na Amazônia Brasileira: Avaliação e ações prioritárias para conservação, uso sustentável e repartição de benefícios* (ed I. S. A. E. Liberdade), pp. 97-109. ISA & Estação Liberdade, São Paulo.
- Osorio, D., Jones, C. D. & Vorobyev, M. (1999) Accurate memory for colour but not pattern contrast in chicks. *Current Biology*, **9** (4): 199-202.
- Osorio, D. & Vorobyev, M. (2005) Photoreceptor spectral sensitivities in terrestrial animals: adaptations for luminance and colour vision. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **272** (1574): 1745-1752.
- Pasteur, G. (1982) 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., Jr, G. 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 mimics is strongest when they are common. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **61** 505-511.
- Pilecki, C. & O'Donald, P. (1971) The effects of predation on artificial mimetic polymorphisms with perfect and imperfect mimics at varying frequencies. *Evolution*, **25** 365-370.
- Pinto, M. N. (1994) Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas, Brasília, Brasil. 657 p.
- Pinto, R. N. L., Jorge da Silva, J., Nelson & Aird, S. D. (1991) Human envenomation by the South American opisthoglyph *Clelia clelia plumbea* (Wied). *Toxicon*, **29** (12): 1512-1516.
- Pough, F. H. (1976) Multiple Cryptic Effects of Crossbanded and Ringed Patterns of Snakes. *Copeia*, (4): 834-836.
- Pough, F. H. (1988) Mimicry of Vertebrates: Are the Rules Different? *The American Naturalist*, **Vol. 131, Supplement: Mimicry and the Evolutionary Process** S67-S102.

- Poulton, E. B. (1890) *The colours of animals: their meaning and use, especially considered in the case of insects*, Kegan Paul, Trench, Trubner and Co. Ltd, London. xiii+337 p.
- Pueta, M. (2002) *Micrurus frontalis pyrrhocryptus* (coral snake) predation. *Herpetological Review*, **33 (2)**: 215.
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. (1998) Fitofisionomias do Bioma Cerrado. *Cerrado: Ambiente e Flora* (eds S. M. Sano & S. P. Almeida), pp. 89-166. EMPRAPA-CPAC, Planaltina.
- Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, University of Chicago Press, Chicago. 416 p.
- Roos, S. (2002) Functional response, seasonal decline and landscape differences in nest predation risk. *Oecologia*, **133 (4)**: 608-615.
- Roper, T. J. & Cook, S. E. (1989) Responses of chicks to brightly colored insect prey. *Behaviour*, **110** 276-293.
- Roze, J. A. (1996) *Coral Snakes of the Americas: Biology, Identification, and Venoms*, Krieger Publishing Company, Malabar, Florida. 340 p.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N. & Speed, M. P. (2004) *Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry*, Oxford University Press, USA Oxford. 260 p.
- Sanders, K. L., Malhotra, A. & Thorpe, R. S. (2006) Evidence for a Müllerian mimic radiation in Asian pitvipers. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **273** 1135-1141.
- 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.
- Sawaya, R. J. (2003) *História natural e ecologia das serpentes de Cerrado da Região de Itirapina*. Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas. Campinas
- Sawaya, R. J., Ariedi-Junior, V. R., Monteiro, C. & Spina, F. (2003) *Oxyrhopus rhombifer* (False Coral Snake). Predation. *Herpetological Review*, **34 (2)**: 152-153.
- Sazima, I. & Abe, A. S. (1991) Habits of five brazilian snakes with coral-snake pattern, including a summary of defensive tactics. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **26 (3)**: 159-164.
- Shepard, D. B. (2007) Habitat but not body shape affect predator attack frequency on lizard models in the brazilian cerrado. *Herpetologica*, **63 (2)**: 193–202.
- Sherbrooke, W. C. & Westphal, M. F. (2006) Responses of greater roadrunners during attacks on sympatric venomous and nonvenomous snakes. *The Southwestern Naturalist*, **51 (1)**: 41-47.

- Shideler, R. T. (1973) The importance of mimic pattern and position in an artificial mimicry situation. *Behaviour*, **47** 268-280.
- Shine, R. (1995) *Australian Snakes: A Natural History*, Cornell University Press, Ithaca, New York. 223 p.
- Shine, R. & Madsen, T. (1994) Sexual dichromatism in snakes of the genus *Vipera*: a review and a new evolutionary hypothesis. *Journal of Herpetology*, **28** 114-117.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia Brasileira*, Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro. 193 p.
- Sillén-Tullberg, B. (1985) Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug *Oecologia*, **67** 411-415.
- Silva, J. M. C. (1995) Birds of the Cerrado region, South America. *Steenstrupia*, **21** 69 - 92.
- Silva, J. M. C. & Santos, M. P. D. (2005) A importância relativa dos processos biogeográficos na formação da avifauna do Cerrado e de outros biomas brasileiros. *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação* (eds A. Scariot, J. C. S. Filho & J. M. Felfili), pp. 224-233. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Silva, S. R., Silva, A. P., Munhoz, C. B., Silva, M. C., jr. & Medeiros, M. B. (2001) Guia de Plantas do Cerrado Utilizadas na Chapada dos Veadeiros, WWF-Brasil, Brasília. 132 p.
- Slowinski, J. B. (1995) A phylogenetic analysis of the new world coral snakes (elapidae: *Leptomicrurus*, *Micruroides*, and *Micrurus*) based on allozymic and morphological characters. *Journal of Herpetology*, **29** (3): 325 - 338.
- Slowinski, J. B. & Keogh, J. S. (2000) Phylogenetic Relationships of Elapid Snakes based on Cytochrome *b* mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **15** (1): 157-164.
- 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** (3-4): 309-320.
- Smith, S. M. (1977) Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation 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. & Mostrom, A. M. (1985) "Coral Snake" Rings: Are they Helpful in Foraging? *Copeia*, (2): 384-387.

- Spaethe, J., Tautz, J. & Chittka, L. (2001) Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98** (7): 3898-3903.
- Speed, M. P. (2001) Can receiver psychology explain the evolution of aposematism? *Animal Behaviour*, **61** (1): 205-216.
- Stevens, M. (2007) Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **274** (1617): 1457-1464.
- Stoddard, H. L. (1978) Birds of Grady county, Georgia. *Bulletin of Tall Timber Research Station*, **21** 1-175.
- Straube, F. C. & Di Giacomo, A. (2007) Avifauna Das Regiões Subtropical e Temperada do Neotrópico. *Ciência e Ambiente*, **35** 137-166.
- Thorstrom, R. (2000) The food habits of sympatric forest-falcons during the breeding season in Northeastern Guatemala. *Journal of Raptor Research*, **34** (3): 196-202.
- Tozetti, A. M., Martins, M., Motta-Junior, J. C. & Sawaya, R. J. (2004) *Oxyrhopus guibei* (False coral snake). Predation. *Herpetological Review*, **35** (2): 179.
- Vane-Wright, R. I. (1980) On the definition of mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society*, **13** 1-6.
- Vidal, N. & David, P. (2004) New insights into the early history of snakes inferred from two nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **31** (2): 783-787.
- Vidal, N. & Hedges, S. B. (2002) Higher-level relationships of snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *Comptes Rendus Academie de Sciences. Serie 3: Sciences de la Vie*, **325** 977-985.
- Vitt, L. J., Colli, G. R., Caldwell, J. P., Mesquita, D. O., Garda, A. A. & França, F. G. R. (2007) Detecting Variation in Microhabitat Use in Low-Diversity Lizard Assemblages across Small-Scale Habitat Gradients. *Journal of Herpetology*, **41** (4): 654–663
- Wallace, A. R. (1867) Mimicry and other protective resemblances among animals. *Westminster and Foreign Quarterly Review*, **32** 1-43.
- Wickler, W. (1968) *Mimicry in Plants and Animals*, McGraw-Hill, New York. 256 p.
- Wüster, W., Allum, C. S. E., Bjargardóttir, I. B., Bailey, K. L., Dawson, K. J., Guenioui, J., Lewis, J., McGurk, J., Moore, A. G., Niskanen, M. & Pollard, C. P. (2004) Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **271** (1556): 2495 - 2499.

- Zaher, H. (1996) A new genus and species of Pseudoboinae snake, with a revision of the genus *Clelia* (Serpentes, Xenodontinae). *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, **14 (2)**: 289 - 337.
- Zar, J. H. (1999) *Biostatistical Analysis*, Prentice-Hall, Inc., New Jersey. 929 p.
- Zilio, F. (2006) *Phalotris trilineatus*. Predation. *Herpetological Review*, **37 (2)**: 234-235.

Tabela 1. Lista dos predadores de serpentes orientados visualmente que podem ocorrer no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros - GO e no município de Boca do Acre – AM. O uso do ambiente pelas aves do bioma Cerrado segundo Silva (1995): 1 - ocorrem apenas em ambientes abertos, campestres e savânicos, 2 – ocorrem tanto em áreas abertas quanto em ambientes florestais, 3 –exclusivas de áreas florestais. X – presente na Amazônia.

Nome do Taxon	Nome Popular	Cerrado	Amazônia
AVES			
Struthioniformes Latham, 1790			
Rheidae Bonaparte, 1849			
<i>Rhea americana</i> (Linnaeus, 1758)	ema	1	
Ciconiiformes Bonaparte, 1854			
Ardeidae Leach, 1820			
<i>Tigrisoma lineatum</i> (Boddaert, 1783)	socó-boi	1	x
<i>Nycticorax nycticorax</i> (Linnaeus, 1758)	savacu	1	x
<i>Bubulcus ibis</i> (Linnaeus, 1758)	garça-vaqueira	1	x
<i>Ardea cocoi</i> Linnaeus, 1766	garça-moura	1	x
<i>Ardea alba</i> Linnaeus, 1758	garça-branca-grande	1	x
<i>Syrigma sibilatrix</i> (Temminck, 1824)	maria-faceira	1	x
<i>Pilherodius pileatus</i> (Boddaert, 1783)	garça-real	1	x
<i>Egretta thula</i> (Molina, 1782)	garça-branca-pequena	1	x
Threskiornithidae Poche, 1904			
<i>Theristicus caudatus</i> (Boddaert, 1783)	curicaca	1	
Ciconiidae Sundevall, 1836			
<i>Jabiru mycteria</i> (Lichtenstein, 1819)	tuiuiú	1	x
<i>Mycteria americana</i> Linnaeus, 1758	cabeça-seca	1	x
Falconiformes Bonaparte, 1831			
Accipitridae Vigors, 1824			
<i>Leptodon cayanensis</i> (Latham, 1790)	gavião-de-cabeça-cinza	3	x

<i>Elanoides forficatus</i> (Linnaeus, 1758)	gavião-tesoura	1	x
<i>Harpagus bidentatus</i> (Latham, 1790)	gavião-ripina		x
<i>Elanus leucurus</i> (Vieillot, 1818)	gavião-peneira	1	
<i>Ictinia plumbea</i> (Gmelin, 1788)	sovi	2	x
<i>Accipiter bicolor</i> (Vieillot, 1817)	gavião-bombachinha-grande		x
<i>Geranospiza caerulescens</i> (Vieillot, 1817)	gavião-pernilongo	2	x
<i>Leucopternis schistaceus</i> (Sundevall, 1851)	gavião-azul		x
<i>Leucopternis kuhli</i> Bonaparte, 1850	gavião-vaqueiro	3	x
<i>Leucopternis albicollis</i> (Latham, 1790)	gavião-branco	3	x
<i>Buteogallus urubitinga</i> (Gmelin, 1788)	gavião-preto	2	x
<i>Heterospizias meridionalis</i> (Latham, 1790)	gavião-caboclo	1	x
<i>Harpophalietus coronatus</i> (Vieillot, 1817)	águia-cinzenta	2	
<i>Busarellus nigricollis</i> (Latham, 1790)	gavião-belo	1	x
<i>Rupornis magnirostris</i> (Gmelin, 1788)	gavião-carijó	1	x
<i>Buteo albicaudatus</i> Vieillot, 1816	gavião-de-rabo-branco	1	x
<i>Buteo melanoleucus</i> (Vieillot, 1819)	águia-chilena	1	
<i>Buteo nitidus</i> (Latham, 1790)	gavião-pedrês		x
<i>Buteo platypterus</i> (Vieillot, 1823)	gavião-de-asa-larga	1	x
<i>Buteo swainsoni</i> Bonaparte, 1838	gavião-papa-gafanhoto	1	
<i>Buteo brachyurus</i> Vieillot, 1816	gavião-de-cauda-curta	2	x
<i>Buteo albonotatus</i> Kaup, 1847	gavião-de-rabo-barrado	1	x
<i>Morphnus guianensis</i> (Daudin, 1800)	uiraçu-falso		x
<i>Harpia harpyja</i> (Linnaeus, 1758)	gavião-real	3	x
<i>Spizaetus tyrannus</i> (Wied, 1820)	gavião-pega-macaco	3	x
<i>Spizaetus melanoleucus</i> (Vieillot, 1816)	gavião-pato	3	x
<i>Spizaetus ornatus</i> (Daudin, 1800)	gavião-de-penacho	3	x
Falconidae Leach, 1820			
<i>Daptrius ater</i> Vieillot, 1816	gavião-de-anta		x

	<i>Caracara plancus</i> (Miller, 1777)	caracará	1	x
	<i>Milvago chimachima</i> (Vieillot, 1816)	carrapateiro	1	x
1758)	<i>Herpetotheres cachinnans</i> (Linnaeus,	acauã	2	x
	<i>Micrastur ruficollis</i> (Vieillot, 1817)	falcão-caburé	3	x
	<i>Micrastur gilvicollis</i> (Vieillot, 1817)	falcão-mateiro	3	x
	<i>Micrastur mintoni</i> Whittaker, 2002	falcão-crítico		x
	<i>Micrastur mirandollei</i> (Schlegel, 1862)	tanatau		x
	<i>Micrastur semitorquatus</i> (Vieillot, 1817)	falcão-relógio	2	x
	<i>Micrastur buckleyi</i> Swann, 1919	falcão-de-buckley		x
	<i>Falco sparverius</i> Linnaeus, 1758	quiriquiri	1	
	<i>Falco ruficularis</i> Daudin, 1800	cauré	3	
	<i>Falco deiroleucus</i> Temminck, 1825	falcão-de-peito-laranja	2	
	<i>Falco femoralis</i> Temminck, 1822	falcão-de-coleira	1	
	<i>Falco peregrinus</i> Tunstall, 1771	falcão-peregrino	1	
	<i>Falco ruficularis</i> Daudin, 1800	cauré		x
Gruiformes Bonaparte, 1854				
Rallidae Rafinesque, 1815				
	<i>Pardirallus nigricans</i> (Vieillot, 1819)	saracura-sanã	2	
Cariamidae Bonaparte, 1850				
	<i>Cariama cristata</i> (Linnaeus, 1766)	seriema	1	
Charadriidae Leach, 1820				
	<i>Vanellus chilensis</i> (Molina, 1782)	quero-quero	1	x
Cuculiformes Wagler, 1830				
Crotophaginae Swainson, 1837				
	<i>Crotophaga major</i> Gmelin, 1788	anu-coroca	2	x

	<i>Crotophaga ani</i> Linnaeus, 1758	anu-preto	1	x
Strigiformes Wagler, 1830				
Tytonidae Mathews, 1912				
	<i>Tyto alba</i> (Scopoli, 1769)	coruja-da-igreja	1	
Strigidae Leach, 1820				
	<i>Megascops choliba</i> (Vieillot, 1817)	corujinha-do-mato	2	x
	<i>Megascops watsonii</i> (Cassin, 1849)	corujinha-orelhuda	3	x
	<i>Megascops atricapilla</i> (Temminck, 1822)	corujinha-sapo	3	
	<i>Megascops usta</i> (Sclater, 1858)	corujinha-relógio		x
	<i>Lophotrix cristata</i> (Daudin, 1800)	coruja-de-crista	3	x
	<i>Pulsatrix perspicillata</i> (Latham, 1790)	murucututu	3	x
	<i>Bubo virginianus</i> (Gmelin, 1788)	jacurutu	1	
	<i>Strix virgata</i> (Cassin, 1849)	coruja-do-mato	3	x
	<i>Strix huhula</i> Daudin, 1800	coruja-preta	3	x
	<i>Athene cunicularia</i> (Molina, 1782)	coruja-buraqueira	1	x
	<i>Rhinoptynx clamator</i> (Vieillot, 1808)	coruja-orelhuda	1	
	<i>Asio stygius</i> (Wagler, 1832)	mocho-diabo	2	x
	<i>Asio flammeus</i> (Pontoppidan, 1763)	mocho-dos-banhados	1	
Coraciiformes Forbes, 1844				
Momotidae Gray, 1840				
1829)	<i>Electron platyrhynchum</i> (Leadbeater,	udu-de-bico-largo	3	x
	<i>Baryphthengus martii</i> (Spix, 1824)	juruva-ruiva	3	x
1818)	<i>Baryphthengus ruficapillus</i> (Vieillot,	juruva-verde	3	
	<i>Momotus momota</i> (Linnaeus, 1766)	udu-de-coroa-azul	3	x

Galbuliformes Fürbringer, 1888

Bucconidae Horsfield, 1821

<i>Bucco macrodactylus</i> (Spix, 1824)	rapazinho-de-boné-vermelho		x
<i>Bucco capensis</i> Linnaeus, 1766	rapazinho-de-colar		x
<i>Bucco tamatia</i> Gmelin, 1788	rapazinho-carijó	3	x
<i>Nystalus striolatus</i> (Pelzeln, 1856)	rapazinho-estriado	3	x
<i>Nystalus chacuru</i> (Vieillot, 1816)	joão-bobo	1	
<i>Nystalus maculatus</i> (Gmelin, 1788)	rapazinho-dos-velhos	2	
<i>Malacoptila rufa</i> (Spix, 1824)	barbudo-de-pescoço-ferrugem	3	x
<i>Malacoptila semicineta</i> Todd, 1925	barbudo-de-coleira		x

Passeriformes Linné, 1758

Tyrannidae Vigors, 1825

<i>Pitangus sulphuratus</i> (Linnaeus, 1766)	bem-te-vi	1	x
--	-----------	---	---

Corvidae Leach, 1820

<i>Cyanocorax cristatellus</i> (Temminck, 1823)	gralha-do-campo	1	
---	-----------------	---	--

MAMÍFEROS

Didelphidae Gray, 1821

<i>Caluromys lanatus</i> Olfers, 1818	cuíca-lanosa	3	
<i>Caluromys philander</i> (Linnaeus 1758)	cuíca-lanosa		x
<i>Didelphis albiventer</i> Lund, 1840	gambá	2	
<i>Didelphis marsupialis</i> Linnaeus, 1758	gambá		x
<i>Lutreolina crassicauda</i> (Desmarest, 1804)	cuíca	1	
<i>Metachirus nudicaudatus</i> (Geoffroy, 1803)	cuíca-marrom		x

Canidae Waldheim, 1817

	cachorro-do-mato-de-orelha-		
<i>Atelocynus microtis</i> (Sclater, 1883)	curta		x
<i>Cerdocyon thous</i> (Linnaeus, 1766)	cachorro-do-mato	1	
<i>Chrysocyon brachyurus</i> (Illiger, 1815)	lobo-guará	1	
<i>Lycalopex vetulus</i> (Lund, 1842)	raposa-do-campo	1	

Mustelidae Waldheim 1817

<i>Eira barbara</i> (Linnaeus, 1758)	lrara	3	
<i>Galactis cuja</i> (Molina, 1782)	furão	3	
<i>Galactis vittata</i> (Schreber, 1776)	furão		x

Mephitidae Bonaparte, 1845

<i>Conepatus semistriatus</i> (Boddaert, 1785)	jaritataca	1	
--	------------	---	--

Procyonidae Gray 1825

<i>Bassaricyon gabbii</i> Allen, 1876	jurupará		x
<i>Potos flavus</i> (Scheber, 1774)	jupará		x
<i>Nasua nasua</i> (Linnaeus, 1766)	quati	3	x
<i>Procyon cancrivorus</i> (Cuvier, 1780)	mão-pelada	2	x

Felidae Waldheim 1817

<i>Leopardus colocolo</i> (Molina, 1782)	gato-palheiro	1	
<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758)	jaguarica	2	x
<i>Leopardus tigrinus</i> (Schreber, 1775)	gato-do-mato	2	x
<i>Leopardus wiedii</i> (Schinz, 1821)	gato-maracajá	3	x
<i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771)	onça-parda	2	x

Tabela 2. Comparação dos números de ataques às réplicas de serpentes registrados nas diferentes fitofisionomias do Cerrado.

Padrão	CSujo	CLimpo	Cerrado	MGaleria	χ^2	<i>P</i>
TT	2	0*	3	4	2.1288	0.5461
TD	2	1	5	6	5.2907	0.1517
BIR	8	3	6	8	3.0058	0.3907
Ucd	9	3	6	11	5.4984	0.1387
Tsb	7	2	6	6	3.3720	0.3377
Crt	19	12	13	22	4.1774	0.2429

*Dado não incluso na análise.

Tabela 3. Quantidade e posição das marcas registradas nas réplicas de serpentes.

Padrão	extremidade	meio	χ^2	<i>P</i>
<u>Bioma Cerrado</u>				
TT	9	0	-	-
TD	11	3	4.8599	0.0275
BIR	19	6	7.1034	0.0077
Ucd	23	6	10.6332	0.0011
Tsb	14	7	2.3786	0.1230
Crt	31	35	0.2426	0.6224
<u>Campo Limpo Úmido</u>				
TT	0	0	-	-
TD	0	1	-	-
BIR	1	2	0.3398	0.5599
Ucd	1	2	0.3398	0.5599
Tsb	1	1	0.0	1.0
Crt	9	3	3.1395	0.0764
<u>Campo sujo</u>				
TT	4	0	-	-
TD	5	1	2.0930	0.1480
BIR	5	3	0.4027	0.5257
Ucd	8	3	2.3583	0.1246
Tsb	7	1	5.0620	0.0245
Crt	11	11	0.0	1.0
<u>Cerrado sensu stricto</u>				
TT	3	0	-	-
TD	4	1	1.9274	0.1650
BIR	5	1	2.0110	0.0880
Ucd	5	1	2.9110	0.0880
Tsb	4	2	0.6796	0.4097
Crt	7	6	0.0770	0.7814
<u>Mata de Galeria</u>				
TT	2	0	-	-
TD	1	1	0.0	1.0

BIR	7	1	5.0620	0.0245
Ucd	8	1	6.1077	0.0128
Tsb	3	4	0.1433	0.7050
Crt	10	9	0.0527	0.8185

Bioma Amazônia

TT	10	2	5.8221	0.0158
TD	14	4	5.8839	0.0153
BIR	15	7	2.9769	0.0845
Ucd	12	6	2.0388	0.1533
Tsb	9	6	0.6041	0.4370
Crt	19	21	0.1000	0.7518

Transecção Amazônia 1

TT	7	2	2.9419	0.0863
TD	10	3	3.9765	0.0461
BIR	11	5	2.3059	0.1289
Ucd	9	5	1.1589	0.2817
Tsb	8	4	1.3592	0.2437
Crt	13	14	0.0370	0.8474

Transecção Amazônia 2

TT	3	0	-	-
TD	3	2	1.0274	0.1650
BIR	3	3	0.6796	0.4097
Ucd	3	1	1.0465	0.3063
Tsb	1	2	0.3398	0.5599
Crt	7	8	0.0667	0.7962

Tabela 4. Comparação das porcentagens de ataques às réplicas de serpentes entre o bioma Cerrado e a Floresta Amazônica.

Padrão	% Cerrado	% Amazônia	χ^2	<i>P</i>
TT	2.25	7.5	2.9824	0.0842
TD	3.5	11.25	4.2838	0.0385
BIR	6.25	13.75	2.8824	0.0896
Ucd	7.25	11.87	1.1296	0.2879
Tsb	5.25	9.37	1.1794	0.2775
Crt	16.5	26.25	2.2434	0.1342

Legenda das Figuras

Figura 1. Localização das áreas de estudo na América do Sul: Boca do Acre- AM e Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros –GO, com indicação dos quatro ambientes utilizados: campo limpo úmido, campo sujo, cerrado *sensu stricto* e mata de galeria.

Figura 2. Réplicas com os padrões de coloração de serpentes corais e controle utilizadas no estudo. As serpentes que possuem os respectivos padrões são: TT – *Oxyrhopus trigeminus*; TD – *Erythrolamprus aesculapii*; Tsb – *Oxyrhopus rhombifer*; BIR – *Anilius scytale*; Ucd – *Oxyrhopus melanogenis*; Ctr – *Chironius exoletus*.

Figura 3. Marcas impressas nas réplicas de serpentes por predadores no campo. Os ataques foram realizados por aves (1-4), mamíferos carnívoros (5-7) e mamíferos roedores (8). 1 – ataque por *Rhea americana*, com penas presas a plasticina; 2 – garras de falconiformes; 3 – bicadas; 4 – Réplica levada para dentro de um buraco por *Athene cunicularia*; 5 – Réplica atacada por carnívoro; 6 e 7 – Impressões de dentes de marsupiais; 8 – Impressão de dentes de roedor.

Figura 4. Comparação da freqüência de ataque em réplicas com coloração inexistente (TTc e TLI) e réplicas com coloração cora (TT) e controle (Ctr).

Figura 5. Freqüência de ataque nas réplicas no bioma Cerrado, indicando as diferenças entre as estações.

Figura 6. Freqüência de ataque nas réplicas nas quatro fitofisionomias do bioma Cerrado, indicando as diferenças na posição do ataque.

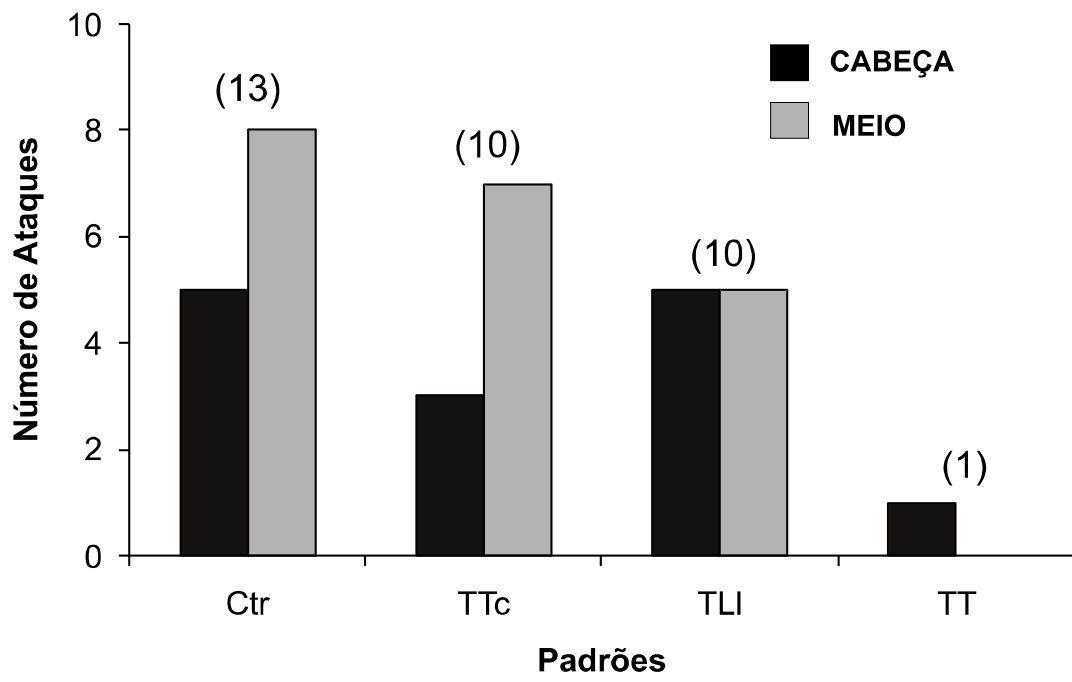
Figura 7. Freqüência de ataque nas réplicas na Amazônia. A – indica as diferenças entre as transeções; B – indica as diferenças na posição do ataque.

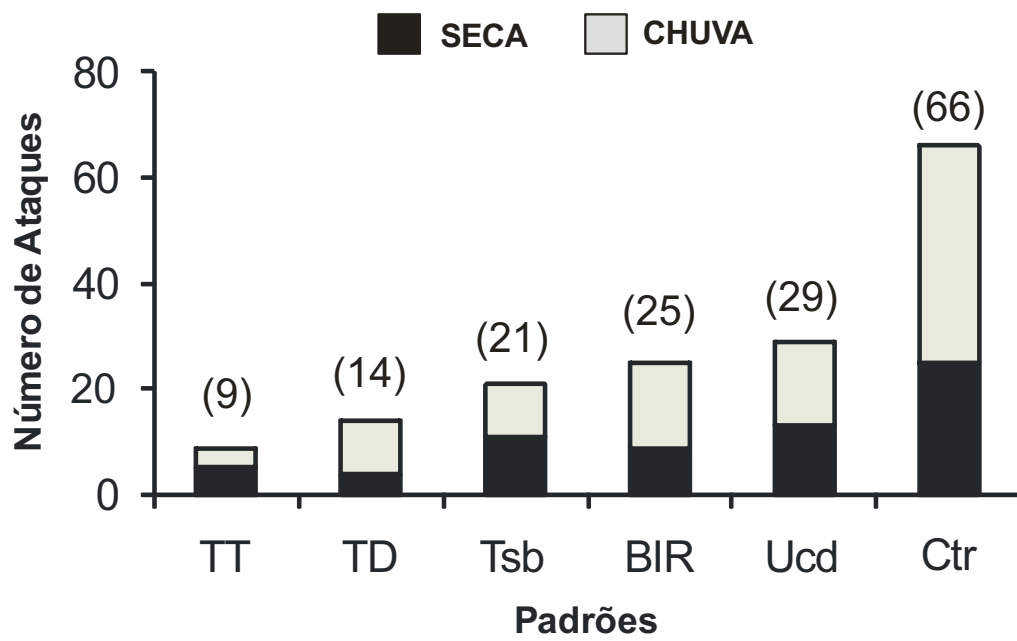


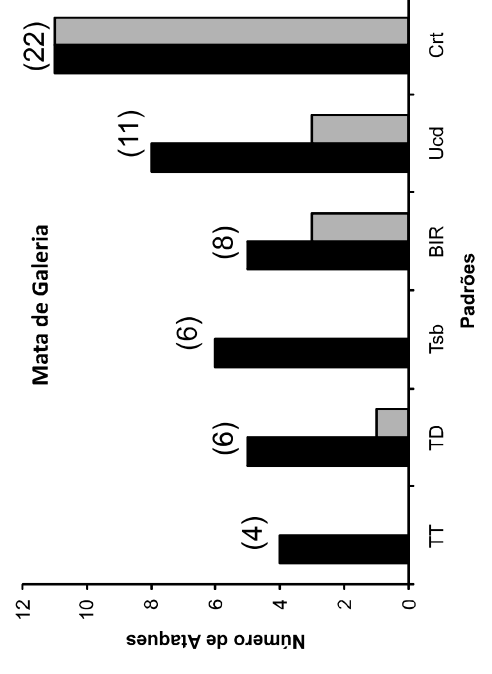
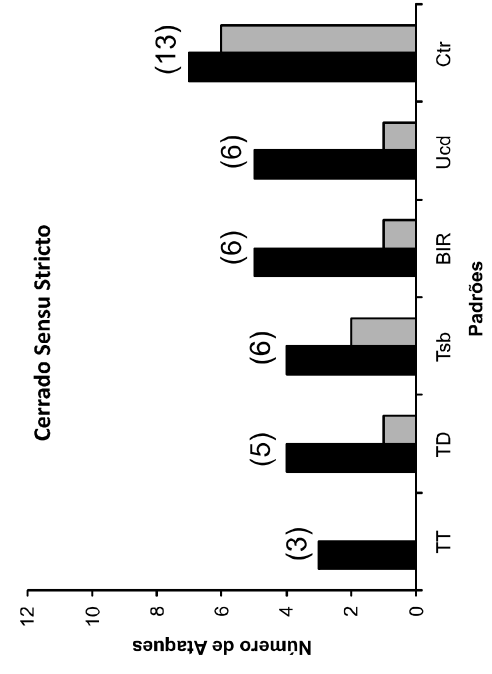
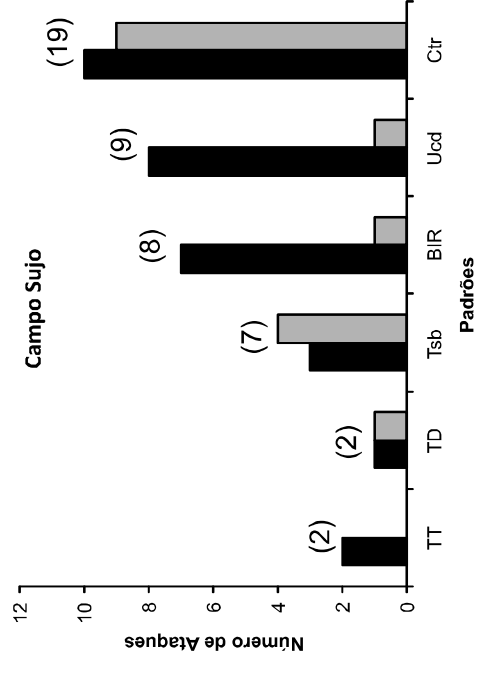
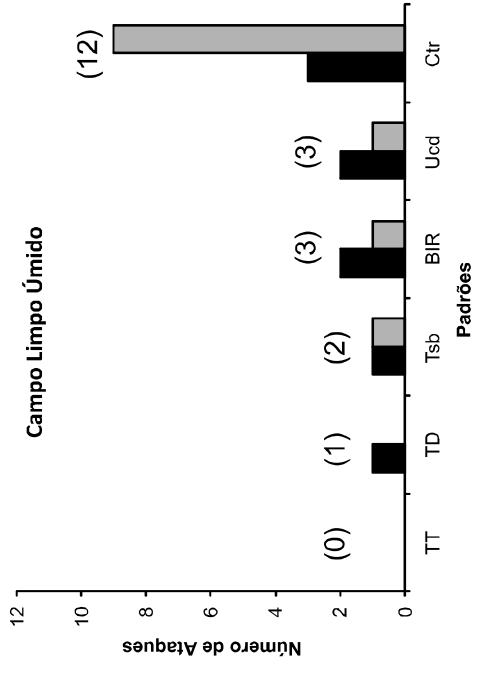


TT
TD
TSB
BIR
UCD
CTR
TLL & TTC

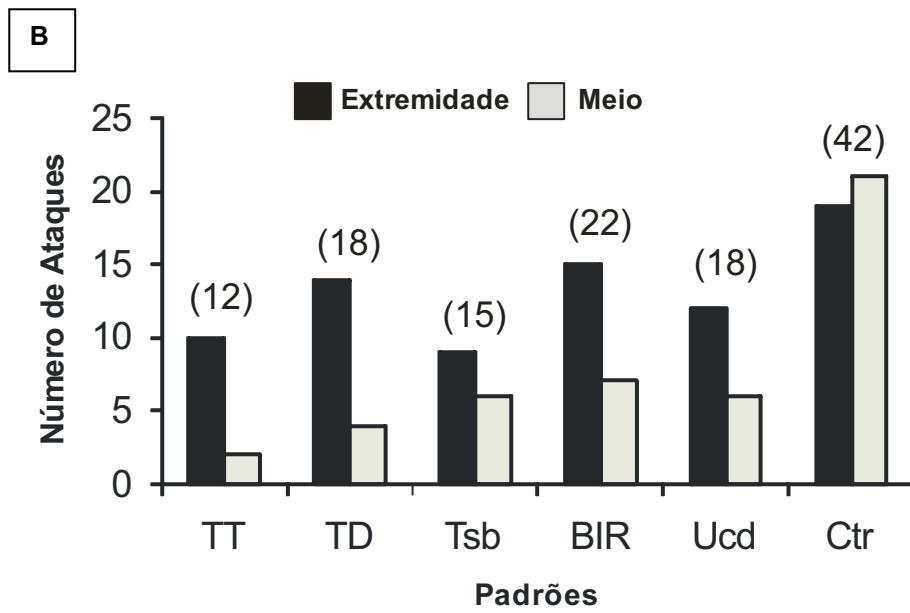
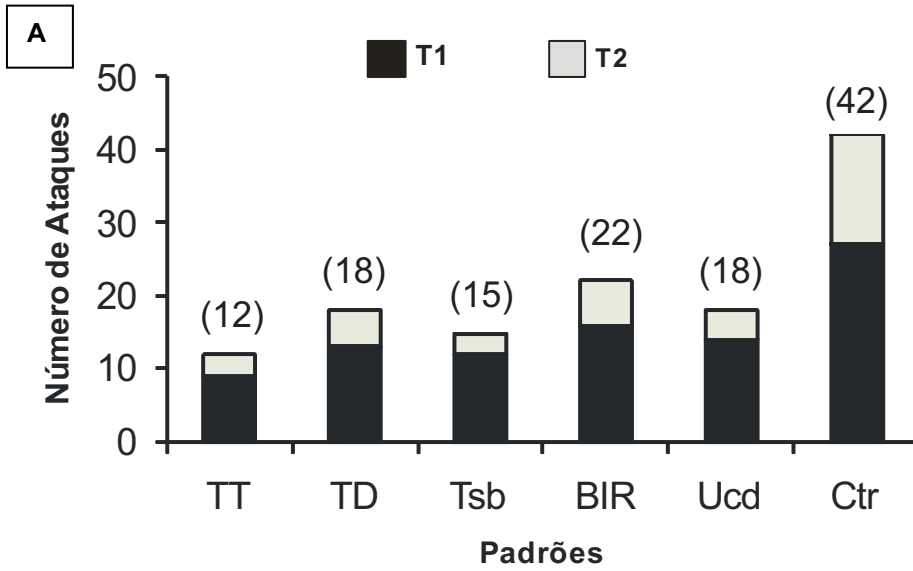








■ EXTREMIDADE
 ■ MEIO



Capítulo 4. Impacto do Fogo Sobre a Predação de Serpentes Corais no Cerrado do Brasil Central

Introdução

O fogo é um reconhecido agente natural que afeta os principais componentes do ambiente, como a vegetação, o solo, a água, a atmosfera e a fauna (Roberts, 2001; Bond e Keeley, 2005; Hardy, 2005; Burrows, 2008). O fogo pode, por exemplo, alterar a estrutura da vegetação pelo decréscimo da biomassa total sobre o solo através da redução da camada de littera (Hulbert, 1988), ou removendo a cobertura do dossel, criando ambientes mais iluminados, quentes e secos (Russell *et al.*, 2004; Webb *et al.*, 2005; Greenberg e Waldrop, 2008). Sobre as comunidades animais, o fogo pode ter efeitos diretos, como a mortalidade e lesões corporais (Erwin e Stasiak, 1979; Smith, 2000; Koproski *et al.*, 2006), a mudança de comportamento das espécies (Vogl, 1973; Smith, 2000) e a dispersão (Gasaway *et al.*, 1989; Rodrigues, 1996), ou indiretos, como alterações ambientais que levam a mudanças na alimentação e reprodução (Smith, 2000).

No Cerrado brasileiro, existem evidências de ocorrências de queimadas naturais e utilização do fogo por índios como ferramenta de manejo para caça a mais de 32.000 anos (Guidon e Delibrias, 1986; Salgado-Labouriau *et al.*, 1997, 1998). Os principais determinantes dos incêndios no Cerrado têm sido discutidos desde o século XIX (Ferri e Warming, 1972; Saint-Hilaire, 2004), sendo estes atribuídos tanto a agentes naturais como os raios (Middleton *et al.*, 1997), quanto a atividades antrópicas, principalmente relacionadas a agricultura e pecuária (Klink *et al.*, 1993; Coutinho, 1990). As queimadas no Cerrado são caracterizadas pelo fogo de superfície, que queima a camada de littera acumulada durante a estação chuvosa, sendo as gramíneas, folhas e troncos os principais combustíveis para o fogo (Kauffman *et al.*, 1994). Como as fisionomias do Cerrado apresentam diferentes estruturas vegetativas, elas respondem de forma diferente às queimadas. Por exemplo, embora a biomassa total seja significativamente maior nas fisionomias savânicas, a biomassa de gramíneas é muito superior nos campos, de forma que a temperatura máxima atingida por uma queimada no cerrado *sensu stricto*, 260° C, é muito inferior à atingida em um campo limpo, 800° C (Miranda *et al.*, 1993; Mistry, 1998; Moreira, 2000). Desta forma, é possível que os animais presentes em ambientes campestres, que perdem quase totalmente a cobertura vegetal após uma queimada, sofram maior pressão de predação devido à maior exposição, tanto em comparação com áreas não queimadas, quanto em comparação com outras fisionomias.

O fogo também é considerado uma grave ameaça à manutenção e conservação da biodiversidade dentro das Unidades de Conservação do Cerrado. A maioria dos incêndios ocorridos nas UCs é atribuída principalmente ao uso indevido do fogo para renovação de pastagens e limpeza de culturas em áreas do entorno das unidades, embora já se tenha registrado fogo por raios no Parque Nacional das Emas e no PARNA Serra da Canastra (Medeiros e Fiedler, 2004). Para o PARNA Chapada dos Veadeiros foram registradas 60 ocorrências de incêndio entre os anos de 1992 e 2003, sendo que os únicos anos que não apresentaram queimadas foram 1996 e 1997. Destas, 88% foram causados por atividades antrópicas e apenas 12% por raios (Fiedler *et al.*, 2006).

A influência do fogo sobre a fauna do cerrado já foi observada em artrópodes (Naves, 1996; Diniz, 1997), mamíferos (Rodrigues, 1996; Vieira e Marinho-Filho, 1998; Briani *et al.*, 2004) e aves (Marini e Cavalcanti, 1996; Cavalcanti e Alves, 1997; Abreu, 2000; Braz, 2008). Em relação à herpetofauna, os poucos estudos disponíveis indicam a importância de queimadas como mantenedoras da riqueza regional de espécies de lagartos, desde que não sejam muito frequentes e criem paisagens heterogêneas (Araújo *et al.*, 1996; Leite, 2007). Para serpentes, Sawaya (2004) encontrou uma pequena tendência de diminuição na abundância deste grupo nas áreas queimadas em Itirapina-SP, porém a interpretação é prejudicada pela baixa frequência de captura. Já no Parque Nacional de Ilha Grande (PR/MS) foram registradas sete serpentes atingidas diretamente pelo fogo, e três indivíduos que conseguiram escapar ilesos após a passagem do fogo (Koproski, 2005; Koproski *et al.*, 2006).

De maneira geral, as espécies de serpentes respondem de formas diferentes à pressão causada pelo fogo. Várias espécies já foram encontradas mortas ou bastante lesionadas após um incêndio, como *Pituophis melanoleucus*, *Thamnophis radix*, *Thamnophis sirtalis*, *Seminatrix pygae*, *Sistrurus catenatus*, *Nerodia rhombifera*, *Crotalus willardi obscurus*, *Bothrops moojeni*, *Thamnodynastes hypoconia*, *Micrurus lemniscatus* e *Drymarchon corais* (Vogl, 1973; Erwin e Stasiak, 1979; Seigel, 1986; Smith *et al.*, 2001; Koproski *et al.*, 2006; F.G.R.França, observação pessoal) e outras sobreviveram ao fogo se escondendo em buracos sob a vegetação ou em cupinzeiros, como *Elaphe obsoleta obsoleta*, *Crotalus willardi obscurus*, *Pituophis melanoleucus ruthveni*, *Philodryas patagoniensis*, *Bothrops itapetiningae* e *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Withgott e Amlaner, 1996; Rudolph *et al.*, 1998; Smith *et al.*, 2001; Valdujo *et al.*, 2002; Sawaya, 2004; Koproski *et al.*, 2006). Além disso, enquanto algumas espécies evitam áreas recém-queimadas, como *Agkistrodon piscivorus*, *Coluber constrictor*, *Thamnophis sauritus* e *Pituophis melanoleucus* (Cavitt, 2000; Setser e Cavitt, 2003; Langford *et al.*, 2007), outras são encontradas

com maior abundância em áreas queimadas, ou não apresentam diferenças entre áreas queimadas ou não, como *Lampropeltis getula*, *Masticophis flagellum* e *Thamnophis sirtalis*, (Cavitt, 2000; Setser e Cavitt, 2003; Morin, 2005; Langford *et al.*, 2007). Além do impacto direto do fogo, as serpentes podem sofrer maior predação em áreas queimadas devido à perda da cobertura vegetal e aumento da exposição. Apenas um trabalho investigou o risco de predação em serpentes em áreas queimadas usando réplicas de borracha da serpente *Coluber constrictor*, sendo registrado um aumento na predação em áreas recém-queimadas (Wilgers e Horne, 2007).

O objetivo deste trabalho foi verificar a influência do fogo sobre a predação de serpentes corais-verdadeiras e falsas-corais, investigando a dinâmica do mimetismo em fisionomias do Cerrado submetidas ao fogo. Como hipóteses: não há diferenças nas frequências de ataques entre os padrões de réplicas e entre os tratamentos.

Material e Métodos

Área de Estudo

O Cerrado é a maior região de savana do planeta, com aproximadamente 1.800.000 km² e o segundo maior bioma do continente, menor apenas que a Floresta Amazônica (Ab´Saber, 1977). No Brasil, o Cerrado está localizado principalmente no Planalto Central, ocorre em altitudes que variam de 300 a pouco mais de 1600 metros, caracteriza-se pela presença de invernos secos, de abril a setembro, e verões chuvosos, de outubro a março, e a precipitação anual do bioma varia entre 750 a 2000 mm (Ribeiro e Walter, 1998). A vegetação do Cerrado caracteriza-se por um complexo de fisionomias que variam em gradiente de abundância, cobertura de dossel e área basal de espécies arbóreas-arbustivas e herbáceas, ocorrendo então formações campestres, savânicas e florestais (Oliveira-Filho e Ratter, 2002).

O trabalho foi realizado no PARNA Chapada dos Veadeiros, uma das mais importantes UCs do Bioma Cerrado. O PARNA possui atualmente uma área de 65.512 hectares e está localizado no Nordeste do Estado de Goiás, entre os municípios de Alto Paraíso de Goiás, Cavalcante e Colinas do Sul, (Ibama, 2007) entre as coordenadas S 13°51' e 14°10' e W 47°25' e 47°42', sendo divisor de águas das bacias dos Rios Paraná e Maranhão (Figura 1). Segundo a classificação de Köppen, a região da Chapada dos Veadeiros apresenta um clima Cwbl, com precipitação média anual entre 1500 mm e 1750mm e temperatura média anual em torno de 24° a 26°C (Silva *et al.*, 2001), sendo duas estações bem definidas, a seca, de abril a setembro, e a chuvosa, de outubro a março (Figura 1). A vegetação distribui-se em um gradiente típico do

bioma, variando desde formações campestres com pouca presença de estrato arbustivo-arbóreo, formações savânicas com cobertura arbórea variando de 20 a 70%, e matas ciliares e matas de galeria, com predomínio de árvores e presentes ao longo dos corpos d'água (Felfili *et al.*, 2007). Em 2001 o Parque Nacional Chapada dos Veadeiros foi reconhecido pela UNESCO como Sítio Patrimônio Mundial Natural, juntamente com o Parque Nacional das Emas, na Área de Proteção do Cerrado.

Réplicas

As réplicas de serpentes foram confeccionadas seguindo o padrão proposto primeiramente por Brodie (1993) e seguido por outros estudos com pequenas variações (p. ex. Hinman *et al.*, 1997; Buasso *et al.*, 2006; Capítulo 3). As réplicas foram construídas usando massas plásticas não tóxicas pré-coloridas (Plasticina Acrilex: Vermelho-Fogo 507, Preto 520, Branca 519, Marrom 531) sobre canos plásticos transparentes de 1 cm de diâmetro, e moldadas em formato de “S” com o uso de um arame liso dentro do cano. Todas as réplicas variaram aleatoriamente de comprimento entre 18 e 20 cm. Para cada réplica foi moldada uma extremidade representando a cabeça da serpente, com os padrões de coloração, onde foram inseridos olhos artificiais dentro da massa. Na outra extremidade foi inserido um anel de arame para fixar a réplica ao substrato.

Quatro padrões que representam a variação de coloração de serpentes corais do Cerrado, e mais um padrão controle monocromático foram utilizados (para revisão sobre os padrões ver: Savage e Slowinski, 1992; Capítulo 1) (Figura 2):

- 1) TT: Tricolor em tríades: dois anéis brancos separados por três anéis negros seguidos de anéis vermelhos. Representa as serpentes corais verdadeiras: *Micrurus frontalis**, *M. brasiliensis*, *M. lemniscatus* e as falsas-corais: *Oxyrhopus guibeii**, *O. trigeminus** e *Simophis rhinostoma*.
- 2) Tsb: Tricolor com anéis pretos em forma de losango bordado de branco, dorso vermelho entre os anéis, com exceção do primeiro quarto do corpo que não possui a cor vermelha. *Oxyrhopus rhombifer**
- 3) BIR: Bicolor com anéis negros alternando com vermelhos. *Anilius scytale**, *Lystrophis mattogrossensis* e *Oxyrhopus petola*.
- 4) Ucd: Unicolor com colar nugal negro, vermelho e/ou claro: *Apostolepis assimilis**, *A. albicollaris*, *A. ammodytes**, *A. flavotorquata*, *A. dimidiata*, *Phalotris nasutus*, *P. concolor*, *P. labiomaculatus*, *P. mertensi*, *P. tricolor*, *Tantilla melanocephala**, *T. boipiranga*, juvenis de *Clelia quimi*, *C. plumbea*, *C. rustica* e *Pseudoboa nigra**.

5) Ctr: Inteiramente Marrom ou Cinza. *Chironius quadricarinatus**, *Atractus pantostictus*, *Atractus albuquerquei**, *Liophis poecilogyrus**, *Philodryas patagoniensis**, *P. nattereri** e *Pseudablables agassizii**.

Até o momento foram registradas 45 espécies de serpentes para o Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, sendo 22,5% possuindo padrão de coloração coral, que estão identificadas com * (F.G.R. França, *observação pessoal*). Outra espécie de falsa-coral que é encontrada do PARNA, *Erythrolamprus aesculapii*, apresenta o padrão 'TD' tricolor em díades que não foi utilizado neste trabalho. Porém este padrão é extremamente semelhante ao 'TT' e estes padrões possuem pouca variação na frequência de ataques (Capítulo 3).

No total, 3500 réplicas de serpentes foram utilizadas no estudo.

Métodos

O estudo foi desenvolvido em duas fisionomias do bioma Cerrado, o campo limpo e cerrado *sensu stricto*. O campo limpo é uma fitofisionomia predominantemente herbácea, com raros arbustos e ausência completa de árvores, enquanto o cerrado *sensu stricto* caracteriza-se pela presença de árvores baixas, com ramificações irregulares e retorcidas (Ribeiro e Walter, 1998). As duas fisionomias foram utilizadas em uma mesma área do PARNA Chapada dos Veadeiros conhecida como 'Mulungu'. Esta área é cortada por uma estrada interna do Parque, que cruza estas fisionomias, de modo que quando ocorreram queimadas (não planejadas) nos anos de 2006 e 2007, apenas uma porção de cada fisionomia foi tomada pelo fogo. Para avaliar o impacto do fogo sobre a predação das serpentes corais foram utilizadas transeções nas fisionomias queimadas e não queimadas da seguinte maneira:

No Campo Limpo, as transeções foram realizadas na semana em que houve o incêndio (Setembro de 2006), dois meses após o incêndio (Novembro de 2006) e seis meses após o incêndio (Março de 2007). Como controle foram realizadas duas transeções nas porções não queimadas em Setembro e Março.

No Cerrado *sensu stricto*, as transeções foram realizadas na semana em que houve o incêndio (Agosto de 2007), seis meses após o incêndio (Fevereiro de 2008). Como controle foram realizadas duas transeções nas porções não queimadas em Setembro e Março.

As transeções foram constituídas de 100 quintetos dispostos no Campo Limpo ou 50 quintetos dispostos no Cerrado *sensu stricto*. Cada quinteto foi composto dos cinco padrões (TT, Tsb, BIR, Ucd e Ctr), sendo cada réplica separada uma da outra por aproximadamente nove metros. Cada quinteto foi separado um do outro por 25 m no campo limpo e por 15 m no cerrado *sensu stricto*. As réplicas foram dispostas aleatoriamente dentro dos quintetos e colocadas sobre

o solo de cada fisionomia, sendo utilizados também cupinzeiros, troncos caídos e pedras. Nenhuma réplica foi colocada sob a vegetação.

Todas as transeções permaneceram no campo por 10 dias ininterruptos. As réplicas foram checadas ao final dos 10 dias e então recolhidas. Todas as réplicas atacadas foram separadas e arquivadas, ficando disponíveis para futuras observações, e as réplicas não marcadas, quando apresentavam ainda bom estado, foram remoldadas e reutilizadas apenas mais uma vez. Nenhuma réplica disposta nas transeções nas áreas recém-queimadas foi reutilizada. Em réplicas com múltiplas marcas foi quantificada apenas um ataque.

Testes estatísticos

Para testar as diferenças de ataque aos padrões dentro de cada fisionomia e dentro de cada período amostral foi utilizado o Teste G de independência, seguido do Teste de Dunn para determinar onde estava a diferença (Zar, 1999). Para determinar as diferenças nas taxas de ataque às réplicas entre as transeções em cada fisionomia foi utilizado o Teste G de homogeneidade (Zar, 1999). Para determinar em qual posição da réplica houve maior ataque foi utilizado o Teste T, sendo que para essa análise os dados das áreas controle e das áreas queimadas foram agrupados dentro de cada fisionomia, sendo considerado então a frequência de ataque na posição de cada padrão como uma célula na análise. Para determinar se há diferença na frequência de ataque nas réplicas presentes no campo limpo em comparação com as dispostas no cerrado *sensu stricto* foi utilizado também o Teste T onde a predação em cada padrão foi utilizada como uma célula na análise.

Para todos os testes foi utilizado o nível de significância de $P < 0.05$, e os testes foram realizados nos programas BIOSTAT 5.0 e SYSTAT 10.0.

Resultados

Em todos os padrões de coloração foram encontradas marcas de ataques, sendo reconhecidos vários grupos de predadores, porém registradas as marcas realizadas apenas por predadores naturais de serpentes, que são as aves e os mamíferos carnívoros (para detalhes ver Capítulo 3). Os ataques realizados por roedores ou invertebrados foram descartados.

Efeito do Fogo no Campo Limpo

No campo limpo, foram utilizadas ao todo 2500 réplicas sendo que 205 destas (8.2%) apresentaram algum tipo de impressão em virtude de ataques realizados por predadores

naturais. Destes ataques, 77 foram registrados nas 500 réplicas utilizadas no campo limpo recém-queimado (15.4%), 66 ataques no campo limpo dois meses após a queima (13.2 %), 20 ataques no campo limpo seis meses após a queima (4.0%), 17 ataques no campo limpo controle na mesma época da queimada (3.4%) e 25 ataques no campo limpo controle seis meses após a queima (9.5%) (Figura 3). As freqüências de ataques às réplicas diferiram significativamente com relação ao fogo ($G = 83.54$, $gl = 4$, $P < 0.0001$), havendo mais ataques no campo limpo recém-queimado e no campo limpo dois meses após o fogo do que nos demais tratamentos (Teste de Dunn, $P < 0.01$).

Dentro dos tratamentos, foi encontrada diferença significativa na taxa de ataque aos padrões no campo limpo recém-queimado ($G = 12.53$, $gl = 4$, $P = 0.0138$), sendo o controle (Crt) significativamente mais atacado que os padrões tricolores TT (Teste de Dunn, $P < 0.01$) e BIR ($P < 0.05$). Para o campo limpo dois meses depois da queimada não houve diferença significativa na taxa de ataque aos padrões ($G = 6.57$, $gl = 4$, $P = 0.160$) sendo que todos os padrões foram atacados com a mesma intensidade, e houve diferença significativa na freqüência de ataque aos padrões para o campo limpo com seis meses após a queima ($G = 9.81$, $gl = 4$, $P = 0.04$), de modo que o controle (Crt) foi significativamente mais atacado que o padrão TT (Teste de Dunn, $P < 0.05$). Em relação aos tratamentos controles, o campo limpo controle 1 (realizado na época da queimada) apresentou diferença significativa na taxa de ataque aos padrões ($G = 14.37$, $gl = 4$, $P = 0.006$), sendo o controle (Crt) significativamente mais atacado que o padrão TT (Teste de Dunn, $P < 0.01$), e para o controle 2 (seis meses após a queimada) foi registrada diferença significativa na taxa de ataque aos padrões ($G = 19.54$, $gl = 4$, $P = 0.006$), sendo o controle (Crt) significativamente mais atacado que o padrão TT, Tsb (Teste de Dunn, $P < 0.01$), BIR e Ucd (Teste de Dunn, $P < 0.05$).

Entre os tratamentos houve diferença significativa na freqüência de ataque às réplicas ($G = 88.38$, $gl = 20$, $P < 0.0001$), sendo que para todos os padrões as freqüências de ataque foram maiores no campo limpo recém-queimado e/ou no campo limpo dois meses depois da queimada (Tabela 1). Observando as diferenças entre os tratamentos em cada período, foi encontrada diferença significativa na freqüência de ataque às réplicas entre o campo limpo recém-queimado e o Controle 1 ($G = 43.23$, $gl = 5$, $P < 0.001$), sendo que para todos os padrões as freqüências de ataque foram maiores no campo limpo recém-queimado (Tabela 2), e não houve diferença significativa na freqüência de ataque às réplicas entre o campo limpo com seis meses após a queima e o Campo limpo controle 2 ($G = 1.30$, $gl = 5$, $P = 0.935$), e nenhum padrão diferiu significativamente entre si (Tabela 2)

Em relação à posição do ataque (cabeça/corpo), a taxa de predação sobre todos os modelos foi significativamente maior na extremidade ('cabeça') do que no meio do corpo tanto para as áreas controle (Teste T = 3.51, $gl = 9$, $P = 0.0033$) como para as áreas queimadas (Teste T = 4.02, $gl = 14$, $P = 0.0006$)

Efeito do Fogo no Cerrado *Sensu Stricto*

No cerrado *sensu stricto*, foram utilizadas ao todo 1000 réplicas, sendo que 87 destas (8.7%) apresentaram algum tipo de impressão em virtude de ataques realizados por predadores naturais. Destes ataques, 32 foram registrados nas 250 réplicas utilizadas no cerrado *sensu stricto* recém-queimado (15.4%), 21 ataques no cerrado *sensu stricto* seis meses após a queima (8.4%), 9 ataques no cerrado *sensu stricto* controle na mesma época da queimada (3.6%) e 25 ataques no cerrado *sensu stricto* controle seis meses após a queima (10%) (Figura 4). As freqüências de ataques às réplicas diferiram significativamente ($G = 15.53$, $gl = 3$, $P = 0.0014$), havendo mais ataques no cerrado *sensu stricto* recém-queimado (Teste de Dunn, $P < 0.01$) do que no controle 1 (Teste de Dunn, $P < 0.01$), e sem diferenças entre o cerrado seis meses após o fogo e o controle 2.

Dentro dos tratamentos, foi encontrada diferença significativa na taxa de ataque aos padrões no cerrado *sensu stricto* recém-queimado ($G = 18.04$, $gl = 4$, $P = 0.0012$), sendo o controle (Crt) significativamente mais atacado que os padrões tricolores TT, Tsb, BIR (Teste de Dunn, $P < 0.01$) e Ucd ($P < 0.05$). Para o cerrado com seis meses após a queima houve diferença significativa na taxa de ataque aos padrões ($G = 27.99$, $gl = 4$, $P < 0.001$), sendo o controle (Crt) significativamente mais atacado que os padrões tricolores TT (Teste de Dunn, $P < 0.01$) Tsb, BIR (Teste de Dunn, $P < 0.05$) e o padrão TT significativamente menos atacado que os padrões Tsb (Teste de Dunn, $P < 0.01$), BIR e Ucd (Teste de Dunn, $P < 0.05$). Em relação aos tratamentos controles, o cerrado *sensu stricto* controle 1 (na mesma época da queimada no cerrado) houve diferença significativa na taxa de ataque aos padrões ($G = 17.19$, $gl = 4$, $P = 0.0018$), sendo o controle (Crt) significativamente menos atacado que o padrão TT (Teste de Dunn, $P < 0.01$), e para o cerrado controle 2 (seis meses após a queimada) foi registrada diferença significativa na taxa de ataque aos padrões ($G = 11.43$, $gl = 4$, $P = 0.0221$), sendo o controle (Crt) significativamente menos atacado que o padrão TT (Teste de Dunn, $P < 0.01$).

Entre os tratamentos realizados no cerrado *sensu stricto*, foi encontrada diferença significativa na freqüência de ataque às réplicas entre os tratamentos ($G = 34.98$, $gl = 15$, $P = 0.0025$), sendo que o padrão TT foi mais atacado no cerrado recém-queimado que nos outros tratamentos (Tabela 3). Observando as diferenças entre os tratamentos em cada período, Foi

encontrada diferença significativa na frequência de ataque às réplicas entre o cerrado controle 1 e o cerrado recém-queimado ($G = 28.00$, $gl = 5$, $P < 0.001$), e todos os padrões diferiram significativamente, exceto Tsb, e não houve diferença significativa na frequência de ataque às réplicas entre o cerrado com seis meses após a queima e o cerrado controle 2 ($G = 2.44$, $gl = 5$, $P = 0.786$), onde nenhum padrão diferiu significativamente entre si (Tabela 4)

Em relação à posição do ataque, a taxa de predação sobre os modelos foi significativamente maior na extremidade ('cabeça') do que no meio do corpo tanto para as áreas controle (Teste T = 4.3916, $gl = 9$, $P = 0.0009$) como para as áreas queimadas (Teste T = 2.24, $gl = 9$, $P = 0.0261$).

Comparação da frequência de ataque entre o campo e o cerrado

A frequência de ataque nas réplicas presentes no campo limpo recém queimado foi significativamente maior em relação tanto ao campo limpo controle (Teste T = 6.24, $gl = 4$, $P = 0.0017$), quanto ao cerrado *sensu stricto* recém-queimado (Teste T = 5.20, $gl = 4$, $P = 0.0033$). A frequência de ataque nas réplicas presentes no cerrado *sensu stricto* recém-queimado foi significativamente maior que no cerrado *sensu stricto* controle (Teste T = 4.96, $gl = 4$, $P = 0.0038$).

Discussão

Os resultados encontrados para o conjunto de serpentes utilizadas neste trabalho confirmam esta hipótese, sendo que as réplicas presentes nas áreas recém-queimadas foram mais atacadas que as réplicas nas áreas controle, e a pressão de predação foi significativamente maior no campo limpo recém-queimado do que no cerrado *sensu stricto*. Enquanto o campo limpo apresentou total exposição do solo após a queimada, o cerrado *sensu stricto* recém-queimado ainda manteve algumas moitas e principalmente troncos e cascas de árvores que podem dificultar a detecção e predação. As frequências de ataque às serpentes nas áreas controle, tanto do campo limpo quanto do cerrado *sensu stricto* não diferem das frequências encontradas nas mesmas fisionomias e estações do ano, em outros locais do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (Capítulo 3). O fato das queimadas terem ocorrido durante a estação seca, que é o período onde foram registradas menores taxas de predação nas réplicas em fisionomias do Cerrado, destaca ainda mais a pressão de predação após as queimadas.

A maior taxa de predação em serpentes artificiais em áreas recém-queimadas em comparação a áreas não queimadas também foi encontrada em uma região de pradaria campestre dos Estados Unidos (Wilgers e Horne, 2007), indicando que a pressão de predação

em locais recém-queimados pode ser intensa em diferentes ambientes que possuem vegetação aberta. Shepard (2007) registrou uma menor frequência de ataque em lagartos artificiais em uma área de cerrado *sensu stricto* queimado do que em uma área não queimada de cerrado do Jalapão – TO, sugerindo uma baixa ocorrência de predadores em áreas queimadas. Porém esta explicação não parece ser a mais plausível, uma vez que há um considerável aumento na ocorrência de aves predadoras em áreas recém-queimadas. Deste modo, outra explicação seria que as réplicas de lagartos seriam mais crípticas em um ambiente de cerrado *sensu stricto* queimado em rebrota, devido a mudança de coloração da foligem gerada pela queima (de negro para cinza - mesma coloração das réplicas de lagartos), do que em um ambiente natural. A diferença em relação às réplicas de serpentes seria explicada primeiramente pelo menor tamanho dos lagartos artificiais, em combinação com a ausência de um padrão de coloração aposemático.

Como o fogo faz parte da dinâmica evolutiva do Cerrado desde muito tempo, a vegetação do bioma apresenta uma série de adaptações aos incêndios. Enquanto o estrato arbóreo-arbustivo pode sofrer maior impacto, causando mudanças na composição e diversidade de espécies e afetando o crescimento e desenvolvimento de árvores e arbustos (Moreira, 1992, 2000), o estrato herbáceo apresenta-se mais resistente às perturbações geradas pelo fogo. Embora a porção aérea das gramíneas seja completamente removida, muitas espécies possuem os principais órgãos subterrâneos, e estes não sofrem qualquer dano (Coutinho, 1982), de modo que a regeneração do estrato herbáceo pode ocorrer mais rapidamente (Moreira, 1992). Em seis meses após a ocorrência de incêndios, tanto no campo limpo quanto no cerrado *sensu stricto*, a frequência de ataque às serpentes artificiais se igualou à de uma área não queimada, indicando que em menos de meio ano a dinâmica das relações predador-presa nas fisionomias de cerrado já se encontra regular. No campo limpo também foi registrada uma alta taxa de predação dois meses após a queimada, porém a frequência de ataque aos modelos se comportou de forma inesperada, de modo que entre todas as transeções realizadas neste estudo ou em um estudo anterior (Capítulo 3), este tratamento foi o único onde não foi encontrada diferença na predação entre os padrões de serpentes. Este resultado pode ser explicado pela influência inicial da rebrota das gramíneas, bem como pelo período inicial de chuva, onde há um aumento na atividade de vários animais, entre eles as aves predadoras, no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros.

O uso de réplicas de serpentes construídas com plasticina permite não só a identificação de quais são os principais predadores, mas também acessar o comportamento predatório ao verificar em que posição da réplica ocorre mais ataques (Brodie, 1993; Capítulo 3). Como

previamente observado em outro estudo, as marcas impressas nas réplicas que foram dispostas nas áreas queimadas e não queimadas indicaram uma maior incidência de ataques por aves. Além disso, a maior incidência de marcas nas extremidades das réplicas, representando a cabeça das serpentes, indica que estes predadores reconhecem as serpentes artificiais como possíveis presas não totalmente inofensivas. As aves são reconhecidamente os principais predadores de serpentes, pelo menos dentre os que são orientados visualmente, e são os animais que mais atacam réplicas de serpentes tanto em ambientes florestais quanto em ambientes campestres e savânicos (Brodie, 1993; Buasso *et al.*, 2006; Wilgers e Horne, 2007; Capítulo 3). O fogo pode beneficiar várias espécies de aves predadoras como gaviões e corujas, pois aumenta o número de cavidades que podem ser utilizadas para construção de ninhos, e fornece ambientes mais propícios para alimentação com a maior exposição de potenciais presas (Smith, 2000; Hannah e Hoyt, 2004; Dawson e Bortolotti, 2006). No Brasil, Sick (1997) aponta que algumas espécies de potenciais predadores de serpentes procuram queimadas para forragearem como a ema *Rhea americana*, os gaviões dos gêneros *Ictinia*, *Buteogallus* e *Buteo*, e os falcões dos gêneros *Falco*, *Milvago*, *Daptrius* e *Caracara*. No Cerrado, dois estudos apontam que algumas aves predadoras de serpentes apresentam diferentes respostas ao fogo em relação abundância, aumentando ou permanecendo constantes (Abreu, 2000; Braz, 2008), porém estes estudos recolheram informações de pelo menos seis meses após as queimadas, e não apenas nas áreas recém-queimadas. Dados não publicados indicam a real presença de alguns predadores após a ocorrência de queimadas no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, sendo registrado um aumento da presença de *Rhea americana*, *Cariama cristata*, *Elanus leucurus*, *Caracara plancus* e *Buteo albicaudatus* nas áreas recém-queimadas (V.S.Braz, *comunicação pessoal*). Como um exemplo, em um aceiro realizado em julho de 2008 na região do Mulungu no PARNA Chapada dos Veadeiros, foi registrada a presença de pelo menos 50 carcarás sobrevoando a área recém-queimada (J.F.S. Rebello, *comunicação pessoal*).

É reconhecido que as espécies que possuem o padrão de coloração aposemático das serpentes corais são mais evitadas por predadores naturais em comparação com espécies marrons ou cinzas sem padrões específicos (Capítulo 3). Neste trabalho foi evidenciado que mesmo em áreas recém-queimadas, tanto campestres quanto savânicas, onde as réplicas estavam mais expostas e as imperfeições de cores e padrões poderiam ser mais evidentes, houve vantagem anti-predatória para as serpentes corais em relação ao controle. De modo geral, entre os fenótipos de serpentes corais, os padrões que apresentam as três cores (vermelho, branco e preto), são os menos atacados, e o padrão com coloração dorsal vermelha uniforme e que apresenta anéis apenas na região do pescoço (Ucd) são mais atacados. Os resultados

concordam com estudos prévios, onde as réplicas tricolores que mais se assemelham aos padrões apresentados pelas serpentes corais-verdadeiras locais são os menos atacados(Capítulo 3).

Entretanto, a intensidade de ataque aos padrões de serpentes corais não foram constantes entre as fisionomias. Apesar da vantagem do padrão 'TT' tricolor em triades em relação ao padrão controle uniforme, a frequência de ataque a este padrão tricolor no campo limpo recém-queimado foi significativamente mais alta do que em áreas não queimadas ou rebrotadas. Como exemplo, a frequência de ataque aos padrões 'TT' nas fisionomias variou de 0, tanto no campo limpo controle deste trabalho como no campo limpo não queimado em outra área do PARNA Chapada dos Veadeiros (Capítulo 3), a 8% no campo limpo recém-queimado, e este resultado indica que apesar da vantagem do padrão aposemático em relação ao controle, a exposição total da réplica em uma área com ausência de cobertura vegetal pode facilitar o reconhecimento da presa e o comportamento de captura dos predadores mesmo frente a uma espécie potencialmente perigosa. Com a menor intensidade do fogo no cerrado *sensu stricto*, pode ser mantida parte da cobertura herbácea, além do estrato arbóreo e arbustivo, depois de uma queimada permitindo uma menor exposição das serpentes aos predadores. Logo, apesar de ter sido registrado um aumento na frequência de ataques às réplicas no cerrado *sensu stricto* recém- queimado, este não foi tão discrepante como no campo limpo. Desta forma, a cobertura do estrato herbáceo nas fisionomias do Cerrado, principalmente nas fisionomias campestres, parece influenciar o reconhecimento dos padrões de coloração e frequência de predação em serpentes com fenótipo aposemático. Como observado em um estudo anterior, os predadores orientados visualmente podem apresentar várias repostas a uma potencial presa, dependendo tanto do padrão de cor da presa quanto do fundo em que ela se encontra (Capítulo 3; Cuthill *et al.*, 2005; Merilaita e Lind, 2005; Stevens e Cuthill, 2006; Stevens, 2007). Desta forma, a pressão de predação em ambientes alterados onde há a supressão da camada vegetativa acima do solo tende a ser extremamente intensa sobre a fauna de serpentes.

O fogo no PARNA Chapada dos Veadeiros, assim como em grande parte do Cerrado, é um fenômeno ambiental freqüente (Fiedler *et al.*, 2006). O manejo de áreas protegidas utilizando queimadas não freqüentes e heterogêneas pode não só eliminar o risco de um incêndio descontrolado que tenha impacto sobre toda a Unidade, bem como resultar em um aumento da diversidade de espécies; incêndios freqüentes devem reduzir a diversidade eliminando as espécies menos tolerantes (Araújo *et al.*, 2006; Leite, 2007). Além disso, incêndios controlados podem diminuir tanto o impacto direto em serpentes, devido à mortalidade e lesões em espécies expostas a queimadas intensas (Koproski, 2006), como a pressão de predação aos indivíduos

expostos em grandes áreas queimadas. De qualquer maneira, os resultados encontrados indicam que as serpentes que possuem os padrões de coloração aposemáticos em vermelho, preto e branco/amarelo obtêm vantagem contra predadores orientados visualmente mesmo em ambientes de grande pressão de predação, como áreas queimadas. Isto demonstra a força ecológico-evolutiva do processo mimético de serpentes corais na Região Neotropical, sendo um mecanismo anti-predatório muito eficiente, permitindo a seleção e a manutenção de espécies mesmo imperfeitas neste complexo.

Referências Bibliográficas

- Abreu, T. L. S. (2000) Efeitos de queimadas sobre a comunidade de aves do Cerrado. Dissertação de Mestrado. Instituto de Ciências Biológicas. Universidade de Brasília. Brasília, DF.
- Ab'Saber, A. N. (1977) Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia*, **52** 1-21.
- Araújo, A. F. B., Costa, E. M. M., Oliveira, R. F., Ferrari, K., Simon, M. F. & Pires-Junior, O. R. (1996) Efeito de queimadas na fauna de lagartos do Distrito Federal. *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga* (eds H. S. Miranda, C. H. Saito & B. F. S. Dias), pp. 148-160. Editora Universidade de Brasília, Brasília-DF.
- Bond, W. J. & Keeley, J. E. (2005) Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **20** (7): 387-394.
- Braz, V. S. (2008) Ecologia e Conservação das Aves Campestres do Bioma Cerrado. Doutorado, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas. Universidade de Brasília. Brasília-DF
- Briani, D. C., Palma, A. R. T., Vieira, E. M. & Henriques, R. P. B. (2004) Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil. *Biodiversity and Conservation*, **13** (5): 1023-1037.
- Brodie, E. D., III (1993) Differential Avoidance of Coral Snake Banded Patterns by Free-Ranging Avian Predators in Costa Rica. *Evolution*, **47** (1): 227 - 235.
- Buasso, C. M., Leynaud, G. C. & 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** (3): 183-188.

- Burrows, N. D. (2008) Linking fire ecology and fire management in south-west Australian forest landscapes. *Forest Ecology and Management*, **255 (7)**: 2394-2406.
- Cavalcanti, R. B. & Alves, M. A. S. (1997) Effects of fire on savanna birds in Central Brazil. *Ornitologia Neotropical*, **8** 85-87.
- Cavitt, J. F. (2000) Fire and a Tallgrass Prairie Reptile Community: Effects on Relative Abundance and Seasonal Activity. *Journal of Herpetology*, **34 (1)**: 12-20.
- Coutinho, L. M. (1982) Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. *Ecology of Tropical Savannas* (eds B. J. Huntley & B. H. Walker), pp. 273-291. Springer-Verlag, Berlin.
- Coutinho, L. M. (1990) Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. *Fire in the Tropical Biota - Ecosystem Processes and Global Challenges* (ed J. G. Goldammer), pp. 82-105. Springer Verlag, Berlin.
- Cuthill, I. C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Parraga, C. A. & Troscianko, T. S. (2005) Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature*, **434 (7029)**: 72-74.
- Dawson, R. D. & Bortolotti, G. R. (2006) Fire in the boreal forest: proximate effects on reproduction and long-term consequences for territory occupancy of American Kestrels. *Ecoscience*, **13** 75-81.
- Diniz, I. R. (1997) Variação na abundância de insetos no Cerrado: efeito das mudanças climáticas e do fogo. Doutorado, Departamento de Ecologia, Instituto de Biologia Universidade de Brasília. Brasília-DF
- Erwin, W. J. & Stasiak, R. H. (1979) Vertebrate Mortality During the Burning of a Reestablished Prairie in Nebraska. *American Midland Naturalist*, **101 (1)**: 247-249.
- Felfili, J. M., Rezende, A. V. & Júnior, M. C. S. (2007) *Biogeografia do Bioma Cerrado: Vegetação e Solos da Chapada dos Veadeiros*, Editora Universidade de Brasília ; Finatec, Brasília. 256 p.
- Ferri, M. G. & Warming, E. (1973) *Lagoa Santa e a Vegetação de Cerrados Brasileiros*, Editora Itatiaia, Belo Horizonte. 362 p.
- Fiedler, N. C., Merlo, D. A. & Medeiros, M. B. d. (2006) Ocorrência de incêndios florestais no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, Goiás. *Ciência Florestal*, **16 (2)**: 153-161.
- Gasaway, W. C., Dubois, S. D., Boertje, R. D., Reed, D. J. & Simpson, D. T. (1989) Response of radio-collared moose to a large burn in central Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, **67 (2)**: 325-329.
- Greenberg, C. H. & Waldrop, T. A. (2008) Short-term response of reptiles and amphibians to prescribed fire and mechanical fuel reduction in a southern Appalachian upland hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, **255 (7)**: 2883-2893.

- Guidon, N. & Delibrias, G. (1986) Carbon-14 dates point to man in the Americas 32,000 years ago. *Nature*, **321 (6072)**: 769-771.
- Hannah, K. C. & Hoyt, J. S. (2004) Northern Hawk Owls and recent burns: Does burn age matter? *The Condor*, **106** 420–423.
- Hardy, C. C. (2005) Wildland fire hazard and risk: Problems, definitions, and context. *Forest Ecology and Management*, **211 (1-2)**: 73-82.
- Hinman, K. E., Throop, H. L., Adams, K. L., Dake, A. J., McLaughlan, K. K. & McKone, M. J. (1997) Predation by free-ranging birds on partial coral snake mimics: the importance of ring width and color. *Evolution*, **51 (3)**: 1011-1014.
- Hulbert, L. C. (1988) Causes of Fire Effects in Tallgrass Prairie. *Ecology*, **69 (1)**: 46-58.
- IBAMA/ Instituto do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (2007) Unidades de conservação. Disponível em :<<http://www.ibama.gov.br>>. Acesso em junho de 2008.
- Kauffman, J. B., Cummings, D. L. & Ward, D. E. (1994) Relationships of Fire, Biomass and Nutrient Dynamics along a Vegetation Gradient in the Brazilian Cerrado. *The Journal of Ecology*, **82 (3)**: 519-531.
- Klink, C. A., Moreira, A. G. & Solbrig, O. T. (1993) Ecological impact of agricultural development in the Brazilian cerrados. *Man and the Biosphere Series (UNESCO)*, v. 12 (eds M. D. Young & O. T. Solbrig), pp. 259-282. UNESCO, Paris
- Koproski, L. (2005) O fogo e seus efeitos sobre a herpeto e a mastofauna no Parque Nacional de Ilha Grande (PR/MS), Brasil. Dissertação de Mestrado Setor de Ciências Agrárias, Engenharia Florestal. Universidade Federal do Paraná. Curitiba
- Koproski, L., Mangini, P. R., Pachaly, J. R., Batista, A. C. & Soares, R. V. (2006) Impactos do fogo sobre serpentes (squamata) no Parque Nacional de Ilha Grande (PR/MS), Brasil. *Arquivos de Ciências Veterinárias e Zoologia da UNIPAR* **9(2)**: 129-133.
- Langford, G. J., Borden, J. A., Major, C. S. & Nelson, D. H. (2007) Effects of Prescribed Fire on the Herpetofauna of a Southern Mississippi Pine Savanna. *Herpetological Conservation and Biology* **2(2)**: 135-143.
- Leite, D. L. P. (2007) Efeitos do fogo sobre a taxocenose de lagartos em áreas de Cerrado sensu stricto no Brasil Central. Dissertação de Mestrado, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal. Universidade de Brasília. Brasília
- Marini, M. A. & Cavalcanti, R. B. (1996) Influência do fogo na avifauna do sub-bosque de uma mata de galeria do Brasil Central. *Revista Brasileira de Biologia*, **56 (4)**: 749-754.

- Medeiros, M. B. & Fiedler, N. C. (2004) Incêndios florestais no Parque Nacional da Serra da Canastra: desafios para a conservação da biodiversidade. *Ciência Florestal*, **14** (2): 157-168.
- Merilaita, S. & Lind, J. (2005) Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **272**: 665-670.
- Middleton, B. A., Sanchez-Rojas, E., Suedmeyer, B. & Michels, A. (1997) Fire in a Tropical Dry Forest of Central America: A Natural Part of the Disturbance Regime? *Biotropica*, **29** (4): 515-517.
- Miranda, A. C., Miranda, H. S., Dias, I. d. F. O. & Dias, B. F. d. S. (1993) Soil and Air Temperatures During Prescribed Cerrado Fires in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **9** (3): 313-320.
- Mistry, J. (1998) Fire in the cerrado (savannas) of Brazil: an ecological review. *Progress in Physical Geography*, **22** (4): 425-448.
- Moreira, A. G. (1992) Fire protection and vegetation dynamics in the Brazilian Cerrado. PhD Dissertation, Harvard University. Cambridge
- Moreira, A. G. (2000) Effects of Fire Protection on Savanna Structure in Central Brazil. *Journal of Biogeography*, **27** (4): 1021-1029.
- Morin, K. C. (2005) Herpetofaunal responses to prescribed fire in upland pine communities of Northeast Florida. Mestrado, University of Florida. Florida
- Naves, M. A. (1996) Efeito do fogo na população de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em cerrado do Distrito Federal. *Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga* (eds H. S. Miranda, C. H. Saito & B. F. S. Dias), pp. 170-177. Universidade de Brasília, Brasília-DF.
- Oliveira-Filho, A. T. & Ratter, J. A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna* (eds P. S. Oliveira & R. J. Marquis), pp. 91-120. Columbia University Press, New York.
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. (1998) Fitofisionomias do Bioma Cerrado. *Cerrado: Ambiente e Flora* (eds S. M. Sano & S. P. Almeida), pp. 89-166. EMPRAPA-CPAC, Planaltina.
- Roberts, S. J. (2001) Tropical fire ecology. *Progress in Physical Geography*, **25** (2): 286 - 291.
- Rodrigues, F. H. G. (1996) Influência do fogo e da seca na disponibilidade de alimento para herbívoros do cerrado. *Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga* (eds H. S. Miranda, C. H. Saito & B. F. S. Dias), pp. 76-83. Editora Universidade de Brasília, Brasília.

- Rudolph, D. C., Burgdorf, S. J., Tull, J. C., Ealy, M., Conner, R. N., Schaefer, R. R. & Fleet, R. R. (1998) Avoidance of fire by Louisiana pine snakes, *Pituophis melanoleucus ruthveni*. *Herpetological Review*, **29** (3): 146-148.
- Russell, K. R., Wigley, T. B., Baughman, W. M., Hanlin, H. G. & Ford, W. M. (2004) Responses of Southeastern amphibians and reptiles to forest management: A review. *Southern forest science: past, present, and future* (eds H. M. Rauscher & K. Johnsen), pp. 319-334. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station. General Technical Report SRS-75, Asheville, NC.
- Saint-Hilaire, A. (2004) *Viagem as nascentes do Rio São Francisco*, Editora Itatiaia, Belo Horizonte. 190 p.
- Salgado-Labouriau, M. L., Barberi, M., Ferraz-Vicentini, K. R. & Parizzi, M. G. (1998) A dry climatic event during the late Quaternary of tropical Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **99** (2): 115-129.
- Salgado-Labouriau, M. L., Casseti, V., Ferraz-Vicentini, K. R., Martin, L., Soubiès, F., Suguio, K. & Turcq, B. (1997) Late quaternary vegetational and climatic changes in cerrado and palm swamp from Central Brazil. *Paleogeography, paleoclimatology, Paleoecology*, **128** 215 - 226.
- 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.
- Sawaya, R. J. (2003) História natural e ecologia das serpentes de Cerrado da Região de Itirapina. Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas. Campinas
- Seigel, R. A. (1986) Ecology and conservation of an endangered rattlesnake *Sistrurus catenatus* in Missouri USA. *Biological Conservation*, **35** 333 - 346.
- Setser, K. & Cavitt, J. F. (2003) Effects of burning on snakes in Kansas, USA, tallgrass prairie. *Natural Areas Journal*, **23** (4): 315-319.
- Shepard, D. B. (2007) Habitat but not body shape affect predator attack frequency on lizard models in the brazilian cerrado. *Herpetologica*, **63** (2): 193–202.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia Brasileira*, Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro. 193 p.
- Silva, S. R., Silva, A. P., Munhoz, C. B., Silva, M. C., jr. & Medeiros, M. B. (2001) *Guia de Plantas do Cerrado Utilizadas na Chapada dos Veadeiros*, WWF-Brasil, Brasília. 132 p.
- Smith, J. K. (2000) *Wildland fire in ecosystems: effects of fire on fauna* U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, UT. 83 p.

- Smith, L. J., Holycross, A. T., Painter, C. W. & Douglas, M. E. (2001) Montane Rattlesnakes and Prescribed Fire. *The Southwestern Naturalist*, **46** (1): 54-61.
- Stevens, M. (2007) Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **274** (1617): 1457-1464.
- Stevens, M. & Cuthill, I. C. (2006) Disruptive coloration, crypsis and edge detection in early visual processing. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **273** (1598): 2141-2147.
- Valdujo, P. H., Nogueira, C. C. & Martins, M. (2002) Ecology of *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology*, **36** (2): 169-176.
- Vieira, E. M. & Marinho-Filho, J. (1998) Pre- and Post-Fire Habitat Utilization by Rodents of Cerrado from Central. *Biotropica*, **30** (3): 491-496.
- Vogl, R. J. (1973) Effects of Fire on the Plants and Animals of a Florida Wetland. *American Midland Naturalist*, **89** (2): 334-347.
- Webb, J. K., Shine, R. & Christian, K. A. (2005) Does intraspecific niche partitioning in a native predator may influence its response to an invasion by a toxic prey species? *Austral Ecology*, **30** 201-209.
- Wilgers, D. J. & Horne, E. A. (2007) Spatial variation in predation attempts on artificial snakes in a fire-disturbed tallgrass prairie. *The Southwestern Naturalist*, **52** (2): 263–270.
- Withgott, J. H. & Amlaner, C. J. (1996) Natural history note: *Elaphe obsoleta obsoleta* (Black Rat Snake) - Response to Fire. *Herpetological Review*, **27** (3): 145-146.
- Zar, J. H. (1999) *Biostatistical Analysis*, Prentice-Hall, Inc., New Jersey. p.

Tabela 1. Frequência de ataque as réplicas de serpentes nos cinco tratamentos utilizados no campo limpo

Padrões	Controle 1	Fogo 1	Fogo 2	Controle 2	Fogo 3	χ^2	<i>P</i>
TT	0	8*	8*	1	2	13.86	0.0077*
Tsb	3	17*	12	2	2	25.97	< 0.001*
BIR	3	10	12*	4	3	11.16	0.0248*
Ucd	2	19*	14*	4	3	27.46	< 0.001*
Ctr	9	23*	20	14	10	9.92	0.0418*

* Valores significativos

Tabela 2. Diferenças nas frequências de ataque as réplicas de serpentes entre as áreas queimadas e os respectivos controles utilizados no campo limpo

Padrões	Controle 1	Fogo 1	χ^2	<i>P</i>
TT	0	8	6.20	0.0128*
Tsb	3	17	10.82	0.0010*
BIR	3	10	3.98	0.0461*
Ucd	2	19	15.90	< 0.0001*
Ctr	9	23	6.34	0.0118*
	Controle 2	Fogo 3	χ^2	<i>P</i>
TT	1	2	0.34	0.5599
Tsb	2	2	0.00	1.0000
BIR	4	3	0.14	0.7050
Ucd	4	3	0.14	0.7050
Ctr	14	10	0.66	0.4131

* Valores significativos

Tabela 3. Frequência de ataque as réplicas de serpentes nos cinco tratamentos utilizados no cerrado *sensu stricto*

Padrões	Controle 1	Fogo 1	Controle 2	Fogo 2	χ^2	<i>P</i>
TT	0	4*	2	0	9.28	0.0257*
Tsb	2	5	4	3	2.94	0.4005
BIR	1	4	5	4	6.39	0.0939
Ucd	1*	6	5	5	8.99	0.0294*
Ctr	5	13	9	9	7.37	0.0611

* Valores significativos

Tabela 4. Diferenças nas frequências de ataque as réplicas de serpentes entre as áreas queimadas e os respectivos controles utilizados no campo limpo

Padrões	Controle 1	Fogo 1	χ^2	<i>P</i>
TT	0	4	6.20	0.0128*
Tsb	2	5	2.66	0.1031
BIR	1	4	3.85	0.0496*
Ucd	1	6	7.92	0.0049*
Ctr	5	13	7.36	0.0066*
	Controle 2	Fogo 2	χ^2	<i>P</i>
TT	2	0	1.93	0.16
Tsb	4	3	0.29	0.59
BIR	5	4	0.22	0.63
Ucd	5	5	0.00	1.0
Ctr	9	9	0.00	1.0

* Valores significativos

Legenda das Figuras

Figura 1. Valores mensais das variáveis climáticas obtidas entre janeiro de 2002 e julho de 2008 (estação meteorológica IPGO – Alto Paraíso de Goiás). As setas indicam meses em que foram realizadas as transeções: setas abertas – campo limpo; setas fechadas – cerrado *sensu stricto*.

Figura 2. Réplicas com os padrões de coloração de serpentes corais e controle utilizadas no estudo.

Figura 3. Frequência de ataque nas réplicas presentes nos cinco tratamentos em uma área de campo limpo do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros. Os tratamentos são Fogo 1: campo limpo recém-queimado; Fogo 2: campo limpo 2 meses após a queimada; Fogo 3: campo limpo 6 meses após a queimada; Controle 1: transeção no campo limpo não queimado na mesma época do Fogo 1; Controle 2: transeção no campo limpo não queimado na mesma época do Fogo 3.

Figura 4. Frequência de ataque nas réplicas presentes nos cinco tratamentos em uma área de cerrado *sensu stricto* do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros. Os tratamentos são Fogo 1: cerrado *sensu stricto* recém-queimado; Fogo 2: cerrado *sensu stricto* 6 meses após a queimada; Controle 1: transeção no cerrado *sensu stricto* não queimado na mesma época do Fogo 1; Controle 2: transeção no cerrado *sensu stricto* não queimado na mesma época do Fogo 2.

TT



TSB



BIR



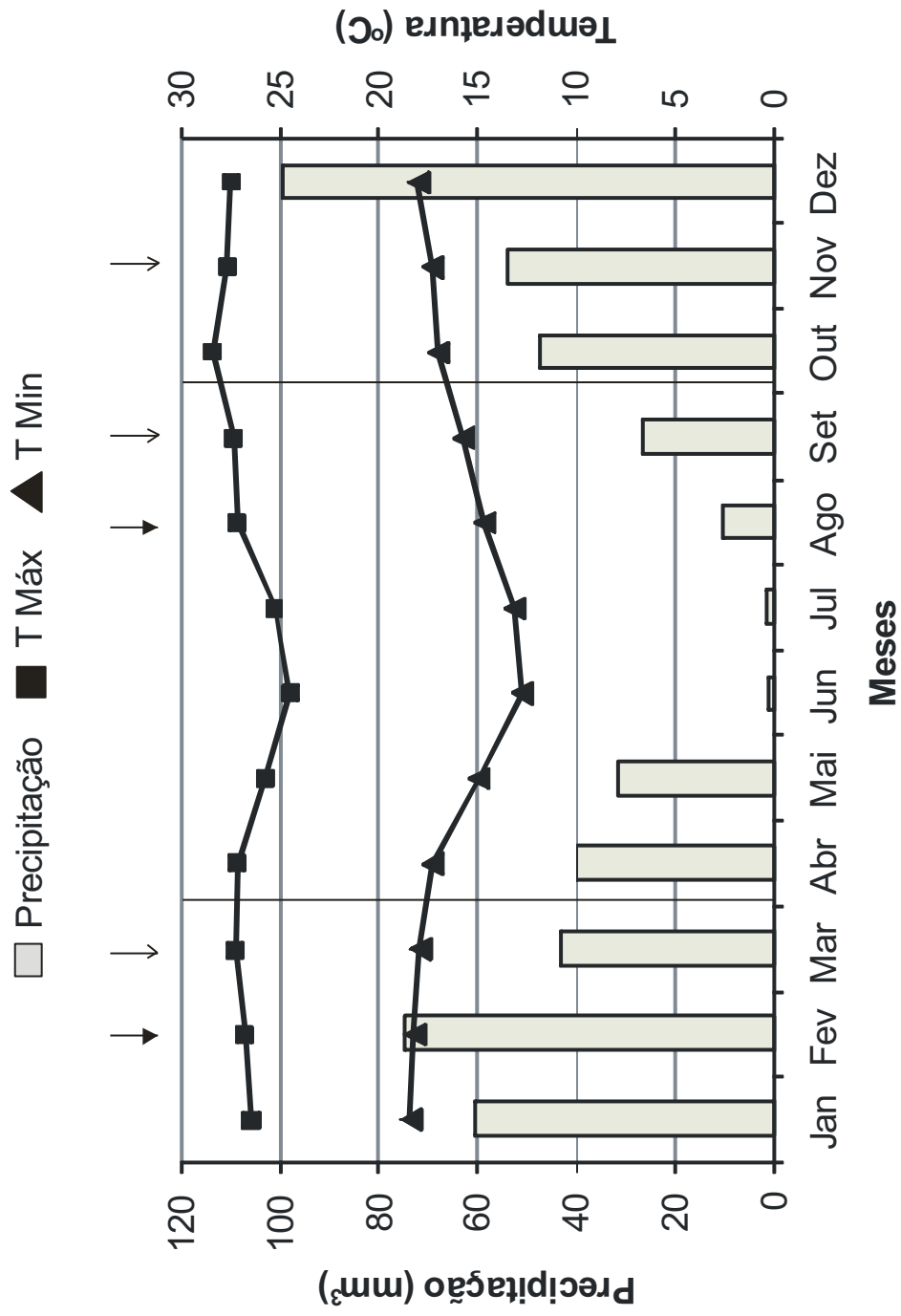
UCD

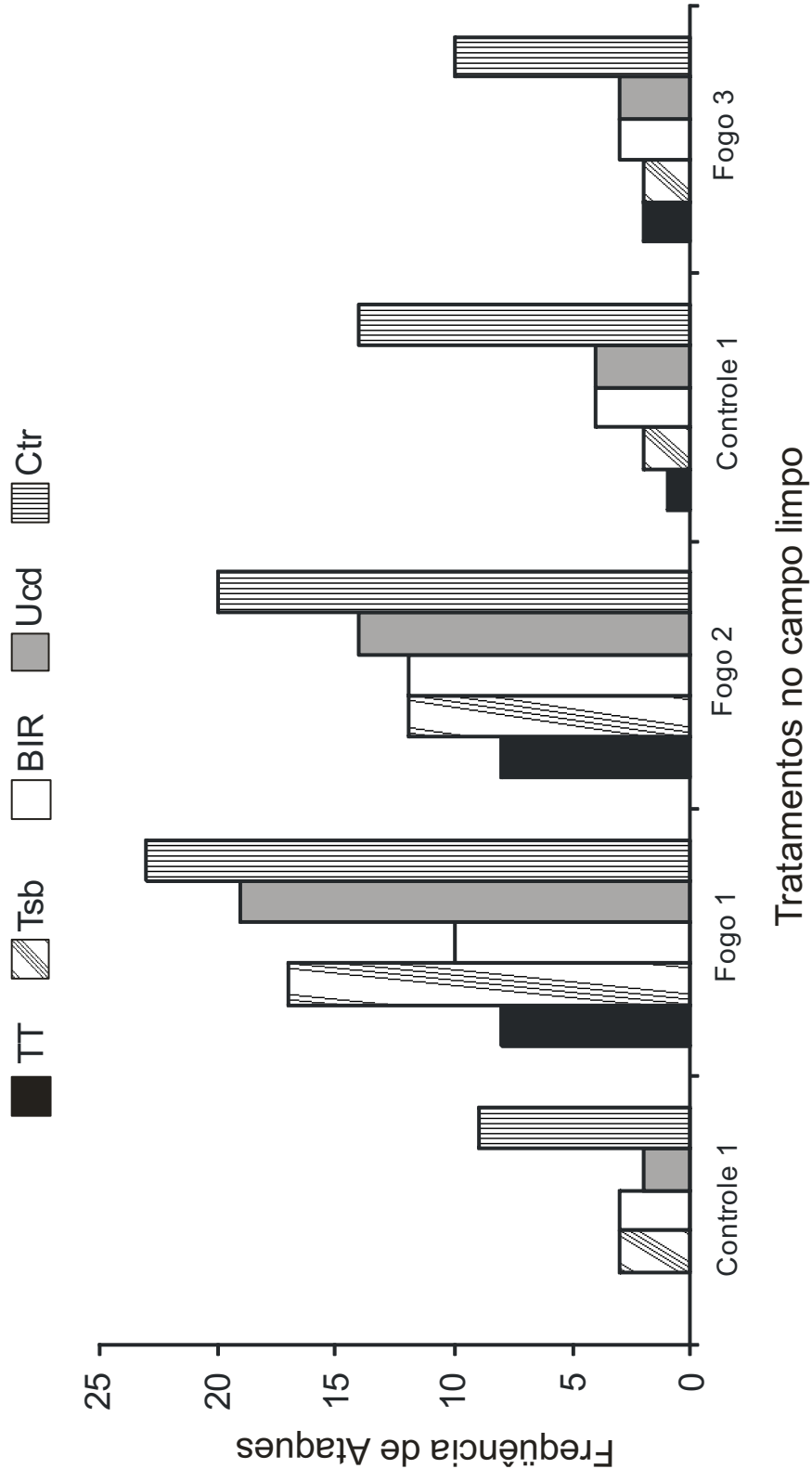


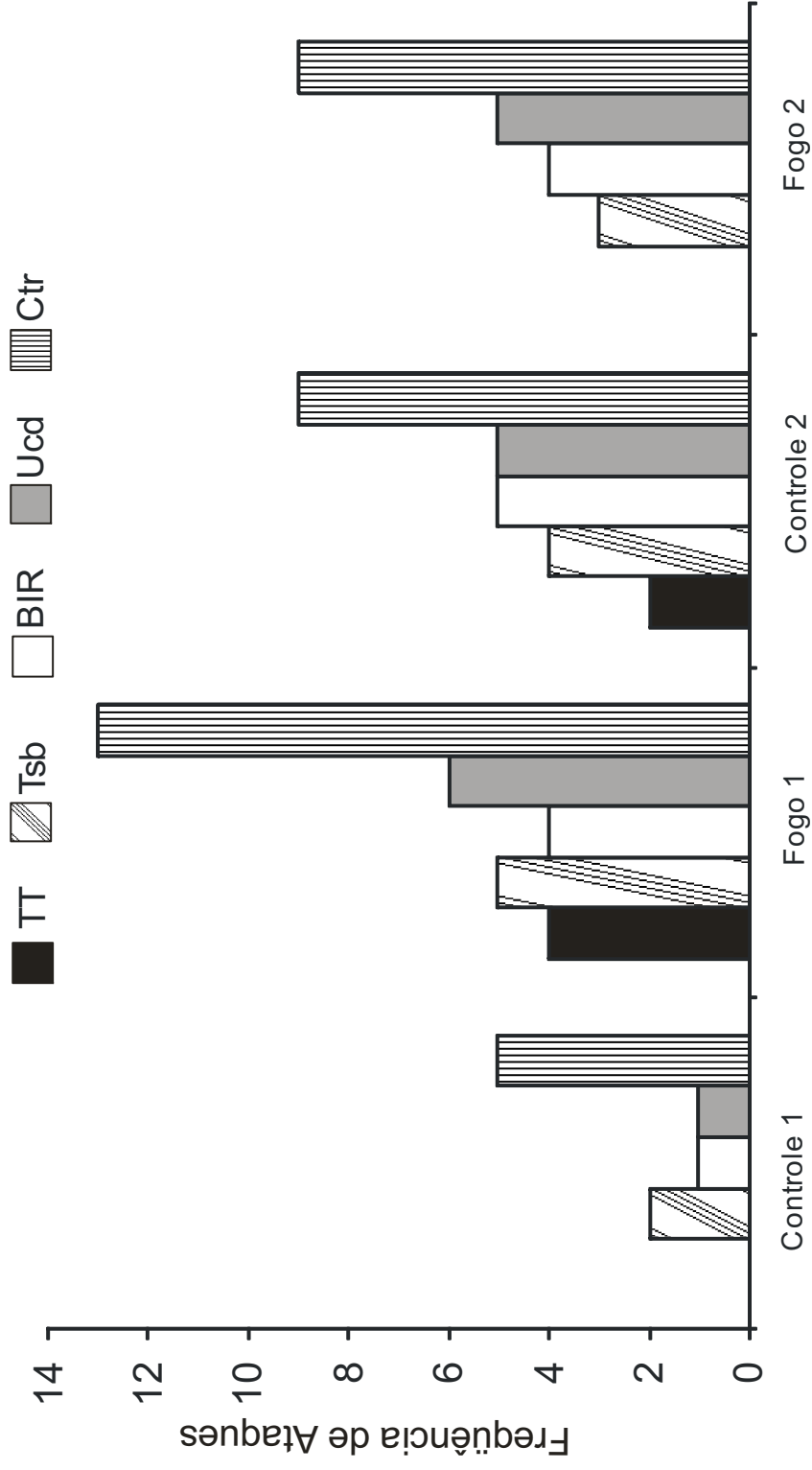
CTR



Por Ailton Maciel







Tratamentos no cerrado *sensu stricto*

