



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Câmpus de São José do Rio Preto

Karina Rodrigues da Silva Banci

O mimetismo entre serpentes de padrão coral na Serra do Mar

São José do Rio Preto
2014

Karina Rodrigues da Silva Banci

O mimetismo entre serpentes de padrão coral na Serra do Mar

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciência da Computação, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração – Ecologia e Comportamento, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Orientador: Prof. Dr. Otavio Augusto Vuolo Marques

São José do Rio Preto
2014

Banci, Karina Rodrigues da Silva
O mimetismo entre serpentes de padrão coral na Serra do
Mar/ Karina Rodrigues da Silva Banci. - São José do Rio Preto:
[s.n.], 2014.
71 f. : 13 il. ; 30 cm.

Orientador: Otavio Augusto Vuolo Marques
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de
Mesquita Filho", Instituto de Biociências, Letras e Ciências
Exatas

1. Mimetismo. 2. Mata Atlântica. 3. *Micrurus corallinus*. 4.
Micrurus decoratus. 5. *Erythrolamprus aesculapii*. I. Marques,
Otavio Augusto Vuolo. III. Universidade Estadual Paulista "Júlio
de Mesquita Filho", Instituto de Biociências, Letras e Ciências
Exatas. IV. Título.

CDU -

Karina Rodrigues da Silva Banci

O mimetismo entre serpentes de padrão coral na Serra do Mar

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciência da Computação, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração – Ecologia e Comportamento, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Otavio Augusto Vuolo Marques
UNESP – São José do Rio Preto
Orientador

Prof. Dr. Marcio Roberto Costa Martins
Instituto de Biociências - USP

Prof. Dr. Paulo Roberto Guimarães Junior
Instituto de Biociências - USP

São José do Rio Preto
10 de Fevereiro de 2014

Aos meus avós, por sempre me incentivarem a ver cobras de todas as cores
quando viajavamos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Dr. Otavio A.V. Marques pela ótima orientação, acessibilidade e todas as conversas e discussões sobre o projeto.

Agradeço imensamente ao Bill, a Linda e o Carlos, da Fundação Lymington, por sempre nos receberem de braços abertos e serem sempre fantásticos!

Agradeço ao Sr. João Paulo Villani, gestor do Núcleo Santa Virgínia, por viabilizar o desenvolvimento do projeto. Agradeço também aos monitores do Parque, especialmente o Will, o Cristiano e o Luciano, por todo o auxílio.

Agradeço à minha família, por toda a compreensão e apoio. Por tolerarem toda a bagunça, com tanta massinha e coisas de campo pela casa toda! Mãe, obrigada por ser meu porto seguro constante, e por ser tudo pra mim! Pai, muito, muito obrigada por me incentivar e investir na minha educação! Amo vocês! Simples assim!

Agradeço ao Michael, por me apoiar, ajudar, acalmar, tranquilizar, me fazer rir, me aconselhar, estar sempre ao meu lado e até ir pro brejo comigo, e gostar! Obrigada por seu meu tudo, meu amor e minha vida!

Agradeço à Paty, imensamente. Se não fosse por seu apoio e imensa dedicação e minúcia, esse trabalho não existiria. Obrigada, obrigada, obrigada, do fundo do meu coração!

Agradeço aos meninos, meus queridos, por me ajudarem a fazer tantas cobrinhas: Daniel, Lucas e Thiago (em ordem alfabética, porque a gratidão é a mesma), e também a Mayrielle.

Agradeço à Nati, Dany, Cris, Paulo, Kalena, Karina 2, Marina, Thiagão, Dani Gennari, Raúl, Fernandão, e, novamente, Paty, Daniel Leandro, Lucas

e Thiago por me ajudarem no campo. Sem vocês seria impossível, mas, mais importante, vou guardar pra sempre todas as risadas que demos! Vocês fizeram com que um trabalho árduo e cansativo se tornasse maravilhoso, a ponto de ir pra campo todo mês ser meu incentivo!

Agradeço ao Zé por toda a ajuda com as análises, e por ler meus textos, assim como o Paulo e a Camilla.

À Maria José, meu muito obrigada por toda a compreensão durante todo o processo. Você é um modelo de profissionalismo e ética em que desejo me espelhar!

Agradeço à Camilla (meu filhotinho) pela amizade, e por tornar melhores meus dias no lab., assim como a Tais, a Lorena, o Elkin, o Zé, o Diego, a Fernanda.

Obrigada à Kelly, por não se perder com minha bagunça de livros, artigos e prestação de contas da FAPESP. Obrigada também ao Adriano, e todo o pessoal do laboratório (não vou citar todos, para não correr o risco de deixar alguém de fora), pela amizade e apoio.

É isso aí! Agora... Continue a nadar, continue a nadar!

RESUMO

O mimetismo entre serpentes de padrão coral foi um dos primeiros descritos, e desde então é alvo de grande debate. Desde a década de 50, diversos aspectos sobre o tema vêm sendo questionados. O presente trabalho, dividido em dois capítulos, teve como objetivo gerar informações inéditas sobre o tema no Brasil. O primeiro capítulo constitui uma extensa revisão sobre o mimetismo entre serpentes, com ênfase naquelas de padrão coral. O segundo capítulo aborda a investigação do aposematismo e polimorfismo em dois supostos complexos miméticos, em que *Micrurus corallinus* serviria de modelo para *Erythrolamprus aesculapii* e *Micrurus decoratus* na Serra do Mar. Ambos os estudos, conduzidos paralelamente, evidenciaram as controvérsias acerca do tema, uma vez que o mimetismo entre estas espécies de padrão coral não pode ser plenamente corroborado. Este fato não impede a possibilidade de que o mimetismo entre essas espécies tenha ocorrido no passado, bem como não impede que existam outros complexos miméticos constituídos por outras serpentes de padrão coral na Mata Atlântica. Um assunto tão controverso como o mimetismo em corais somente poderá ser melhor esclarecido com investigações extensas e aprofundadas sobre o tema.

Palavras-chave: *Mimetismo*; *Mata Atlântica*; *Micrurus corallinus*; *Micrurus decoratus*; *Erythrolamprus aesculapii*.

ABSTRACT

*Mimicry among coral snakes has been described formerly, and since the 1950's many questions have continuously been raised about the subject. The present work, divided in two chapters, has the aim of providing new information on mimicry among coral snakes in Brazil. The first chapter comprises an extensive review of the topic, with emphasis on coral snakes. The second chapter focuses on experimental studies concerning aposematism and polymorphism in two supposed mimetic complexes, in which *Micrurus corallinus* is considered the mimetic model for *Erythrolamprus aesculapii* and *M. decoratus* at localities in Serra do Mar (São Paulo, Brazil). Both studies were conducted simultaneously, and once again spread the controversy concerning mimicry among coral snakes, since the existence of the mimetic complexes analyzed could not be fully confirmed with the experiments. The fact that mimicry was not effectively confirmed in these specific complexes does not necessarily preclude the possibility of its existence in the past, nor even the existence of other mimetic complexes among other coral snakes, nor the absence of mimicry involving the very same species in other localities in this broad region that is considered a diversity hotspot. Investigations concerning mimicry as extensively as possible would certainly contribute to an increased understanding of such a controversial subject.*

*Keywords: Mimicry; Atlantic Forest; *Micrurus corallinus*; *Micrurus decoratus*; *Erythrolamprus aesculapii*.*

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1 – UMA REVISÃO SOBRE MIMETISMO EM SERPENTES E O PROBLEMA DOS MÍMICOS DE COBRAS CORAIS	10
RESUMO	11
<i>ABSTRACT</i>	12
UMA VISÃO GERAL SOBRE O MIMETISMO	13
MIMETISMO BATESIANO E MÜLLERIANO	15
MIMETISMO EM SERPENTES	16
MIMETISMO EM COBRAS CORAIS	18
EXPERIMENTOS COM RÉPLICAS DE MASSA DE MODELAR	23
ESTUDOS SOBRE MIMETISMO DE CORAIS NO BRASIL	26
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28
CAPÍTULO 2 – MIMETIC COMPLEXES IN CORAL SNAKES FROM ATLANTIC FOREST	35
<i>ABSTRACT</i>	36
INTRODUCTION	38
MATERIALS AND METHODS	42
STUDIED SPECIES	42
POLYMORPHISM IN <i>ERYTHROLAMPRUS AESCULAPII</i>	42
POLYMORPHISM IN <i>MICRURUS DECORATUS</i>	43
STUDY AREA	44
PLASTICINE REPLICAS	45
EXPERIMENTS	47
APOSEMATISM	47
POLYMORPHISM	48
DATA COLLECTION	49
RESULTS	51
PREDATION IMPRINTS	51
APOSEMATISM	51
POLYMORPHISM	53
REANALYSIS OF THE DATA, CONSIDERING PREDATION ONLY UPON ADULT-SIZED REPLICAS	55
DISCUSSION	56
AKNOWLEDGEMENTS	62
REFERENCES	62

**UMA REVISÃO SOBRE MIMETISMO EM SERPENTES E
O PROBLEMA DOS MÍMICOS DE COBRAS CORAIS**

RESUMO

O mimetismo é um mecanismo de defesa consideravelmente difundido entre os animais, tanto invertebrados quanto vertebrados. Diversos complexos miméticos envolvendo serpentes já foram propostos, com base em similaridades morfológicas, comportamentais e fisiológicas. A semelhança de colubrídeos e dipsadídeos com elapídeos de padrão coral foi evidenciada pela primeira vez em 1867, por Wallace. Apesar de antigo, o mimetismo é um assunto bastante controverso, e ainda não foi completamente elucidado ou provado. A partir de 1954, uma série de publicações deu origem a um debate, evidenciando argumentos a favor e contra o mimetismo entre as serpentes de padrão coral. Estes trabalhos focaram-se em questões tais como (i) a existência de supostos mímicos onde não há modelos, (ii) a proporção de modelos vs. mímicos, (iii) atividade diária dos modelos, (iv) letalidade de seu veneno, e (v) o processo de aprendizado dos predadores. E todas essas questões continuam sendo discutidas até os dias atuais. Neste sentido, o presente capítulo compreende uma extensa revisão sobre o mimetismo entre serpentes, com ênfase nas corais.

Palavras-chave: mimetismo; corais; revisão.

ABSTRACT

Mimicry is a defense mechanism widespread among animals, encompassing both invertebrates and vertebrates. Concerning snakes, many mimicry cases have been hypothesized, based mainly on morphological similarities, but also due to behavioral and physiological similarities. The resemblance of colubrid and dipsadid to elapid snakes with coral pattern was first evidenced by Wallace in 1867. Despite the fact of being a long-dated subject, the existence of mimicry among coral snakes is still highly controversial, and has not been clarified yet, nor completely proven. Starting in 1954, a series of publications evidencing pros and cons about the “coral snake mimic problem” were published. Debates encompass many issues, such as (i) existence of supposed mimics where there are no models, (ii) proportion of models vs. mimics, (iii) daily activity of the models, (iv) lethality of the models’ venom, and (v) learning process of the predators. All these questions continue under debate until presently. Accordingly, the present chapter comprises an extensive review of mimicry among snakes, with emphasis on coral snakes.

Keywords: mimicry; coral snakes; review.

UMA REVISÃO SOBRE MIMETISMO EM SERPENTES E O PROBLEMA DOS MÍMICOS DE COBRAS CORAIS

Karina R.S. Banci^{1,2} & Otavio A.V. Marques¹

¹Laboratório de Ecologia e Evolução, Instituto Butantan, São Paulo, Brasil.

²Universidade Estadual Paulista, Campus de São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil.

Autor correspondente: karina.banci@butantan.gov.br

Uma visão geral sobre o mimetismo

O mimetismo é um complexo que envolve pelo menos três protagonistas: um organismo que emite estímulos ou sinais perceptíveis – o modelo -, um segundo organismo que imita o modelo – o mímico -, e um animal receptivo aos sinais emitidos pelo modelo, e que, no contexto mimético, é enganado pelo mímico. Brodie III & Brodie Jr. (2004) descrevem os elementos fixos do mimetismo, na forma de dois indivíduos emitindo sinais (sejam eles visuais, químicos, auditivos, ou outros), e um terceiro indivíduo que capta estes sinais e os utiliza como base para algum tipo de ação comportamental (fig. 1).

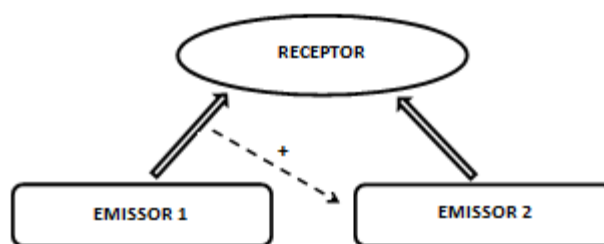


Fig. 1: Os elementos fixos do mimetismo, representando os dois emissores de sinal e um receptor. Note que o Emissor 2 copia o estímulo emitido pelo Emissor 1, iludindo o Receptor, portanto, com um sinal falso (adaptado de Brodie III & Brodie Jr.).

É importante ressaltar que só devem ser considerados como mimetismo os casos em que um sinal de interesse ao receptor é imitado. Portanto, de acordo com essa definição, quando se imita um substrato ou

outro objeto desinteressante ao receptor, trata-se de um caso de camuflagem ou comportamento críptico (Wickler, 1968; Endler, 1981). Deste modo, o mimetismo serve para enganar o receptor de um dado sinal, e, de acordo Wickler (1968), já é considerado bem-sucedido se conseguir iludir um receptor uma única vez; entretanto, quanto mais vezes, mais vantajoso.

O termo mimetismo geralmente remete a similaridades visualmente perceptíveis, tais como formas e padrões de coloração. Entretanto, esta é uma limitação decorrente de a visão ser o sentido mais aguçado no homem, sendo estas características, portanto, mais facilmente identificadas, o que acaba provocando um viés nas modalidades sensoriais usualmente reconhecidas em relações miméticas. A definição de mimetismo fornecida por Dunn (1954), em que o autor diz que “o aparência externa (...) é compartilhada por espécies de diversas ancestralidades”, já reflete isso. Os sinais de interesse podem envolver os mais variados sentidos: visão, audição, olfato, e até mesmo, sinais químicos e elétricos (Pough, 1988; Brodie III & Brodie Jr, 2004). Rowe *et al.* (1986) demonstraram, por exemplo, um caso de mimetismo defensivo em que uma espécie de coruja-buraqueira (*Athene cunicularia*), quando encurralada por esquilos (seus predadores) vocalizava, imitando o barulho do guizo de espécies de cascavéis (*Crotalus* spp. e *Sistrurus* spp.) simpátricas.

O mimetismo pode ter diversas finalidades, desde alimentação e reprodução, até defesa (revisão em Pasteur, 1982). Entretanto, de maneira geral, de acordo com o tipo de benefício obtido pelo mímico, o mimetismo pode ser classificado como agressivo ou defensivo (de proteção). No primeiro caso, o mímico é um predador ou parasita, que adquire uma aparência atrativa para vítimas potenciais. No segundo caso ocorre o oposto, e os mímicos adquirem uma aparência para afastar seus

predadores. Este último caso inclui o complexo mimético entre serpentes com padrão coral.

Mimetismo Batesiano e Mülleriano

O mimetismo defensivo é dividido, predominantemente, em duas classes: mimetismo Batesiano e mimetismo Mülleriano (Huheey, 1961).

Bates (1862) sugeriu que presas palatáveis poderiam obter benefícios ao se assemelharem a espécies impalatáveis. Deste modo, o mimetismo Batesiano consiste na ilusão de um predador, que confunde uma presa indefesa com um modelo tóxico e/ou perigoso.

Müller (1879), por sua vez, notou que uma vantagem mútua também poderia resultar a partir da convergência de padrões entre espécies impalatáveis. Portanto, no mimetismo Mülleriano espécies tóxicas emitem um mesmo tipo de sinal para o receptor.

No caso do mimetismo Batesiano, a ausência de toxicidade ou periculosidade dos mímicos torna evidente a vantagem que eles obtêm ao se assemelharem aos modelos tóxicos e perigosos, representada pela proteção contra os predadores. As premissas do Mimetismo Batesiano estabelecem que a abundância dos mímicos seja limitada pela abundância dos modelos (Huheey, 1976). Alguns experimentos demonstram que a proteção é, de fato, reduzida, quando os modelos são raros (Pfennig *et al.*, 2001). Dados demonstram que, devido às pressões de seleção serem dependentes da frequência no caso do Mimetismo Batesiano, o polimorfismo é favorecido com o aumento da distância entre os mímicos e os modelos. Harper Jr. (2006) demonstrou que espécies de *Lampropeltis triangulum elapsoides* possuem padrão mais semelhante ao de *Micrurus fulvius* quando em simpatria, com relação ao tamanho dos anéis, do que quando em alopatria. Entretanto, alguns autores defendem que os mímicos possam ser mais abundantes quando o modelo é altamente tóxico (Brower *et al.*, 1960; Gilbert, 2005).

Já no caso do mimetismo Mülleriano, deve-se considerar que o aprendizado dos predadores envolve a morte de um número de presas. Os predadores têm que aprender a reconhecer cada uma das espécies impalatáveis, por meio dos sinais que elas emitem, para que possam, então, evitá-las. Portanto, se várias espécies emitem diferentes sinais, os predadores devem aprender a reconhecer cada um deles separadamente, o que culmina em maior número de perdas para cada uma das espécies (Huheey, 1961; Wickler, 1968). Desta forma, se duas ou mais espécies compartilharem o mesmo sinal de advertência, as perdas são divididas entre as espécies, resultando no chamado efeito diluidor, de modo que no Mimetismo Mülleriano o monomorfismo é favorecido. Os custos da mortalidade per capita são, portanto, minimizados pela maximização do número de espécies com capacidade de defesa, que compartilham um sinal de advertência em comum (Speed, 1999).

As dinâmicas envolvendo os mimetismos Batesiano e Mülleriano são bem exploradas em Matthews (1977).

Mimetismo em serpentes

O mimetismo é bastante difundido entre os mais diversos grupos animais, sendo muito conhecido e estudado entre insetos (para uma revisão, consultar Pough, 1988). No que diz respeito às serpentes, Wallace (1867), em seu livro “*Mimicry and Other Protective Resemblances Among Animals*” fez um dos primeiros registros, ao ressaltar as semelhanças entre cobras corais das famílias Elapidae e Colubridae na “América Tropical”.

Desde então, diversos outros registros foram feitos, englobando diversas espécies de serpentes. Revisões sobre o tema são apresentadas nos trabalhos de Pough (1988), Brodie III & Brodie Jr (2004) e Greene & McDiarmid (2005). Este último trabalho evidencia, ainda, padrões macroevolutivos peculiares ao mimetismo em serpentes, aos quais os autores denominaram “Efeitos Savage-Wallace”. De acordo com os referidos efeitos: (1) o mimetismo é mais frequente entre organismos

intimamente relacionados, que compartilham um plano corporal comum; (2) quando ocorre entre organismos filogeneticamente distantes, é mais provável que envolva grupos de organismos com formas de corpo simples, tais como planárias, peixes e serpentes, em decorrência de convergência evolutiva; (3) o mimetismo é bastante difundido entre as serpentes devido a (1) e (2), e também pela alta toxicidade dos modelos; (4) esta alta toxicidade dos modelos acaba criando nichos para outras espécies não protegidas.

Gans & Latifi (1973) sugerem um caso de mimetismo entre o colubrídeo *Boiga trigonata* e o viperídeo *Echis carinatus*, com base na similaridade dos padrões de coloração e do comportamento. Kroon (1975), revisitando o trabalho de Gans & Latifi (1973), classifica o complexo mimético como Mülleriano, já que *Boiga*, uma serpente opistóglifa, pode causar experiência desagradáveis a predadores. O autor sugere, ainda, que *B. trigonata* poderia servir como modelo para outras espécies do gênero *Boiga*, constituindo, com elas, um complexo mimético Batesiano.

Sánchez-Herrera *et al.* (1981) sugerem um caso de mimetismo Batesiano entre o viperídeo *Crotalus durissus culminatus* e o colubrídeo *Pituophis lineaticollis lineaticollis*, com base em semelhanças morfológicas, de coloração e de comportamento.

Mason & Crews (1985) descrevem um caso muito peculiar de mimetismo intraespecífico em *Thamnophis sirtalis parietalis*, em que o macho mimetiza os feromônios liberados pelas fêmeas na época reprodutiva. Por meio da liberação desses feromônios, esse macho atrai a atenção de outros presentes na “bola reprodutiva” para si próprio, aumentando, portanto, suas probabilidades de conseguir copular com a fêmea receptiva.

Yanoski & Chani (1988) descreveram um possível caso de mimetismo duplo de *Bothrops alternatus* e *Micrurus frontalis* por *Lystrophis dorbignyi* de Mar del Plata, Argentina. De acordo com os autores, o padrão de coloração de *L. dorbignyi* seria semelhante ao de *B. alternatus*, e a

espécie apresentaria, quando perturbada, um comportamento semelhante ao de *M. frontalis*, enrodilhando o corpo, e expondo a cauda. Este comportamento, no qual a cauda é exposta, imitando a cabeça, foi denominado por Gelbach (1972) como auto-mimetismo.

Sanders *et al.* (2006) estudaram um caso de mimetismo Müllleriano envolvendo diversas espécies de víboras verdes do Sudeste Asiático. Com base em similaridades nos padrões de coloração, confrontados com dados filogenéticos, os autores sugerem que tenha ocorrido radiação mimética entre populações simpátricas e parapátricas de quatro gêneros.

Gans (1961) evidenciou as semelhanças tanto no padrão de coloração, quanto nos comportamentos de advertência entre espécies de *Dasypeltis* e várias espécies de viperídeos pró-crípticos. Com base nas similaridades morfológicas e na distribuição geográfica, o autor estabeleceu dois grupos miméticos: a) *D. scabra* com *Echis carinatus*, *Causus rhombeatus*, *C. defilippii*, *C. lineatus*, *Bitis caudalis*, *B. heraldica*; b) *D. palmarum* e *B. heraldica*. O mimetismo envolvendo espécies com coloração críptica pode ser questionado, uma vez que podem ser decorrentes de convergência em função da camuflagem do animal no meio em que vive. Porém, Wüster *et al.* (2004), estudando colorações crípticas, evidenciaram por meio de experimentos com réplicas do viperídeo *Vipera berus*, que não é necessária a coloração aposemática para a existência de mimetismo.

Mimetismo em cobras corais

Conforme mencionado anteriormente, o mimetismo entre cobras corais foi um dos primeiros descritos (Wallace, 1867), e tem sido um dos temas mais debatidos envolvendo as serpentes. Diversos autores defendem a existência de um complexo mimético formado por elapídeos e representantes de outras famílias com padrão de coloração coral. Por outro lado, outros ainda rejeitam tal relação. No presente tópico, será feita uma explanação geral com base nos trabalhos conduzidos sobre o tema.

Dunn (1954) faz uma revisão sobre o assunto no trabalho por ele denominado como “A Questão da Cobra Coral no Panamá”. Esta publicação foi a precursora de uma série de outras, de títulos bastante semelhantes, onde passaram a ser debatidos os argumentos favoráveis e contrários à existência de mimetismo entre corais. Dunn retoma o debate que desde 1913 havia sido mal explorado, reunindo evidências a favor do mimetismo, com base na proporção modelo/mímicos, em alterações ontogenéticas em *Lampropeltis triangulum gaigae*, além de levantar questões a serem estudadas envolvendo os hábitos e os predadores de corais, visando elucidar melhor este complexo mimético.

No ano seguinte, Brattstrom (1955) apresenta diversos argumentos contrários ao mimetismo, tais como a ocorrência de espécies consideradas mímicas onde não há modelos, e a referência de espécies de corais serem noturnas, ao passo que os predadores visualmente orientados seriam diurnos. O autor defende que as semelhanças de coloração encontradas entre as cobras corais são decorrentes de convergência evolutiva em torno de um padrão de coloração críptico que confira proteção e, de acordo com o autor, a evolução da coloração dessas corais seria decorrente da seleção deste tipo de padrão. Ou seja, o padrão de coloração coral poderia ter um efeito disruptivo e também deflectivo, o que conferiria proteção. Este argumento explicaria a ocorrência de “mímicos” onde não há modelos. Além disso, o autor acredita que seria mais fácil explicar que vários grupos de serpentes evoluíram, adquirindo um mesmo padrão de coloração devido à atuação da seleção natural, em vez de explicar que vários eventos evolutivos independentes teriam ocorrido para que houvesse o mimetismo de uma espécie venenosa relativamente sem importância. O conceito de mimetismo defendido por Brattstrom, ainda, é oposto ao defendido por Dunn (1954). Brattstrom diz que, em geral, nas situações em que o mimetismo ocorre, ele é monofilético em origem, e toda uma família ou gênero mimetizaria outro grupo ou espécie. Dunn, ao contrário, diz que o mimetismo refere-se a um processo que envolve espécies de diferentes

ancestralidades. Este conceito foi confirmado por Oliver & Prudic (2010), que por meio de estudos utilizando oito *loci* nucleares em espécies de borboletas do gênero *Limenitis*, comprovaram que não é necessário que haja monofiletismo para que ocorra mimetismo.

Hecht & Marien (1956) dão continuidade às discussões, apresentando diversos argumentos a favor do mimetismo entre corais, refutando os argumentos apresentados por Brattstrom (1955). Dados da literatura publicados anteriormente haviam demonstrado que, quanto mais distante de populações de *Micrurus*, maior o polimorfismo em *Lampropeltis doliata doliata*. Com base nestes dados, os autores apresentam um argumento marcante contra a justificativa de Brattstrom, de que a convergência evolutiva seria decorrente das características disruptivas e deflectivas oferecidas pelo padrão coral. Hecht & Marien alegam que, se este fosse o motivo da convergência, não haveria porque ocorrer polimorfismo conforme fosse ocorrendo distanciamento dos centros de simpatria. Assim como Dunn (1954), Hecht & Marien também levaram em consideração as proporções entre modelos/mímicos, sugerindo, ainda, que serpentes opistóglifas como *Erythrolamprus* sp., *Oxyrhopus* sp. e *Rhynobothryum* sp. sejam consideradas como mímicos Müllerianos e que, portanto, também servissem como modelos para mímicos Batesianos inofensivos, tais como serpentes áglifas como *Atractus* sp. e *Pliocercus* sp.. A respeito da presença do mímico onde não há modelos, Hecht & Marien levantam um ponto de vista interessante, dizendo que, ainda que essas duas espécies sejam alopátricas, se os predadores estiverem presentes em ambas as áreas, isso pode acabar fazendo com que consideremos a área como simpátrica. Os autores defendem, ainda, que o fato de colorações mais crípticas serem mais comuns entre as serpentes não impossibilitaria que um padrão aposemático evoluísse em alguns grupos. Além disso, o padrão de coloração coral poderia ter uma dupla função, sendo, ao mesmo tempo aposemático e críptico (disruptivo e/ou deflectivo). Deste modo, a seleção para um padrão aposemático teria sido

o fator principal na evolução dos padrões corais, entretanto a seleção para uma coloração críptica também poderia estar envolvida. Pough (1976), por exemplo, menciona os efeitos crípticos conferidos por padrões de coloração com bandas ou anéis por meio de observações em *Natrix sipedon sipedon*. Hecht & Marien concluem citando uma frase de Carpenter & Ford (1933), que diz que “aqueles que se recusam a aceitar o mimetismo como realidade devem propor uma alternativa ou explicação mais adequada para cobrir os fatos”, e dizem que até aquele momento não havia sido proposta qualquer outra explicação mais adequada.

Wickler (1968) refutou que a maioria das espécies de serpentes com padrão de coloração coral fosse noturna, e declarou que a coincidência de padrões encontrados em serpentes da América do Sul não poderia ser atribuída ao acaso, de modo que o mimetismo seria a explicação mais plausível. Entretanto, o autor via a alta letalidade das corais-verdadeiras como um complicador para a existência do mimetismo entre as corais, o que denominou como problema do modelo letal. De acordo com ele, essa alta letalidade do veneno das corais-verdadeiras impediria o aprendizado por parte dos predadores. Outro problema seria as proporções entre modelos e mímicos encontradas em estudos conduzidos por Mertens, em que dados de serpentes coletadas e enviadas ao Instituto Butantan durante quatro anos indicavam que os mímicos (corais-falsas) eram muito mais abundantes do que os modelos (corais-verdadeiras, do gênero *Micrurus*). Com base nestas questões, Wickler propôs um novo tipo de complexo mimético, chamado de Mimetismo Mertensiano. Desta forma, o complexo mimético seria constituído por espécies com grau intermediário de toxicidade (corais-falsas opistóglifas), as mais abundantes, e que serviriam de modelo para espécies venenosas (*Micrurus*) e espécies indefesas (corais-falsas áglifas). Estaria assim resolvido, o problema da alta letalidade do modelo, e também da abundância dos modelos.

Grobman (1978) rediscute as dificuldades da teoria do mimetismo clássico quando aplicado às corais. Repetindo autores prévios, ele

considera as espécies de *Micrurus* como sendo predominantemente noturnas, e discute a questão do modelo letal, problema este já considerado anteriormente por Hecht & Marien (1956) e Wickler (1968). Tal autor também retoma o fato de pressupostos mímicos ocorrerem em áreas onde não há modelos. Assim, alega que, devido a estes fatores, o mimetismo clássico não seria uma explicação satisfatória, e que, como alternativas, poderiam ser sugeridas a convergência evolutiva mencionada por Brattstrom (1955), uma rejeição inata por parte dos predadores ou uma terceira hipótese, formulada pelo próprio autor: o pseudomimetismo. De acordo com esta teoria, entre serpentes de hábitos secretivos, como as cobras corais, não haveria atuação da seleção natural, de modo que padrões bizarros e de cores brilhantes se desenvolveriam, independentemente. O pseudomimetismo se concretizaria, portanto, quando espécies de tamanho semelhante desenvolvessem um padrão de coloração também semelhante, ocorrendo em uma mesma área geográfica.

A partir da década de 70, estudos experimentais ganharam destaque, auxiliando a elucidar certas questões levantadas nos debates acima mencionados. Trabalhos conduzidos por Smith (1975; 1977) e Smith & Mostrom (1985) evidenciaram a aversão inata de algumas espécies de aves pelos padrões de coloração coral, resolvendo o problema do modelo letal. Uma vez que as espécies de aves já possuem aversão natural pelo padrão coral, o mimetismo entre as espécies de cobra coral não dependeria do aprendizado destes predadores. Além da aversão inata por parte dos predadores, outras hipóteses foram levantadas, com o intuito de refutar o problema da alta letalidade do modelo, tais como o reduzido tamanho da boca, e resultante ineficiência da mordida de corais-verdadeiras, ou a menor toxicidade do veneno de juvenis e espécies de toxicidade intermediária, como *Erythrolamprus*, além de poder haver casos em que a quantidade de veneno inoculada é pequena (por opção ou por ser uma serpente pequena, ou pela ineficiência do aparato de veneno), de

modo que o predador ficaria debilitado, mas não morreria, aprendendo com a experiência (Hecht & Marien, 1956; Greene & McDiarmid, 1981). Os predadores poderiam, ainda, aprender a evitar as cobras corais ao observarem a experiência de outros animais (Greene & McDiarmid, 1981), sendo que este processo seria facilitado em espécies de predadores sociais, por meio da chamada facilitação social (Gelbach, 1972).

Greene & McDiarmid (1981), apoiados pelos dados obtidos a partir dos experimentos acima mencionados, além de basearem-se fortemente na similaridade entre os padrões de espécies de cobras corais simpátricas, também corroboraram a hipótese da existência de um complexo mimético entre estas serpentes. Os autores ressaltaram, ainda, que este mimetismo baseia-se em um padrão aposemático. Matthews (1977) evidencia que a aprendizagem do predador depende de um processo de formação de imagem da presa. Assim, como estratégia de defesa, as presas teriam que prevenir a formação de uma imagem de busca por parte do predador (por meio de um padrão críptico, por exemplo), ou induzir a formação de imagens aversivas, pela utilização de coloração aposemática. Esta poderia ser a estratégia utilizada pelas corais.

Experimentos com réplicas de massa de modelar

Na década de 90, foi conduzido por Brodie III (1993) um trabalho pioneiro, que veio a contribuir grandemente para que novos experimentos com objetivo de analisar a resposta de predadores a padrões corais fossem realizados. O referido autor utilizou modelos feitos de massa de modelar simulando padrões corais para verificar se haveria diferenças de ataque entre as réplicas com padrão coral e o controle. As réplicas de coral foram feitas com base em padrões apresentados por espécies presentes na área de estudo (Costa Rica), tanto corais-verdadeiras, quanto falsas. Por meio destas investigações, seria possível testar, o aposematismo da coloração coral, o que possibilitaria, ainda, fazer inferências sobre as vantagens decorrentes da existência de um complexo mimético. Os

resultados demonstraram, de fato, que os padrões corais foram mais evitados do que o controle. Entretanto, houve diferença na frequência de ataques, considerando-se os diferentes tipos de padrões, o que evidencia que há mímicos que são menos predados que outros.

Posteriormente, diversos outros experimentos foram realizados, com enfoque similar, e tendo como objetivo avaliar, principalmente, a pressão da predação sobre os padrões corais, quando comparados a um controle de coloração marrom (Brodie III & Janzen, 1995; Hinman *et al.*, 1997; Buasso *et al.*, 2006; Pfennig *et al.*, 2001; Harper Jr., 2006; Harper Jr. & Pfennig, 2007; Pfennig *et al.*, 2007; França, 2008; Kikuchi & Pfennig, 2011; Martins *et al.*, em preparação). Nem todos os experimentos utilizaram réplicas feitas de massa de modelar. Alguns utilizaram argila ou outro tipo de massa, à base de farinha (Speed *et al.*, 2000; Bittner, 2003). A vantagem do uso da massa de modelar sobre outros materiais é que os ataques dos predadores ficam registrados na réplica, sob a forma de marcas de bicos, dentes e unhas, o que possibilita identificar, senão as espécies, ao menos os grupos de predadores responsáveis pelos ataques. O encontro com serpentes na natureza é algo extremamente difícil. Portanto, observar casos de predação torna-se ainda mais raro. Por este motivo, o emprego de réplicas feitas com massa de modelar é de extrema utilidade. De maneira geral, em todos estes experimentos, os padrões de coloração foram mais evitados pelos predadores. Em alguns destes trabalhos (Pfennig *et al.*, 2001; Harper Jr., 2006; Harper Jr. & Pfennig, 2007; Pfennig *et al.*, 2007), os predadores presentes foram mamíferos. Considera-se que, com exceção dos primatas, os mamíferos não possuem uma visão muito aguçada, sendo dicromáticos. Este, inclusive, era um dos argumentos utilizados contra o mimetismo em cobras corais. Entretanto, como estes predadores evitaram mais este tipo de padrão do que se fosse simplesmente ao acaso, estes experimentos acabaram refutando os argumentos anteriormente apresentados, sobre a predação por mamíferos não representar pressão de seleção sobre os padrões corais. Além destes

estudos, Gelbach (1972), utilizando réplicas de borracha, demonstrou que o mimetismo do comportamento de defesa realizado por corais-verdadeiras por colubrídeos servia para afugentar quatis (*Nasua narica*, Procyonidae) e queixadas (*Tayassu pecari* e *Pecari tajacu*, Tayassuidae). O autor ressalta que, mais do que o padrão de coloração coral, o mimetismo do comportamento (ao qual ele denominou “auto-mimetismo”) conferiria proteção contra os predadores. Como as réplicas com coloração coral foram menos atacadas, o padrão em si serviria para reforçar o comportamento de auto-mimetismo. Opostamente, há registros sobre espécies de aves (Smith, 1969; DuVal *et al.*, 2006) e mamíferos (Beckers *et al.*, 1996) que não possuem aversão pelo padrão coral, podendo pregar essas serpentes. Estes dados demonstram que, apesar de em muitos casos a coloração conferir proteção contra predadores, essa proteção não é absoluta, uma vez que pode haver predadores menos suscetíveis à toxicidade, ou que aprenderam a manipular as serpentes de forma a não sofrerem retaliações.

Enquanto há diversos debates sobre a existência de mimetismo envolvendo as espécies de padrão de coloração de padrão coral, alguns autores já consideram o processo como uma realidade entre o grupo. Roze (1996) e Brodie III & Brodie Jr. (2004) apresentam relações de espécies com padrão de coloração coral consideradas como modelos e mímicos. Outro autor, Jay M. Savage, por exemplo, publicou uma série de trabalhos acerca do tema. Savage & Crother (1989) sugerem mimetismo entre *Urotheca elapoides* e *Micrurus diastema* e *M. elegans*, e entre *U. euryzonae* e *M. mipartitus*. Savage & Slowinsky (1992) publicaram um trabalho contemplando e classificando todos os tipos de padrões de coloração que podiam ser encontrados nas corais-verdadeiras e em seus mímicos das famílias Aniliidae e Colubridae. As siglas e padrões de coloração descritos pelos autores são amplamente difundidos na literatura, quando se fala em espécies de corais. Finalmente, Savage & Slowinsky (1996) publicaram um extenso trabalho sobre o gênero *Scaphiodontophis*,

e propuseram relações de mimetismo entre seus representantes e algumas espécies de *Micrurus* com mônades, tais como *M. alleni*, *M. clarki* e *M. nigrocinctus*.

Estudos sobre mimetismo de corais no Brasil

O primeiro estudo abordando relações de mimetismo entre espécies brasileiras foi realizado por Marques & Puerto (1991), utilizando dados de animais de coleções, além de dados comportamentais de animais de cativeiro. Os autores encontraram semelhanças entre os padrões de coloração de *Erythrolamprus aesculapii* do litoral com *Micrurus corallinus*, sendo que muitos indivíduos da primeira espécie tendem a apresentar mônades, como a coral-verdadeira. O padrão das populações de *E. aesculapii* do interior, por sua vez, poderia caracterizá-las como mímicos imperfeitos de *M. frontalis* e *M. lemniscatus*, uma vez que estas possuem tríades, e, nesta localidade, *E. aesculapii* possui díades. Com relação ao comportamento defensivo (o chamado auto-mimetismo de Gelbach, 1972), foram encontradas grandes similaridades principalmente entre *E. aesculapii* e *M. frontalis* e *M. lemniscatus* (também constatadas previamente por Sazima & Abe, 1991), sendo que *Micrurus corallinus* apresentou tal comportamento com menor frequência do que as demais espécies.

Estas relações de mimetismo foram retomadas por Marques (1992), sendo que neste estudo o autor apresenta, ainda, uma compilação com as semelhanças de comportamentos exibidos por espécies de corais-verdadeiras (*Micrurus corallinus* e *M. decoratus*) e pressupostos mímicos (*Oxyrhopus clathratus*, *Erythrolamprus aesculapii*, *Clelia clelia*, *Siphlophis pulcher* e até mesmo uma espécie de lagarto, *Diploglossus fasciatus*).

Posteriormente, Marques (2002), com base no polimorfismo do padrão de coloração de *M. decoratus*, sugere a existência de mimetismo Mülleriano entre *M. decoratus* e *M. corallinus*, condizente, ainda, com a distribuição geográfica das duas espécies, na Mata Atlântica.

França (2008), além de fazer um histórico sobre o mimetismo em corais, conduziu experimentos acerca do tema em sua tese de doutorado em regiões da Amazônia e do Cerrado. Assim como outros autores citados anteriormente, França utilizou réplicas feitas de massa de modelar para fazer inferências com relação à pressão de predação sobre o padrão coral nestes biomas. Concordando com esses trabalhos, os padrões corais foram mais evitados do que os controles, e os principais predadores foram aves, apesar de também haver ataques causados por mamíferos carnívoros. Por meio da comparação entre a predação nestes dois biomas, o autor pôde verificar que a seleção das espécies miméticas é mais forte em locais abertos, de modo que houve maior frequência de ataques nas áreas florestais da Amazônia e nas matas de galeria do Cerrado. O autor acredita que, por tratar-se de ambientes mais fechados e escuros, as cores acabam não sendo tão perceptíveis e, portanto, o aposematismo acaba não influenciando na escolha do predador. São investigados, ainda, os efeitos que as queimadas, eventos frequentes no Cerrado, teriam sobre a predação das cobras corais. Os resultados demonstram que, apesar das áreas recém-queimadas representarem locais com maior pressão de predação, por serem ambientes abertos, ainda continua sendo vantajoso para as serpentes possuir padrão de coloração coral, e os mímicos obterão maior vantagem quanto mais assemelharem-se ao modelo.

Martins *et al.* (em preparação) conduziram estudos também em região de Cerrado, em Itirapina, considerando a abundância relativa das espécies de corais na natureza e utilizando réplicas de massa de modelar. Os resultados demonstraram que 14,3% dos indivíduos amostrados possuíam padrão coral, e os supostos mímicos (nomeadamente, *Oxyrhopus guibei*, *O. rhombifer* e *Simophis rhinostoma*) foram encontrados com muito mais frequência do que *Micrurus frontalis*, o modelo, numa proporção de 108/2. Os autores propõem, com base nesses resultados, que a existência de um modelo altamente letal, tal como *M. frontalis*, poderia sustentar um complexo mimético com um número de mímicos

muito superior ao número de modelos, contrariando as teorias de Pfennig *et al.* (2001), ou mesmo com mímicos não tão perfeitos, o que condiz com as teorias de Duncan & Sheppard (1965), Edmunds (2000) e Sherrat (2002). As taxas de ataque sobre as réplicas corroboram essa hipótese, uma vez que os padrões corais foram sempre menos atacados, mesmo no caso do padrão apresentado por *O. rhombifer*, considerada, no estudo, como mímicos imperfeitos.

A partir do exposto, é notável que o mimetismo entre cobras corais ainda não está bem esclarecido, e que mais estudos na área são necessários. Poucas foram as investigações conduzidas no Brasil, o que evidencia um grande campo a ser explorado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrén, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat. *Oikos*, v. 71, p. 355-366, 1994.
- Angelstam, P. Conservation of communities – The importance of edges, surroundings and landscape mosaic structure. In: Hansson, L. (Ed.). *Ecological Principles of Nature Conservation*. London, Elsevier, 1992. p. 9-70
- Askins, R.A.; Philbrick, M.J.; Sugeno, D.S. Relationships between the regional abundance of forest and the composition of forest bird communities. *Biological Conservation*, v. 39, p. 129-152, 1987.
- Bates, H.W. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley: Lepidoptera: Heliconidae. *Transactions of the Linnean Society of London*, v. 23, p. 495-566, 1862.
- Beckers, G.J.T.; Lenders, T.A.A.M.; Strijbosch, H. Coral snake mimicry: live snakes not avoided by a mammalian predator. *Oecologia*, v. 106, p. 461-463, 1996.
- Bittner, T.D. Polymorphic clay models of *Thamnophis sirtalis* suggest patterns of avian predation. *Ohio J. Sci.*, v. 103, p. 62-66, 2003.

- Brattstrom, B.H. The coral snake “mimic” problem and protective coloration. *Evolution*, v. 9, p. 217-219, Jun. 1955.
- Brodie III, E.D. Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. *Evolution*, v. 47, p. 227-235, 1993.
- Brodie III, E.D.; Brodie Jr. E.D. Venomous snake mimicry. In: Campbell, J.A.; Lamar, W.W (Eds.). *Venomous Reptiles of the Western Hemisphere*, v. II. Ithaca: Cornell University Press, 2004. p. 617-633
- Brodie III, E.D.; Janzen, F.J. Experimental studies of coral snake mimicry: generalized avoidance of ringed patterns by free-ranging avian predators. *Functional Ecology*, v. 9, p. 186-190, 1995.
- Brower, L.P.; Brower, J.V.Z.; WestcottSource, P.W. Experimental studies of mimicry. 5. The reactions of toads (*Bufo terrestris*) to bumblebees (*Bombus americanorum*) and their robberfly mimics (*Mallophora bomboides*) with a discussion of aggressive mimicry. *The American Naturalist*, v. 94, p. 343-355, 1960.
- Brugger, K.E. Red-tailed hawk dies with coral snake in talons. *Copeia*, v. 1989, p. 508-510, Mai. 1989.
- Buasso, C.M.; Leynaud, G.C.; Cruz, F.B. Predation on snakes of Argentina: Effects of coloration and ring pattern on coral and false coral snakes. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, v. 41, p. 183-188, 2006.
- Duncan, J. & Sheppard, P.M. Sensory discrimination and its role in the evolution of Batesian mimicry. *Behaviour*, v. 24, p. 269-282, 1965.
- Dunn, E.R. The coral snake “mimic” problem in Panamá. *Evolution*, v. 8, p. 97-102, Jun. 1954.
- DuVal, E.H.; Greene, H.W.; Manno, K.L. Laughing falcon (*Herpetotheres cachinnans*) predation on coral snakes (*Micrurus nigrocinctus*). *Biotropica*, v. 38, p. 566-568, 2006.
- Edmunds, M. Why are there good and poor mimics? *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 70, p. 459-466, 2000.
- Endler, J.A. An overview of the relationships between mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 16, p. 25-31, 1981.

- França, F.G.R. *O mimetismo das serpentes corais em ambientes campestres, savânicos e florestais da América do Sul*. 2008. 144 f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília. 2008.
- Gans, C. Mimicry in procryptically colored snakes of the genus *Dasypeltis*. *Evolution*, v. 15, p. 72-91, Mar. 1961.
- Gans, C.; Latifi, M. Another case of presumptive mimicry in snakes. *Copeia*, v. 4, p. 801-801, 31 Dez. 1973.
- Gelbach, F.R. Coral snake mimicry reconsidered: the strategy of self-mimicry. *Forma et Functio*, v. 5, p. 311-320, 1972.
- Gilbert, F. The evolution of imperfect mimicry in hoverflies. In: Fellowes, M.D.E.; Holloway, G.J.; Rolff, J. (Eds.). *Insect Evolutionary Ecology*. Oxon: CABI, 2005. P. 231-288.
- Greene, H.W.; McDiarmid, R.W. Coral snake mimicry: does it occur? *Science*, v. 213, p. 1207-1212, 11 Set. 1981.
- Greene, H.W.; McDiarmid, R.W. Wallace and Savage: Heroes, theories, and venomous snake mimicry. In: Donnely, M.A.; Crother, B.I.; Guyer, C.E.; Wake, M.H.; White, M.E. (Eds.). *Ecology and Evolution in the Tropics: A Herpetological Perspective*. Chicago: University of Chicago Press, 2005. p. 190-208.
- Grobman, A.B. An alternative solution to the coral snake mimic problem (Reptilia, Serpentes, Elapidae). *Journal of Herpetology*, v. 12, p. 1-11, 1978.
- Harper Jr., G.R. *Evolution of a snake mimicry complex*. 2006. 146 f. Tese (Doutorado em Filosofia) – Departamento de Biologia, University of North Carolina, Chapel Hill. 2006.
- Harper Jr., G.R; Pfennig, D.W. Mimicry on the edge: why do mimics vary in resemblance to their model in different parts of their geographical range? *Proc. R. Soc. B*, v. 274, p. 1955-1961, 2007.
- Hartmann, P.A.; Hartmann, M.T.; Martins, M. Ecologia e história natural de uma taxocenose de serpentes no Núcleo Santa Virgínia do Parque Estadual

- da Serra do Mar, no sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, v. 9, p. 173-184, 2009.
- Hecht, M.K.; Marien, D. The coral snake mimic problem: a reinterpretation. *Journal of Morphology*, v. 98, p. 335-365, Mar. 1956.
 - Heikkinen, R.K.; Luoto, M.; Virkkala, R.; Rainio, K. Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *Journal of Applied Ecology*, v. 41, p. 824-835, 2004.
 - Hinman, K.E.; Throop, H.L.; Adams, K.L.; Dake, A.J.; McLauchlan, K.K.; McKone, M.J. Predation by free-ranging birds or partial coral snake mimics: the importance of ring width and color. *Evolution*, v. 51, p. 1011-1014, 1997.
 - Hobbs, R.J.; Saunders, D.A.; Lobry de Bruyn, L.A.; Main, A.R. Changes in biota. In: Hobbs, R.J.; Saunders, D.A. (Eds.). *Reintegrating Fragmented Landscapes*. New York, Springer, 1992. p. 65-106.
 - Huheey, J.E. Studies in warning coloration and mimicry. III. Evolution of Müllerian mimicry. *Evolution*, v. 15, p. 567-568, 1961.
 - Huheey, J.E. Studies in warning coloration and mimicry. VII. Evolutionary consequences of a Batesian-Müllerian spectrum: a model for Müllerian mimicry. *Evolution*, v. 30, p. 86-93, Mar. 1976.
 - Jackson, D.R.; Franz, R. Ecology of the Eastern Coral Snake (*Micrurus fulvius*) in Northern Peninsular Florida. *Herpetologica*, v. 37, p. 213-228, 1981.
 - Kikuchi, D.W.; Pfffenig, D.W. Predator cognition permits imperfect coral snake mimicry. *The American Naturalist*, v. 176, p. 830-834, 2010.
 - Kroon, C. A possible Müllerian mimetic complex among snakes. *Copeia*, v. 3, p. 425-428, 1975.
 - Mason, R.T.; Crews, D. Female mimicry in garter snakes. *Nature*, v. 316, p. 59-60, 1985.
 - Marques, O.A.V. Natural history of the coral snake *Micrurus decoratus* (Elapidae) from the Atlantic Forest in southeast Brazil, with comments on possible mimicry. *Amphibia-Reptilia*, v. 23, p. 228-232, 2002.

- Marques, O.A.V. *História natural de Micrurus corallinus (Serpentes, Elapidae)*. 1992. 80 f. Tese (Mestrado em Ecologia) – Departamento de Ecologia Geral, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. 1992.
- Marques, O.A.V.; Puerto, G. Padrões cromáticos, distribuição e possível mimetismo em *Erythrolamprus aesculapii* (Serpentes, Colubridae). *Mem. Inst. Butantan*, v. 53, p. 127-134, 1991.
- Martins, M.; Spina, F.; Sawaya, R.J. Avoidance of aposematic models and their mimics by avian predators: A review of experimental studies on coralsnake patterns with new data from a Neotropical savanna. *Em preparação*.
- Matthews, E.G. Signal-based frequency-dependent defense strategies and the evolution of mimicry. *The American Naturalist*, v. 111, p. 213-222, 1977.
- Müller, F. Ituna and Thyridia; a remarkable case of mimicry in butterflies. *Transactions of the Entomological Society of London.*, p. xx-xxix, 1879.
- Oliver, J.C.; Prudic, K.L. Are mimics monophyletic? The necessity of phylogenetic hypothesis tests in character evolution. *BMC Evolutionary Biology*, v. 10, p. 239, 2010.
- Pasteur, G. A Classificatory review of mimicry systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, v. 13, p. 169-199, 1982.
- Pfennig, D.W.; Harcombe, W.R.; Pfennig, K.S. Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature*, v. 410, p. 323, 15 Mar. 2001.
- Pfennig, D.W.; Harper Jr., G.; Brumo, A.F.; Harcombe, W.R.; Pfennig, K.S. Population differences in predation on Batesian mimics in allopatry with their model: selection against mimics is strongest when they are common. *Behav.Ecol. Sociobiol*, v. 61, p. 505-511, 2007.
- Pough, F.H. Multiple cryptic effects of crossbanded and ringed patterns of snakes. *Copeia*, v. 4, p. 834-836, 1976.
- Pough, F.H. Mimicry of vertebrates: Are the rules different? *The American Naturalist*, v. 131, p. S67-S102, 1988.
- Rowe, M.P.; Coss, R.G.; Owings, D.H. Rattlesnake rattles and burrowing owl hisses: a case of acoustic Batesian mimicry. *Ethology*, v. 72, p. 53-71, 1986.

- Roze, J.A. *Coral snakes of the Americas*. Biology, identification, and venoms. Florida: Krieger Publishing Company, 1996. 328 p.
- Sánchez-Herrera, O.; Smith, H.M.; Chiszar, D. Another suggested case of ophidian deceptive mimicry. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences*, v. 84, p. 121-127, 1981.
- Sanders, K.L.; Malhotra, A.; Thorpe, R.S. Evidence for a Müllerian mimetic radiation in Asian pitvipers. *Proc. R. Soc. B*, v. 273, p. 1135-1141, 2006.
- Sazima, I.; Abe, A.S. Habits of five Brazilian snakes with coral-snake pattern, including a summary of defensive tactics. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, v. 26, p. 159-164, 1991.
- Savage, J.M.; Crother, B.I. The status of *Pliocercus* and *Urotheca* (Serpentes: Colubridae), with a review of included species of coral snake mimics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 95, p. 335-362, 1989.
- Savage, J.M.; Slowinski, J.B. The colouration of the venomous coral snakes (family Elapidae) and their mimics (families Aniliidae and Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 45, p. 235-254, 1992.
- Savage, J.M.; Slowinski, J.B. Evolution of coloration, urotomy and coral snake mimicry in the snake genus *Scaphiodontophis* (Serpentes: Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 57, p. 129-194, 1996.
- Sherrat, T.N. The evolution of imperfect mimicry. *Behav. Ecol.*, v. 13, p. 821-826, 2002.
- Smith, N.G. Avian predation on coral snakes. *Copeia*, n. 2, p. 402-404, 3 Jun. 1969.
- Smith, S. M. Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science*, v. 187, p. 759-760, 28 Feb. 1975.
- Smith, S.M. Coral-snake pattern recognition and stimulus generalization by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature*, v. 265, p. 535-536, 1977.
- Smith, S.M.; Mostrom, A.M. "Coral snake" rings: are they helpful in foraging? *Copeia*, v. 2, p. 384-387, 1985.

- Speed, M.P. Batesian, quasi-Batesian or Müllerian mimicry? Theory and data in mimicry research. *Evolutionary Ecology*, v. 13, p. 755-776, 1999
- Speed, M.P.; Alderson, N.J.; Hardman, C.; Ruxton, G.D. Testing Müllerian mimicry: an experiment with wild birds. *Proc. R. Soc. Lond. B*, v. 267, p. 725-731, 2000.
- Wallace, A.R. Mimicry and other protective resemblances among animals. *Westminster and Foreign Quarterly Review*, v. 32, p. 1-43, 1867.
- Webb, J.K.; Whiting, M.J. Why don't small snakes bask? Juvenile broad-headed snakes trade thermal benefits for safety. *Oikos*, v. 110, p. 515-522, 2005.
- Wickler, W. *Mimicry in Plants and Animals*. New York: McGraw-Hill, 1968. 253 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. Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proc. R. Soc. Lond. B*, v. 271, p. 2495-2499, 2004.
- Yanosky, A.A.; Chani, J.M. Possible dual mimicry of *Bothrops* and *Micrurus* by the Colubrid, *Lystrophis dorbignyi*. *Journal of Herpetology*, v. 22, p. 222-224, 1988.

MIMETIC COMPLEXES IN CORAL SNAKES FROM ATLANTIC FOREST

ABSTRACT

*Since the 1950's, many issues have been raised regarding the hypothesis of mimicry among coral snakes. The present study had the aim of investigating, by employing plasticine replicas, the aposematic nature of the coral pattern, and also the influence of intraspecific polymorphism upon predators' choices. Two mimetic complexes, which had been previously hypothesized in the literature, were investigated: *Micrurus corallinus* would be the mimetic model for *Erythrolamprus aesculapii* and *M. decoratus* in places where the species occur in sympatry at Serra do Mar (São Paulo, Brazil). Studies were conducted in the localities of Juquitiba and Santa Virgínia, respectively. Four kinds of replicas were used in each locality during polymorphism experiments. Coloration patterns corresponded to those shown by allopatric and sympatric exemplars, the model, and a plain brown control. Both adult and juvenile-sized replicas were tested. For the aposematism experiments, only coral pattern in monad and a brown control were used. After one year of studies, the aposematic nature of the coral pattern was confirmed, since it was less attacked by birds, especially when set upon a white background. Contrarily, the polymorphic pattern did not seem to affect predators' choice in *M. decoratus*. Concerning *E. aesculapii*, adult-sized replicas showing monads were less attacked; a possible explanation is that juveniles do not transmit a signal strong enough to the predators. Therefore, mimicry among *M. decoratus* and *M. corallinus* was not confirmed, but the*

complex involving M. decoratus and E. aesculapii clearly needs more studies in order to corroborate or refute its existence. The fact that mimicry was not effectively confirmed in these specific complexes does not necessarily preclude the possibility of its existence in the past, nor even the existence of other mimetic complexes among other coral snakes in the Atlantic Forest, nor the possibility of mimicry among the very same species in other localities.

Keywords: Mimicry; Atlantic Forest; Micrurus corallinus; Micrurus decoratus; Erythrolamprus aesculapii.

MIMETIC COMPLEXES IN CORAL SNAKES FROM ATLANTIC FOREST

Karina R.S. Banci^{1,2}; Patrícia S. Marinho¹ & Otavio A.V. Marques¹

¹Laboratório de Ecologia e Evolução, Instituto Butantan, São Paulo, Brazil.

²Universidade Estadual Paulista, Campus de São José do Rio Preto, São Paulo, Brazil.

*Corresponding author: karina.banci@butantan.gov.br

Introduction

Unpalatable species have often evolved a conspicuous colouration which acts as a warning signal to predators. This defense mechanism, widespread among animals, is known as aposematism, and was first described by Poulton (1890). Bright colours would assist the predators' learning process, resulting, therefore, in greater survival of the aposematic prey. For snakes, such as those belonging to the genus *Micrurus*, attracting attention to their poisonousness also confers the advantage of saving the poison and using it only when necessary (e.g., capturing prey). However, many authors reported that unpalatable or toxic animals were not the only ones to be aposematically coloured, suggesting that harmless species may figure as mimics of others noxious animals (Bates, 1862; Wallace, 1867; Müller, 1879). These mimics could be either completely harmless, the so-called Batesian mimics, or they could be somewhat

unpalatable or noxious, the so-called Müllerian mimics (Bates, 1862; Müller, 1879).

The resemblance between colubrid, dipsadid and elapid snakes with coral pattern was first observed by Wallace (1867), during his expeditions through Tropical America. Despite the fact of being a long-dated subject, the existence of mimicry among coral snakes is highly controversial, and has not been clarified nor completely proved yet. In the beginning of 1950's, issues regarding pros and cons about the "coral snake problem" started to be published (Dunn, 1954). Arguments against the theory include: (i) existence of supposed mimics where there are no models; (ii) nocturnal activity of models, therefore without constraint of visually oriented predators; (iii) mimics can be more common than models, breaking mimicry premises; (iv) coral snakes are highly lethal, constituting a mortal model (Brattstrom, 1955; Grobman, 1978), without the possibility of learning by its predator.

On the other hand, arguments that supported mimicry state that: (i) models are not truly nocturnal; (ii) species of intermediate toxicity should be considered as Müllerian mimics, being considered as models for inoffensive species, solving the model:mimic proportion problem; (iii) mimics and models do not need to be sympatric, as long as the predator is present in both areas; (iv) social species could learn to avoid the coral pattern by seeing a conspecific die; (v) and birds show an innate avoidance to aposematic colours, especially when they compose a coral pattern (Dunn, 1954; Hecht & Marien, 1956; Wickler, 1968; Gelbach, 1972; Smith, 1975; Smith, 1977). Even without a consensus,

some authors already consider mimicry among coral snakes as a reality (Greene & McDiarmid, 1981; Greene & McDiarmid, 2005; Savage & Slowinski, 1992; Savage & Slowinsky, 1996; Roze, 1996).

Assessing predation pressure given different patterns in the field is extremely difficult, especially if the aim is to study snakes, whose encounter is very fortuitous. In this sense, pioneer works conducted by Madsen (1987) and Brodie III (1993) utilizing snake replicas made of plasticine were of great value. The advantage of plasticine replicas relies on the fact that a high number of models can be used, and the imprints remain registered on them. Therefore, this method became extensively used by researches interested in investigating protective advantages arising from colouration pattern, being it coral-like or not (Brodie III & Janzen, 1995; Hinman *et al.*, 1997; Pfennig, Harcombe & Pfennig, 2001; Wüster *et al.*, 2004; Niskanen & Mappes, 2005; Buasso, Leynaud & Cruz, 2006; Harper Jr. & Pfennig, 2007; Pfennig *et al.*, 2007; Kikuchi & Pfennig, 2010; Valkonen, Nokelainen & Mappes, 2011; Valkonen *et al.*, 2011).

Marques & Puerto (1991), and Marques (1992; 2002), based on colouration pattern similarities, as well as on differential abundance of patterns, hypothesized the existence of two mimetic complexes in southeastern Atlantic Forest involving *Micrurus corallinus* and *Erythrolamprus aesculapii* in coastal areas, and *M. corallinus* and *Micrurus decoratus* in highland areas. *Erythrolamprus aesculapii* is a mildly venomous dipsadid, and therefore it could be a mimic of the highly venomous elapid *Micrurus corallinus*, gaining protection from the great toxicity of the model. *Micrurus decoratus*, in turn, is an elapid

similar to its supposed model, *Micrurus corallinus*. Nevertheless, it is a smaller species, and for this reason it could be less efficient regarding self-defense against predators.

Even though studies employing plasticine replicas have demonstrated that the coral-like pattern provides higher protection against predation (by birds or mammals), especially when this pattern closely resembles the model, none of them focused on testing intraspecific polymorphism (Brodie III & Janzen, 1995; Hinman *et al.*, 1997; Buasso, Leynaud & Cruz, 2006; Pfennig, Harcombe & Pfennig, 2001; Harper Jr. & Pfennig, 2007; Pfennig *et al.*, 2007; Kikuchi & Pfennig, 2010). Furthermore, most of these studies were conducted in North or Central America and Europe. Only three investigations involving mimicry among coral snakes were conducted in South America (Buasso *et al.*, 2006; França, 2008; Martins *et al.*, unpublished). All these investigations were developed in open areas, evidencing the lack of studies in regions such as the Atlantic Forest, which has been described as an area of supposed mimicry among coral snakes involving polymorphic forms of mimics.

Thus, the present study had the objective of testing the aposematic function of coral-like pattern, and whether there are evidences or not that a *Micrurus corallinus* pattern (or very similar to it) do, indeed, provide higher protection against predation, therefore supporting the hypothesis of mimetic complexes.

Materials and Methods

SPECIES STUDIED

The aim of the present study was to investigate the hypothetical coral snakes mimetic complexes, where *Micrurus corallinus* would act as model for two polymorphic species: *Erythrolamprus aesculapii* and *Micrurus decoratus*.

Micrurus corallinus is a common snake in coastal areas (Marques, 1992, Marques *et al.*, 2004), distributed throughout the Atlantic forest (Roze, 1996, Campbell and Lamar, 2004; Marques *et al.*, 2004), in eastern South America.

Micrurus decoratus occurs exclusively at the Atlantic forest of the Serra do Mar, between 20 and 30°S, in highland areas from about 700 to at least 1,500m (Marques 2002; Campbell and Lamar, 2004).

The species here considered as *Erythrolamprus aesculapii* is under taxonomic revision, and is believed to constitute the “*venustissimus*” group (Curcio, 2008). Within this group, one operational taxonomic unit (named OTU 11 by Curcio, 2008, see below) occurs mainly in Cerrado domain from central to eastern South America, reaching northeastern Brazil. Another taxonomic unit (named OTU 12 by Curcio, 2008, see below) is restricted to Atlantic forest being largely sympatric with *M. corallinus* along the Brazilian coast.

POLYMORPHISM IN *ERYTHROLAMPRUS AESCULAPII*

Erythrolamprus aesculapii (OTU 11), which occurs mainly in the countryside (being rare in coastal areas) have a tricoloured dyad pattern (TD, according Savage & Slowinski, 1992), with two black rings separated from one

another by a white ring, and black rings surrounded by red rings (red-black-white-black-red; Fig. 1). *Erythrolamprus aesculapii* (OTU 12) which occurs exclusively in coastal areas present a partial fusion of the two black rings, and these are no longer surrounded by red rings, but by white rings, showing either a dyad with white edge, or a pattern that resembles the tricoloured monads of *Micrurus corallinus* (i.e. red-white-black-white-red; TM for Savage & Slowinski, 1992), which is the supposed model (Marques & Puerto, 1991).



Fig. 1: Colouration pattern shown by the model and the supposed mimics, *Erythrolamprus aesculapii*. From the top to the bottom: Tricoloured dyad (TD); intermediate morph, showing dyad with white border or fusion between the two black rings; and *Micrurus corallinus*, showing tricoloured monad (TM).

POLYMORPHISM IN *MICRURUS DECORATUS*

Micrurus decoratus shows a tricoloured triad pattern (TT, according to Savage & Slowinski, 1992), with three black rings separated from one another

by white rings, and in contact with red rings (red-black-white-black-white-black-red; Fig. 2). However, some individuals show a reduction of the two external black rings, acquiring a pattern similar to *Micrurus corallinus* TM (Marques, 2002).



Fig. 2: Tricoloured triad pattern (TT; left) and TT with reduction of the external black rings (center), shown by *Micrurus decoratus*, and tricoloured monad (TM) shown by the model, *Micrurus corallinus* (right).

STUDY AREA

The studies were conducted in two localities at the Serra do Mar, a mountain range in the southeastern Brazil covered by the Atlantic Forest. The two sites were chosen due to sympatry between the highly venomous elapid *Micrurus corallinus* and its supposed mimics, *Erythrolamprus aesculapii* and

Micrurus decoratus. The studies comprising *Micrurus corallinus* and *Erythrolamprus aesculapii* were made at Lymington Foundation, a conservation area located at Juquitiba, São Paulo State (23°57'55"S, 47°0'53"W) (Fig. 3). On the other hand, studies comprising *Micrurus corallinus* and *Micrurus decoratus* were conducted at Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia (23°20'16"S; 45°6'4"W), São Paulo State (Hartman, Hartman & Martins, 2009). Ten 400m-transects were established in both areas.

PLASTICINE REPLICAS

In order to investigate these mimetic complexes, field studies employing plasticine replicas were conducted. These were manufactured according the species' colouration patterns (as described above; Figs .1 and 2), utilizing pre-coloured red, white, black and brown plasticine (Acrilex # 507, 519, 520 and 531, respectively). Replicas were 20cm long, and 1cm in diameter of (a measure similar to adult coral snakes) or 0,5cm (similar to juvenile coral snakes). The plasticine replicas involved a 26cm iron wire, that permitted its anchorage (avoiding them to be taken away by predators), and, also, allowed to position them in a S-shaped posture, to make them as natural as possible. There was no differentiated head, nor tail, and the replicas were anchored down into the ground in a manner as if they were passing through the litter, what would fit into the cryptozoic habit of the coral snakes.



Fig. 3: South America, evidencing São Paulo State and the study areas, Juquitiba and Santa Virgínia.

EXPERIMENTS

The experiments were performed monthly, from August/2012 to August/2013, alternating between Jucitaba and Santa Virgínia localities. The experiments followed Brodie III (1993). Therefore, two different experiments were conducted: one for investigating the aposematism of the coral-like pattern, and a second one for assessing the effects of the mimic's polymorphism upon predation.

APOSEMATISM

To test for aposematism of the coral-like pattern, two kinds of replicas were employed: *Micrurus corallinus* TM (henceforward referred to as "coral", in this experiment) and a brown control. Ten replicas of each pattern were set at 10m-intervals in each of the ten transects. Half of the replicas of each pattern was set upon the natural ground, and the other half was set upon a white card (Fig. 4). Both the pattern and the presence/ absence of the white card were randomly determined by choosing pseudorandom numbers using the RANDBETWEEN() function in Excel 2007.

The experiment was made six times in Jucitaba (October and December/2012, and February, April, June and August/2013) and Santa Virgínia, (September and November/2012, and January, March, May and July/2013), for a total of 1,200 replicas in each locality.

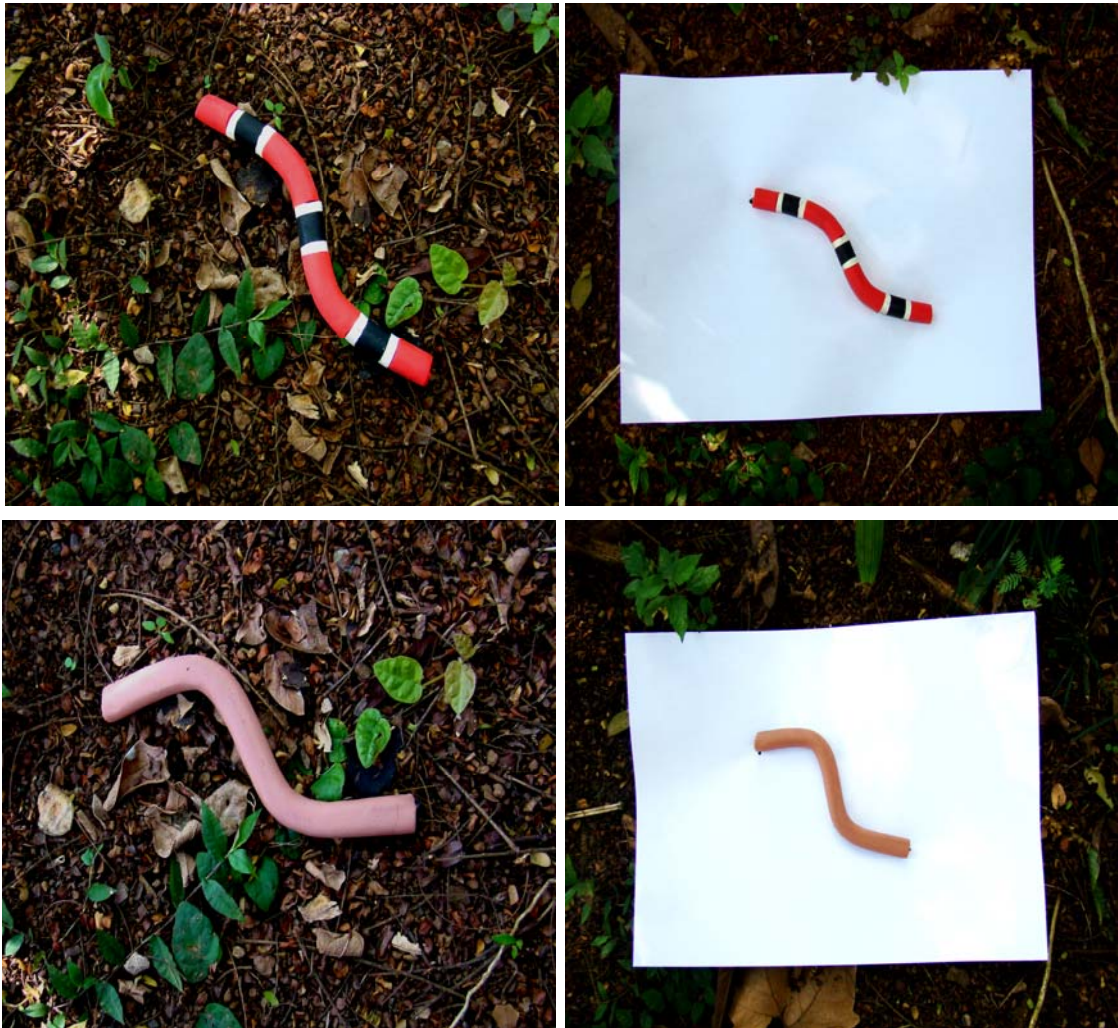


Fig. 4: Replicas used for the “Aposematism” experiments: coral TM (at the top) and brown control (on the bottom), set upon the natural ground (left), and upon a white card (right).

POLYMORPHISM

This experiment aimed on investigating the effects of the polymorphism on colouration concerning protection against predators. In this sense, would a pattern more similar to *Micrurus corallinus* confer higher protection, providing grounds for corroborating the existence of the mimetic complexes?

Therefore, in order to investigate *Micrurus corallinus* and *Erythrolamprus aesculapii* complex in Juquitiba, four kinds of replicas were constructed: (1)

Micrurus corallinus pattern, TM; (2) tricoloured dyad pattern, TD (typical of *Erythrolamprus aesculapii* rare in coastal area); (3) an intermediate pattern between these two, with fusion of the two black rings, plus the gain of the white edge (belong to *Erythrolamprus aesculapii* that occur exclusively in the coast); and (4) a brown control (Fig. 5).

For investigating *Micrurus corallinus* and *Micrurus decoratus* complex at Santa Virgínia, four kinds of replicas were employed as well: (1) *Micrurus corallinus* pattern, TM; (2) normal tricoloured triad pattern of *Micrurus decoratus*, TT; (3) tricoloured triad pattern, but with reduction of the two external black rings; and (4) a brown control (Fig. 6).

Ten replicas of each pattern were set at 10m-intervals in each of the ten transects. Half of them were adult-sized, and half, juvenile-sized, in order to investigate the susceptibility inherent to size as well. Both the pattern and the size were randomly determined.

The experiments were carried seven times in Jucituba (August, October and December/2012, and February, April, June and August/2013), employing 2,800 replicas, and six times in Santa Virgínia (September and November/2012, and January, March, May and July/2013), using 2,400 replicas.

DATA COLLECTION

In each experiment, replicas were set throughout the ten transects and left on the field for 48 hours. After this period they were checked, removed, and every predation mark (pecks or bites) was photographed, and subsequently

accounted. Predator's identification was only made in a general level, being considered only bird or mammal attacks.

The statistical significance of the results ($p \leq 0,05$) was assessed utilizing two-sided G-test of goodness-of-fit and G-test of independence, given the categorical nature of the data.



Fig. 5: Replicas employed in the “Polymorphism” experiments at Jucituba: adult-sized on the left, and juvenile-sized on the right. The patterns utilized, from the left to the right, were TD, intermediate between TD and TM, TM and brown control.



Fig. 6: Replicas employed in the “Polymorphism” experiments at Santa Virgínia: adult-sized on the left, and juvenile-sized on the right. The patterns utilized, from the left to the right, were TT, intermediate between TT and TM, TM and brown control.

Results

PREDATION IMPRINTS

Attacks inflicted by birds were easily recognizable by the presence of a “U” or “V” shape imprinted on the replica (Fig. 7a). Mammals’ attacks left tooth marks, usually with two deeper marks made by the incisors (Fig. 7b). Only mammal and bird attacks were considered. Every other kind of imprints (e.g.: insects) were not taken into account.

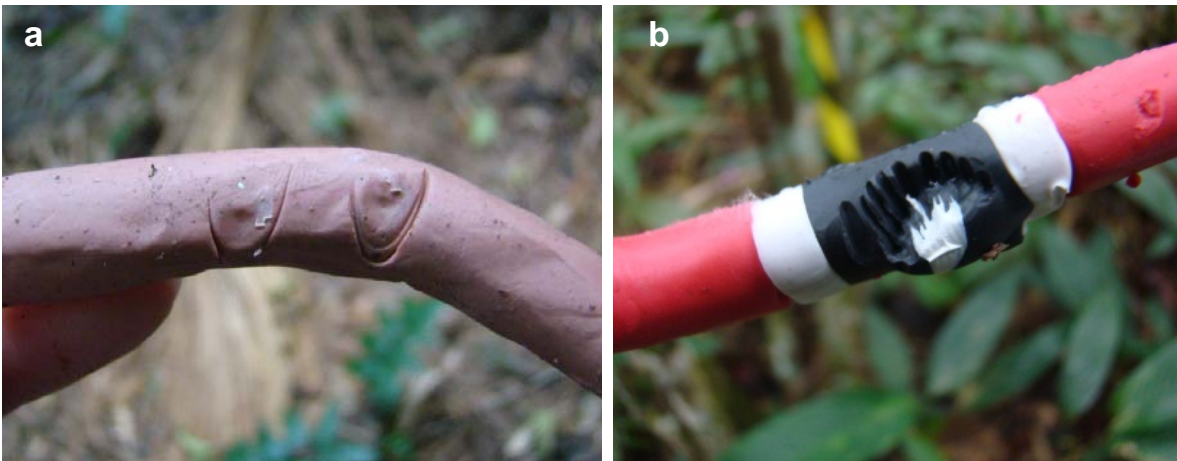


Fig. 7: Imprints left on the plasticine replicas by birds (a) and mammals (b).

APOSEMATISM

Predation rate was 7,5% in Juquitiba, and 6,9% in Santa Virgínia. In Juquitiba, the replicas was attacked more frequently by mammals (62,22%) ($G = 5,433$; $p < 0,05$) whereas in Santa Virgínia they were attacked more frequently by birds (67,47%) ($G = 10,349$; $p < 0,05$). Brown replicas were more attacked than corals only in Juquitiba, considering all the attacks. Even though this result was also obtained considering both predators summed ($G = 3,624$; $p = 0,05$), it

was in fact due to predation by birds ($G = 4,328$; $p < 0,05$; Fig. 8), as mammals attacked both patterns similarly ($G = 0,644$; $p > 0,05$).

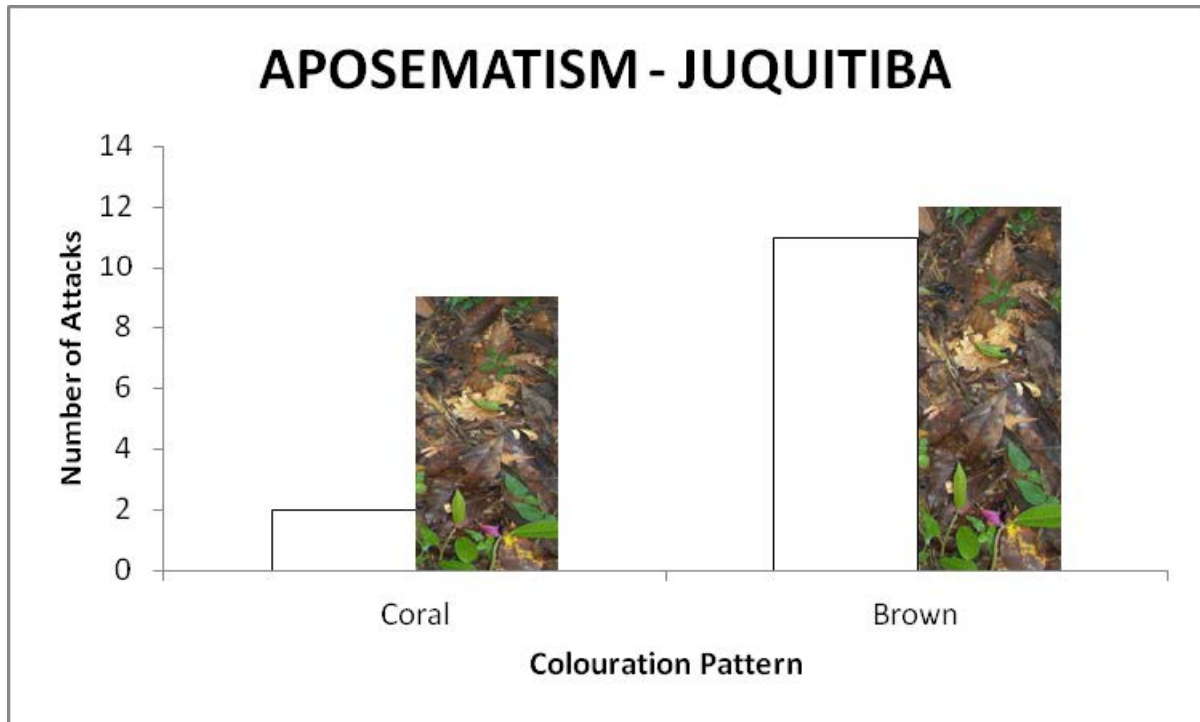


Fig. 8: Predation by birds upon coral and control replicas set upon a white card or upon the natural background, in Juquitiba.

Coral replicas set upon white card were less attacked than those set upon the natural ground in both places, considering bird attacks (Juquitiba; $G = 4,818$; $p < 0,05$; Santa Virgínia: $G = 5,009$; $p < 0,05$; Figs. 8 and 9). In Juquitiba, corals were more avoided even considering mammal attacks together with birds' ($G = 4,078$; $p < 0,05$). However, the background where the coral replica was set upon had no influence on mammals' predation, whether in Juquitiba ($G = 1,007$; $p > 0,05$), or Santa Virgínia ($G = 1,359$; $p > 0,05$).

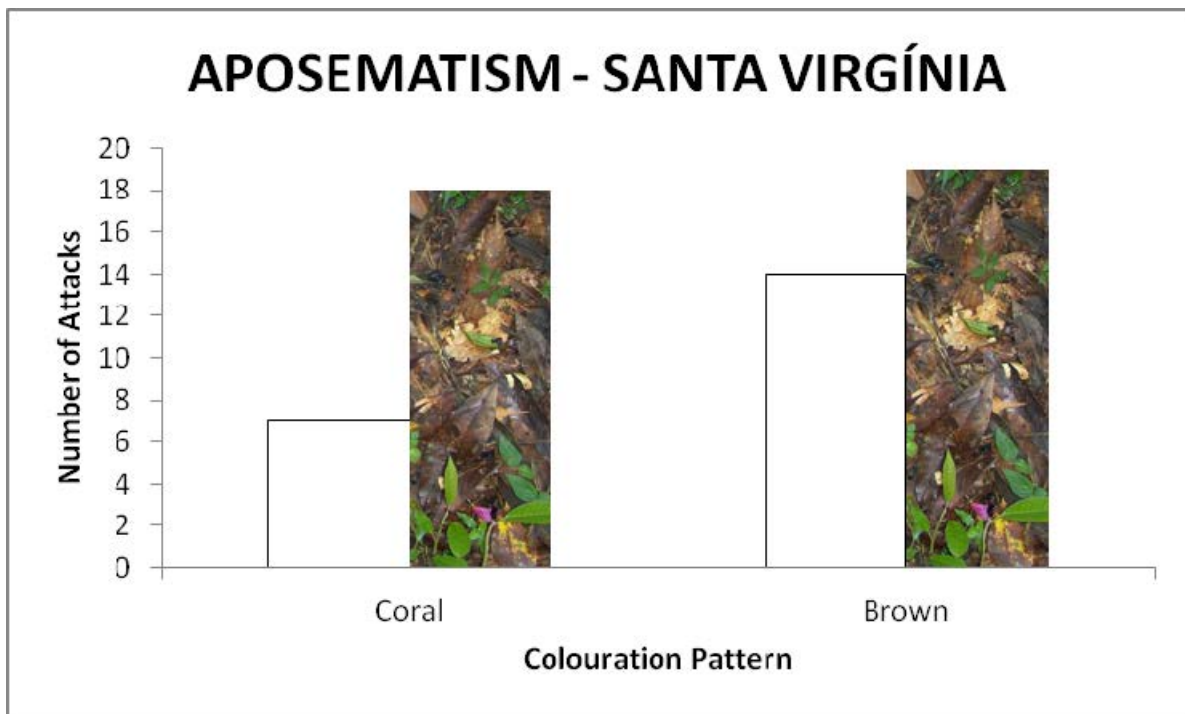


Fig. 9: Predation by birds upon coral and control replicas set upon a white card or upon the natural background, in Santa Virgínia.

POLYMORPHISM

Predation rate was 7,2% in Juquitiba, and 7,3% in Santa Virgínia. As in the aposematism experiment, in Juquitiba, mammal attacks were more frequent than birds' (66,17%; $G = 21,402$; $p < 0,05$), and the opposite occurred in Santa Virgínia, with more attacks inflicted by birds (59,66%; $G = 6,609$; $p < 0,05$). The four patterns were equally attacked by the predators, both in Juquitiba (birds: $G = 0,346$; $p > 0,05$ / mammals: $G = 0,823$; $p > 0,05$; Fig. 10), and Santa Virgínia (birds: $G = 1,124$; $p > 0,05$ / mammals: $G = 6,386$; $p > 0,05$; Fig. 11). The same happened to the adult- and juvenile-sized replicas, which were equivalently attacked in both localities (Juquitiba: $G = 6,509$; $p > 0,05$; Santa Virgínia: $G = 1,001$; $p > 0,05$).

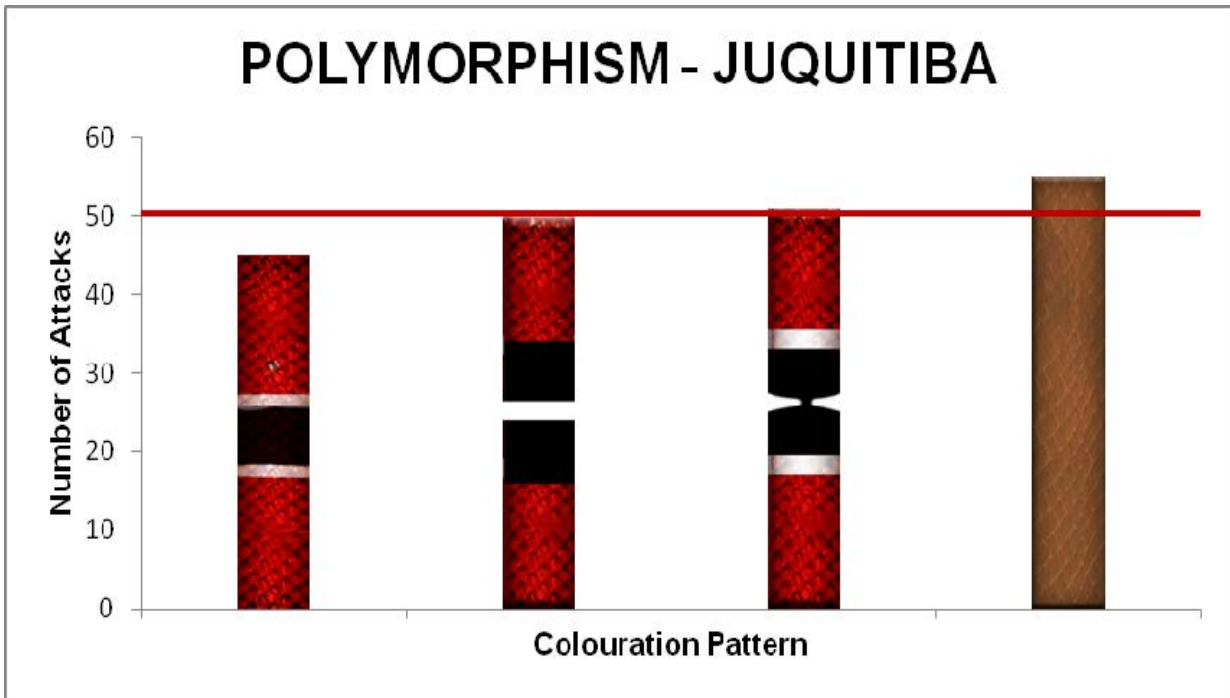


Fig. 10: Total predation upon replicas in Jucitiba: TM, TD, intermediate and brown, from the left to the right. The red line shows the median number of attacks.

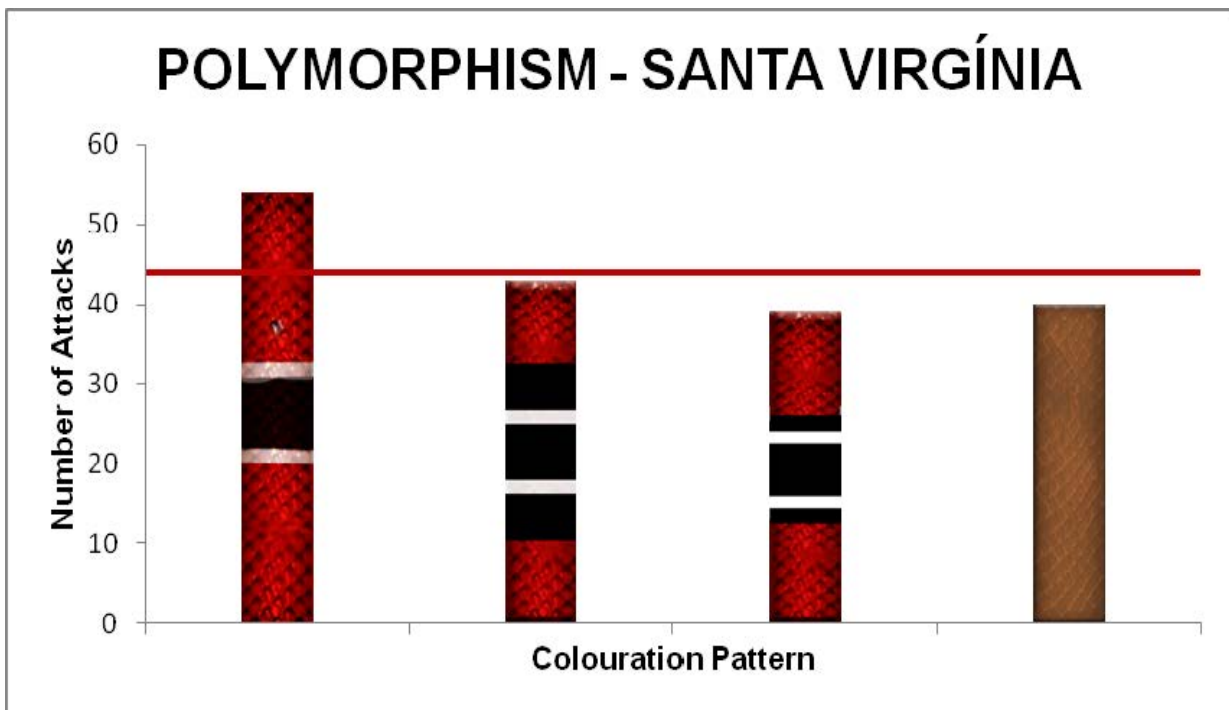


Fig. 11: Total predation upon replicas in Santa Virgínia: TM, TT, intermediate and brown, from the left to the right. The red line shows the median number of attacks.

REANALYZIS OF THE DATA, CONSIDERING PREDATION ONLY UPON ADULT-SIZED REPLICAS

Niskanen & Mappes (2005) suggested that the aposematic signal transmitted by juvenile snakes is weaker than the necessary to cause avoidance of the predators. Thus, the data were reanalyzed detaching predation upon adult-sized replicas from those upon juvenile-sized replicas, in order to seek for differential predation according to size class.

In Santa Virgínia, even analyzing only predation upon adults, all patterns were, once again, equally attacked. On the other hand, in Juquitiba, adult TM was significantly less attacked than adult TD, considering attacks inflicted by birds and mammals ($G = 3,972$; $p < 0,05$; Fig.12), evidencing that *Micrurus corallinus* pattern may provide higher protection of the adults. It is noteworthy that these data include both birds' and mammals' attacks, once results provided by singly predators were not significant (birds: $G = 2,751$; $p > 0,05$ / mammals: $G = 3,607$; $p > 0,05$).

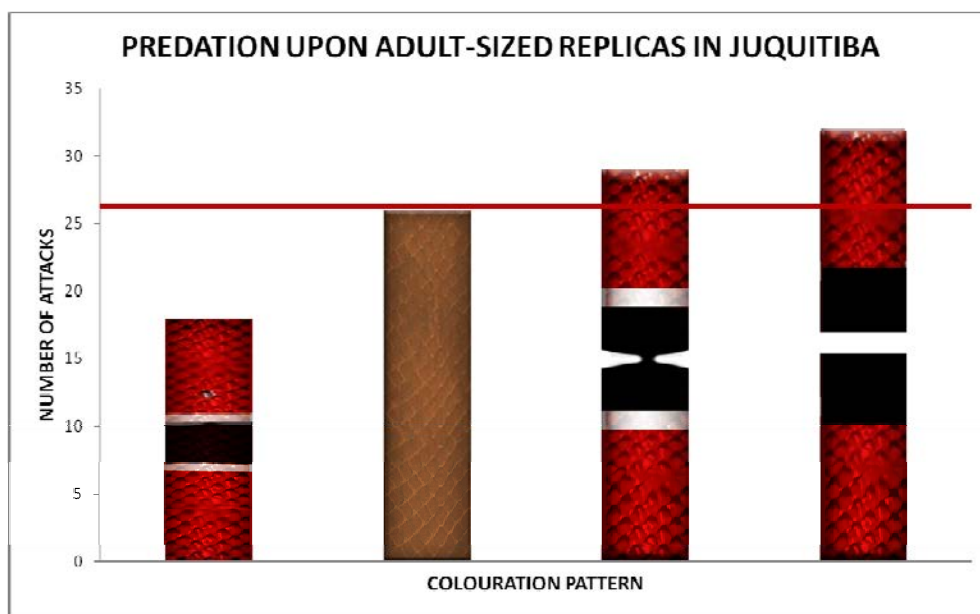


Fig. 12: Attacks inflicted by birds and mammals upon adult-sized replicas, in Juquitiba. The red line represents the median number of attacks.

Discussion

In the present study, predation rates were similar to other studies employing plasticine replicas (Madsen, 1987; Brodie III, 1993; Pfennig, Harcombe & Pfennig, 2001; Guimarães & Sawaya, 2011). It is noteworthy that these predation rates are even comparable to the only study which used a higher number of replicas than ours (more than 12.000 replicas; Wüster *et al.*, 2004). The present study was the only encompassing one year of field experiments, instead of a single or just a few campaigns, like most of the studies done hitherto (Brodie & Janzen, 1995; Hinman *et al.*, 1997; Pfennig, Harcombe & Pfennig, 2001; Wüster *et al.*, 2004; Webb & Whiting, 2005; Buasso, Leynaud & Cruz, 2006; Mitrovich & Cotroneo, 2006; Pfennig *et al.*, 2007; Kikuchi & Pfennig, 2010; Valkonen, Nokelainen & Mappes, 2011; Guimarães & Sawaya, 2011).

Both mammals and birds were considered as selective agents driving the evolution of aposematism and mimicry in coral snakes, even though many authors exclude the mammals. Once most eutherian mammals have dichromatic vision (Bowmaker, 2008), these authors allege that the preys' colours have no effect upon mammals' choices (Dunn, 1954; Brattstrom, 1955). However, recent studies showed different results than these. Experiments have shown that the coral pattern is avoided by mammals, and several of these experiments had no bird attacks at all (Gelbach, 1972; Pfennig, Harcombe & Pfennig, 2001; Harper Jr. & Pfennig, 2007; Pfennig *et al.*, 2007). It must be

considered that even though mammals cannot see colours, they may distinguish the coral pattern through the presence of rings in a black-and-white scale (Hecht & Marien, 1956). Therefore, since mammals' importance for mimicry and aposematism efficiency cannot be readily discarded, such attacks should also be considered. Nevertheless, none of the results arising from mammals' attacks herein showed significance. Since they provided no substantial explanation for the investigated mimetic complexes, or for the aposematism itself as a defense mechanism on these particular species, only predation by birds shall be discussed in details henceforward.

Birds have tetrachromatic colour vision, and are well known for having a very accurate vision, and for being, therefore, visually oriented predators (Bowmaker, 2008). The results herein obtained by the "aposematism" experiments evidenced the aposematic function of the coral pattern since coral replicas set upon white card were less attacked by birds in both localities. This aposematic function of the coral pattern was also confirmed by several authors in different study areas (Gelbach, 1972; Brodie III, 1993; Brodie & Janzen, 1995; Hinman *et al.*, 1997; Buasso, Leynaud & Cruz, 2006), including the two unpublished studies made on Brazilian Cerrado areas (França, 2008; Martins *et al.*, unpublished).

Although communities are composed of animals of all sizes, only a few studies focused on investigating predation upon them. Juveniles, in general, are believed to be more susceptible to predation than adults. Bittner (2003), using clay models of *Thamnophis sirtalis*, demonstrated that juveniles were attacked

more frequently. Mitrovich & Cotroneo (2006) also demonstrated that small snake replicas were more attacked by the ground squirrel, *Spermophilus beecheyi*. However, not all studies revealed higher predation of juveniles. Niskanen & Mappes (2005) showed that the survival was lower for adult-sized replicas of *Vipera latastei gaditana*, whereas in the present study, adult- and juvenile-sized replicas were equally predated.

Protective advantages of the mimics, arising from a higher similarity to the model, were evidenced on several studies (Pfennig, Harcombe & Pfennig, 2001; Harper Jr., 2006; Pfennig *et al.*, 2007; Kikuchi & Pfennig, 2010), highlighting the importance of being a so-called good mimic. Nevertheless, not all studies found differential predation upon polymorphic replicas. Melanistic and striped *Thamnophis sirtalis* replicas from Lake Erie were attacked with the same frequency (Bittner, 2003). This was also the case of the present study, where replicas of four patterns were equivalently predated, evidencing no differences inherent of the intraspecific polymorphism. One possible reason for such findings is that the predators' visual accuracy may not be refined enough for them to discriminate between patterns. That could explain why it is not always so that models and good mimics are less attacked than poor mimics. However, adult sized-replicas with TM pattern were significantly less attacked than those with TD, evidencing that *Micrurus corallinus* pattern may provide higher protection for the adults. On the other hand, considering juvenile-sized replicas, no pattern suffered significant differences in predation on any locality. These results are in accordance with Niskanen & Mappes' suggestion (2005), that

juveniles may transmit a weak signal, less effective than those transmitted by adults. Therefore, if mimicry indeed occurs between *Micrurus corallinus* and *Erythrolamprus aesculapii*, selection would be operating mainly upon adults' patterns. The fact that TM was significantly less predated than TD also precludes the complete refutation of the existence of this mimetic complex.

None of the results were significant for Santa Virgínia, indicating that the predators dwelling at this locality are different from those of Juquitiba. Analyzing the vegetal covering of both areas, it is noteworthy that Juquitiba constitutes a more fragmented area. Due to the proximity to urban centers, this region suffers the effects of predatory hunting, charcoal production activity, and native palmetto (*Euterpe edulis*) exploration, so that remaining forest areas in advanced regeneration status are rare (Polisel & Franco, 2010). On the other hand, Santa Virgínia is part of the Parque Estadual da Serra do Mar, a State Park created in 1977 (São Paulo, 1977), which has more than 315,000ha, and constitutes the larger conservation unit in the Atlantic Forest. The Santa Virgínia Nucleus alone comprises 17,500 ha.

The abundance and diversity of birds in general is directly connected to the good conservation of the area (Andrén, 1994). A total of 380 bird species was recorded in São Luiz do Paraitinga (Municipality where the Santa Virgínia Nucleus is inserted), versus 210 bird species in Juquitiba (see the online Brazilian Database of Birds, Wiki Aves). However, species richness, alone, cannot explain the differences observed between localities. Because Santa Virgínia possesses higher diversity of bird species, and they are visually

oriented predators, it could be expected that the coral pattern would be avoided more frequently in this locality, especially patterns like TM. Nevertheless, this happened in Jucituba, which showed lower species richness. For this reason, it is crucial to investigate not only species richness, but also the bird community composition in each study area.

Raptors are well known for their ability to subjugate snakes and feeding on them, whether it is a coral or not (Knight & Erickson, 1976; Jackson & Franz, 1981; Brugger, 1989; DuVal, Grenne & Manno, 2006). In Santa Virgínia, different coral-like patterns were equally attacked, and on the “aposematism” experiments, corals were only significantly avoided, when set upon a white card. Therefore, it can be suggested that there are more raptors’ species in Santa Virgínia, and, due to their ability to subjugate snakes, the coral pattern would not cause avoidance of these birds. Indeed, analyzing available records available for both localities, it can be noted that 11 out of 210 bird species in Jucituba are raptors, whereas 38 out of 380 species in Santa Virgínia are raptors. This higher species richness of raptors in Santa Virgínia can be attributed to its higher level of conservation. Previous studies confirm that raptors species richness is directly linked to conservation status of the area (Carrete *et al.*, 2009). The fact that corals were less attacked when set upon a white card could be due to a neophobia caused upon the birds, by the background itself, as it has been already suggested in the literature (Niskanen & Mappes, 2005).

Moreover, even though the present study could not confirm the existence of the mimetic complexes where *Micrurus corallinus* poses as model for *Erythrolamprus aesculapii* and *Micrurus decoratus*, other aspects must be considered. Firstly, the results obtained arise from the present ecological conditions, which not necessarily houses the same conditions found in the past. The mimicry between these species could have evolved a long time ago, so that patterns may have been selected by past predators, which may no longer exist in the study areas.

Furthermore, the fact that coral-patterned replicas were equally attacked does not directly imply that bearing such pattern is disadvantageous. Many authors allege that the coral pattern has multiple functions; if the snake is immobile then: (i) the pattern can be considered as aposematic; (ii) the rings aid a disruptive colouration for a snake in concealment, especially on a background of vegetation; but during flight (iii) a visual blending illusion is generated, since rings pass the observer's plane faster than the critical flicker frequency (CFF), merging to form a uniform pattern (Brattstrom, 1955; Hecth & Marien, 1956; Jackson, Ingram III & Campbell, 1976; Pough, 1976; Brodie III, 1993; Allen *et al.*, 2013).

In Müllerian mimicry monomorphism is favoured. The explanation for it is that predators must learn how to recognize each of the unpalatable species, so if various species emit various signals, the predator must learn all of them, resulting in greater loss for each species (Huheey, 1961; Wickler, 1968). If all of these preys share a common pattern, the learning process of the predator will

be alleviated, and losses will be divided among species, so that just a few individuals of each will be predated (Speed, 1999). However, when the species are not very noxious, polymorphism instead of monomorphism is favoured, once predators will need to memorize a higher number of prey morphs. This could be the case for *Erythrolamprus aesculapii* and *Micrurus decoratus*.

In the present study, the aposematic function of the coral-like pattern was confirmed, but the existence of the two mimetic complexes was neither confirmed, nor completely refuted. Mainly, the lack of corroboration for such mimetic complexes does not preclude the existence of mimicry among other coral snake species from Atlantic Forest or elsewhere. Mimicry, especially among coral-patterned snakes, is a very complex subject, and involves many processes which are not always clear. More experiments and research with other species, in several other study areas, also in regions with lack of information, are crucial for a better understanding of such an enigmatic subject.

Acknowledgements

We would like to thank those who made this study possible: Bill and Linda, from Lymington Foundation; the staff from Santa Virgínia Nucleus; and FAPESP, for financial support.

References

- Allen, W.L.; Baddeley, R.; Scott-Samuel, N.E. & Cuthill, I.C. (2013) The evolution and function of pattern diversity in snakes. *Behavioral Ecology*, 24(5), 1237-1250.
- Andrén, H. (1994) Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat. *Oikos*, 71(3), 355-366.
- 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
- Bittner, T.D. (2003) Polymorphic clay models of *Thamnophis sirtalis* suggest patterns of avian predation. *Ohio Journal of Science*, 103(3), 62-66.
- Bowmaker, J.K. (2008). Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision Research*, 48, 2022-2041.
- Brattstrom, B.H. (1955) The coral snake “mimic” problem and protective coloration. *Evolution*, 9 (2), 217-219.
- 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. & Janzen, F.J. (1995) Experimental studies of coral snake mimicry: generalized avoidance of ringed patterns by free-ranging avian predators. *Functional Ecology*, 9, 186-190.

- Brugger, K.E. (1989) Red-tailed hawk dies with coral snake in talons. *Copeia*, 1989(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.
- Carrete, M.; Tella, J.L.; Blanco, G. & Bertellotti, M. (2009) Effects of habitat degradation on the abundance, richness and diversity of raptors across Neotropical biomes. *Biological Conservation*, 142, 2002-2011.
- Curcio, F.F. (2008) *Revisão taxonômica e variação geográfica do gênero Erythrolamprus Boie, 1826 (Serpentes, Xenodontinae)*. PhD thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Dunn, E.R. (1954) The coral snake “mimic” problem in Panamá. *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.
- França, F.G.R. (2008) *O mimetismo das serpentes corais em ambientes campestres, savânicos e florestais da América do Sul*. PhD thesis, Universidade de Brasília, Brasília.
- Gelbach, F.R. (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*, 1st edn (eds M.A. Donnelly, B.I. Crother, C.E. Guyer, M.H. Wake & M.E. White), pp 190-208. University of Chicago Press, Chicago.
- Grobman, A.B. (1978) An alternative solution to the coral snake mimic problem (Reptilia, Serpentes, Elapidae). *Journal of Herpetology*, 12(1), 1-11.
- Guimarães, M. & Sawaya, R.J. (2011) Pretending to be venomous: is a snake's head shape a trustworthy signal to a predator? *Journal of Tropical Ecology*, 27(4), 437-439.
- Harper Jr., G.R. (2006) *Evolution of a snake mimicry complex*. PhD thesis, University of North Carolina, Chapel Hill.
- Harper Jr., G.R. & Pfennig, D.W. (2007) Mimicry on the edge: why do mimics vary in resemblance to their model in different parts of their geographical range? *Proceedings of the Royal Society of London B*, 274, 1955-1961.
- Hartmann, P.A.; Hartmann, M.T. & Martins, M. (2009) Ecologia e história natural de uma taxocenose de serpentes no Núcleo Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, no sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 9(3), 173-184.
- Hecht, M.K. & Marien, D. (1956) The coral snake mimic problem: a reinterpretation. *Journal of Morphology*, 98(2), 335-365.

- 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.
- Huheey, J.E. (1961) Studies in warning coloration and mimicry. III. Evolution of Müllerian mimicry. *Evolution*, 15(4), 567-568.
- 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.; Ingram III, W. & Campbell, H.W. (1976) The dorsal pigmentation pattern of snakes as an antipredator strategy: a multivariate approach. *The American Naturalist*, 110(976), 1029-1053.
- Kikuchi, D.W. & Pffening, D.W. (2010) Predator cognition permits imperfect coral snake mimicry. *The American Naturalist*, 176(6), 830-834.
- 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.
- Madsen, T. (1987) Are juvenile grass snakes, *Natrix natrix*, aposematically coloured? *Oikos*, 48(3), 265-267.
- Marques, O.A.V. (1992) *História natural de Micrurus corallinus (Serpentes, Elapidae)*. PhD thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo.

- Marques, O.A.V. (2002) Natural history of the coral snake *Micrurus decoratus* (Elapidae) from the Atlantic Forest in southeast Brazil, with comments on possible mimicry. *Amphibia-Reptilia*, 23, 228-232.
- Marques, O.A.V.; Eterovic, A. & Sazima, I. (2004) *Snakes of the Brazilian Atlantic Forest – An illustrated field guide for the Serra do Mar range*. Holos Editora, Ribeirão Preto, São Paulo, Brazil.
- 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.
- Mitrovich, M.J. & Cotroneo, R.A. (2006) Use of plasticine replica snakes to elicit antipredator behavior in the California ground squirrel (*Spemophilus beecheyi*). *The Southwestern Naturalist*, 51(2), 263-267.
- Müller, F. (1879) Ituna and Thyridia; a remarkable case of mimicry in butterflies. *Transactions of the Entomological Society of London*, xx-xxix.
- Niskanen, M. & Mappes, J. (2005) Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. *Journal of Animal Ecology*, 74, 1091-1101.
- Pfennig, D.W.; Harcombe, W.R.; Pfennig, K.S. (2001) Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature*, 410, 323.
- Pfennig, D.W.; Harper Jr., G.; 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. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 505-511.

- Polisel, R.T. & Franco, G.A.D.C. (2010) Comparação florística e estrutural entre dois trechos de Floresta Ombrófila Densa em diferentes estádios sucessionais, Juquitiba, SP, Brasil. *Hoehnea*, 37(4), 691-718.
- Pough, F.H. (1976) Multiple cryptic effects of crossbanded and ringed patterns of snakes. *Copeia*, 4, 834-836.
- Poulton, E.B. (1890). *The Colours of Animals. Their meaning and use, especially considered in the case of insects*. D. Appleton and Company, New York, USA.
- Roze, J.A. (1996) *Coral snakes of the Americas. Biology, identification, and venoms*. Krieger Publishing Company, Florida, USA.
- São Paulo (1977). Decreto nº 10.251, de 30 de Agosto de 1977 – Cria o Parque Estadual da Serra do Mar e dá providências correlatas. *Diário Oficial do Estado de São Paulo*, São Paulo, Caderno Executivo, 19-20.
- Savage, J.M. & Slowinski, J.B. (1992) The colouration of the venomous coral snakes (family Elapidae) and their mimics (families Aniliidae and Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 45, 235-254.
- Savage, J.M. & Slowinski, J.B. (1996) Evolution of coloration, urotomy and coral snake mimicry in the snake genus *Scaphiodontophis* (Serpentes: Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 57, 129-194.
- Smith, S. M. (1975) Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science*, 187, 759-760.

- Smith, S.M. (1977) Coral-snake pattern recognition and stimulus generalization by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature*, 265, 535-536.
- Speed, M.P. (1999) Batesian, quasi-Batesian or Müllerian mimicry? Theory and data in mimicry research. *Evolutionary Ecology*, 13, 755-776.
- Valkonen, J.; Niskanen, M.; Björklund, M. & Mappes, J. (2011) Disruption or aposematism? Significance of dorsal zigzag pattern of European vipers. *Evolutionary Ecology*, 25, 1047-1063.
- Valkonen, J.K.; Nokelainen, O. & Mappes, J. (2011) Antipredatory function of head shape for vipers and their mimics. *PLoS ONE*, 6(7), 1-4.
- Wallace, A.R. (1867) Mimicry and other protective resemblances among animals. *Westminster and Foreign Quarterly Review*, 32, 1-43.
- Webb, J.K.; Whiting, M.J. (2005) Why don't small snakes bask? Juvenile broad-headed snakes trade thermal benefits for safety. *Oikos*, 110, 515-522.
- Wickler, W. (1968) *Mimicry in Plants and Animals*. McGraw-Hill, New York, USA.
- Wiki Aves. *Espécies em Juquitiba/ SP*. Available at: <http://www.wikiaves.com/especies.php?t=c&c=3526209>. Last Access: December 19th, 2013.
- Wiki Aves. *Espécies em São Luiz do Paraitinga/ SP*. Available at: <http://www.wikiaves.com/especies.php?t=c&c=3550001>. Last access: December 19th, 2013.

- 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 B*, 271, 2495-2499.