

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 06/05/2022



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

Erick Augusto Bassi

**Estratégias reprodutivas no gênero *Micrurus*
(Serpentes, Elapidae)**

São José do Rio Preto
2021

Erick Augusto Bassi

**Estratégias reprodutivas no gênero *Micrurus*
(Serpentes, Elapidae)**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Orientadora: Profa. Dra. Selma Maria de Almeida Santos
Coorientador: Profº Dr. Classius de Oliveira

São José do Rio Preto
2021

B321e Bassi, Erick Augusto
Estratégias reprodutivas no gênero *Micrurus* (Serpentes, Elapidae) /
Erick Augusto Bassi. -- São José do Rio Preto, 2021
126 f. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio
Preto

Orientadora: Selma Maria de Almeida-Santos
Coorientador: Classius de Oliveira

1. Cobra venenosa. 2. Reprodução. 3. Espermatogênese. 4.
Ovulação. 5. Receptáculo-estocagem. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp.
Biblioteca do Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José
do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Erick Augusto Bassi

“Estratégias reprodutivas no gênero *Micrurus* (Serpentes, Elapidae)”

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Comissão Examinadora

Orientadora: Profa. Dra. Selma Maria de Almeida Santos
Instituição: Instituto Butantan

Coorientador: Prof. Dr. Classius de Oliveira
Instituição: Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP/IBILCE)

Profa. Dra. Leticia Ruiz Sueiro
Instituição: Universidade de Guarulhos (Univeritas – UNG)

Profa. Dra. Christine Strüssmann
Instituição: Universidade Federal de Mato Grosso (UFMS)

Profa. Dra. Sonia Zanini Cechin
Instituição: Universidade Federal de Santa Maria (UFSM)

Prof. Dr. Henrique Bartolomeu Pereira Braz
Instituição: Instituto Butantan (IB)

São José do Rio Preto

06 de novembro de 2020

AGRADECIMENTOS

Esse é o momento do término de um ciclo, de uma caminhada que começou a 4-5 anos atrás. Houve muitos momentos difíceis nesse doutorado, em todos os sentidos, pessoalmente e academicamente. A pandemia e o distanciamento da família foram fatores que pesaram muito nesse processo. Por isso agradeço imensamente à Deus por me fortalecer nos momentos de tristeza e me confortar nas horas difíceis, permitindo a solidão ao invés da solidão.

A minha mãe Elizabeth, por ser meu porto seguro, por ter paciência com meu jeito explosivo, sempre me incentivando e trazendo alegria com as coisas simples da vida. Obrigado Mãe!!! por todo carinho, suporte nas minhas escolhas, na profissão que exerço, por telefonar perguntando se estou bem! Contando as novidades dos pets (Lili, Meg e Nilo), pelos pedidos para ser mais organizado e ter mais atenção nas coisas, e principalmente, por seus singelos atos de amor e afeto. Dedico a você mãe essa conquista! Te amo!

Ao meu Tio Valter por todo o suporte ao longo da minha carreira acadêmica, por acreditar em mim e por servir de exemplo na minha vida. Mostrando que em todas as áreas da vida, devemos realizar tudo com muito trabalho duro, perseverança e capricho, e assim, a gente chega lá! Muito obrigado por tudo Tio.

A minha orientadora Selma, por abrir as portas do laboratório, agradeço muito por me orientar desde a iniciação científica (graduação), mestrado e doutorado, conduzimos juntos todas as descobertas e acredito que vão gerar bons frutos. Obrigado professora! pela amizade, pela confiança no meu trabalho como pesquisador, por me colocar nos trilhos mesmo quando o desânimo aparecia. Não posso esquecer de toda paciência nas inúmeras reuniões, para discutirmos os artigos e o capítulo do livro, mas que geraram bons frutos. Sou grato pelos conselhos, por ser um exemplo como pesquisadora, e por me convencer a aceitar a dar aula na UNESP (como professor substituto), com toda certeza foi uma das melhores sensações que tive na pós-graduação. E principalmente, por transmitir todo encanto e deslumbramento pelas descobertas nas cobras corais, que convenhamos... são muito mais legais que os viperídeos rs.

Agradeço imensamente ao professor Classius, por me coorientar no doutorado, por disponibilizar toda a estrutura do laboratório de Anatomia comparada, pela ajuda e suporte desde o ingresso na pós-graduação em Biologia Animal. Obrigado! Apreendi muito contigo, na monitoria que realizei em sua disciplina, de anatomia humana e comparada, na regência e condução como professor, reinventando-se em cada aula com uma nova didática, sou grato pelos ensinamentos! E o tenho como exemplo também como pesquisador “*Lab head*” ético, íntegro, conseguindo sempre criar um ambiente legal e acolhedor no laboratório. Sou grato pela oportunidade de ter sido seu orientado!

Aos amigos de Rio Preto, que se tornaram uma família ao longo dessa caminhada, morando na mesma república: Lucas, Mônica, Ferzinha, Nego, Maurício, Vagner, Ferzona, Edmar e Fabrício. Aos amigos Madá, Dorigão, Larinha e Ivã, já sinto saudade de todos vocês!! Obrigado pela amizade, bons momentos de risadas, companheirismo, inúmeros conselhos e pelas lindas lembranças, que guardarei com carinho pelo resto da minha vida.

A Tatiane (Xu/Musa) por ter entrado na minha vida, pelo carinho, pelas risadas, pelos sorrisos e por todos os momentos felizes que poderiam durar a eternidade, e ainda assim, faltaria tempo eheheh obrigado! Você foi uma luz na minha vida :)

Aos amigos queridos do laboratório de anatomia, Larinha (novamente hihhi), Lara, Wadson, Ariane, Bruno, Gabriel e logicamente, não poderia esquecer da CHEFE! a Maysa, que sempre acaba sendo a “nossa Senhora desatadora dos nós”. Obrigado a todos! Pelas risadas, brincadeiras, sorrisos, por todo o carinho, pelas conversas e desabafos sobre a pós-graduação e os inúmeros debates dos momentos que estamos vivendo no país. Vou guardar todos vocês com muito carinho! Obrigado em especial a Érica e Wadson pela ajuda com algumas medições.

Ao professor Sebastião Taboga e ao técnico Luiz Falleiros pela ajuda e suporte no Laboratório Multiusuário.

Aos companheiros de handebol da Unesp de Rio Preto pelo aprendizado e pelas conquistas, dentro e fora de quadra. Aos alunos que ministrei a disciplina de Zoologia dos Vertebrados, muito obrigado! Vocês foram demais. Esse foi um grande desafio e com certeza, foi uma das experiências mais alegradoras que tive, espero que este, seja o meu caminho! :)

As os curadores das coleções biológicas, que possibilitaram essa pesquisa, Paulo Manzani, Sônia Cechin, Paulo Passos, Felipe Graziottin, Moisés de Souza, Ana Prudente, Glaucia Pontes, Maria Rita, Gustavo Graciolli, Richard Vogt, Pedro Nunes, Roberto Baptista de Oliveira, Luciana Barretos e Moisés Barbosa.

A Thaís Guedes e ao Henrique Braz por disponibilizarem o material tecidual dos espécimes de *M. ibiboboca* da coleção da UFPB.

Aos amigos do Grupo de Reprodução Squamata, sou grato pela troca de ideias e crescimento dentro do Lab. Agradeço em especial, Rafaela, Eletra, Serena e Tati.

A minha amiga e ilustradora científica Thaís Lopes Hepal, pelo desenho sensacional!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Muito obrigado a todos, sou grato!



(Fonte, ilustração: Thaís Lopes Hepal)

“Homenagem a todas as cobras corais que foram coletadas na natureza e usadas nessa pesquisa! Ou mortas pela ignorância humana. Que o presente estudo, possa contribuir com dados para sua proteção, conservação no campo, jogando luz a sua beleza e importância ao ecossistema”.

Obrigado!

Att. Bassi

*“Se não houver frutos, valeu a beleza das flores,
Se não houver flores, valeu a sombra que as folhas proporcionaram,
Se não houver folhas, valeu a intenção da semente”*

(Ceolin, 2000)

RESUMO

No Brasil existem basicamente duas linhagens de espécies de coral-verdadeira, conforme o padrão de coloração, grupo de anéis pretos padronizados em mônades (BRM) e o grupo de anéis pretos em tríades (BRT). As espécies de cobra coral estão distribuídas em diversos biomas e consequentemente estão expostas a diferentes condições climáticas. Existe a hipótese que em alguns grupos de serpentes ocorra uma forte conservação ancestral das estratégias reprodutivas, mesmo que as espécies deste grupo estejam em regiões climaticamente diferentes. Entretanto, outros trabalhos apontam que as espécies ectotérmicas podem ser fortemente influenciadas pelas condições climáticas, ou seja, estas iriam alterar as condições morfofisiológicas e reprodutivas, conforme as condições ambientais existentes no meio. Desta forma, o propósito deste trabalho foi investigar as diferenças nas estratégias reprodutivas existentes no gênero *Micrurus*, nas linhagens BRM e BRT, comparando espécies distribuídas em diferentes biomas e ao mesmo tempo, próximas filogeneticamente. Para tanto, foram analisados os ciclos reprodutivos de machos e fêmeas, os períodos de ocorrência dos eventos reprodutivos (e.g., espermatogênese, hipertrofia do segmento sexual renal, vitelogênese, oviposição e maturidade sexual) e as estratégias reprodutivas existentes em cada espécie. Análises histológicas e histoquímicas foram empregadas para avaliar a existência da estratégia de estocagem dos espermatozoides (machos e fêmeas), o período da espermatogênese, atividade do SSK e natureza histoquímica das secreções do oviduto. Averiguando assim, com uma abordagem comparativa, a hipótese a da conservação dos padrões reprodutivos independente das condições climáticas, ou de haver a influência climática atuando no ciclo reprodutivo das corais-verdadeiras.

Palavras-chave: Cobra venenosa. Reprodução. Espermatogênese. Ovulação. Receptáculos-estocagem.

ABSTRACT

Brazilian coral snakes group have two lineages with different color patterns, black rings arranged in monads (BRM) and species with the black rings in triads (BRT). Species of coral snakes are distributed in different biomes with different kind of climate conditions. There is a hypothesis that some groups possess a solid conservation of reproductive pattern, even though the species are distributed in climatically different regions. Meanwhile, another research indicate that ectothermic species could be influenced by climate conditions, that is, changing their morphophysiological and reproductive conditions according to environmental variables. Therefore, the aim of this search was analyze the difference of reproductive strategies in genus *Micrurus*, comparing species of BRM and BRT distributed in distinct biome, and the same time phylogenetic close. Thus, we analyzed the reproductive cycle of males and females, delimiting the period of occurrence of the reproductive events (e.g., spermatogenic, hypertrophy of the sexual segment of kidney (SSK), vitellogenesis, oviposition and sexual maturity), and the reproductive strategies present in each species. Histological and histochemical analyzes were used to evaluate the existence of the sperm storage strategy (male and female), the period of spermatogenesis, histochemical nature of oviduct secretions. Thus, investigating the hypothesis that the species are conserving reproductive patterns regardless of climatic conditions, or there would be no pattern and the species present a diversity of reproductive cycles being directly influenced by climatic conditions.

Keywords: Venomous snakes. Reproduction. Spermatogenesis. Ovulation. Sperm-storage

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	10
2. ARTIGO I - Estratégias e ciclo reprodutivo dos machos em espécies do gênero <i>Micrurus</i>	19
Resumo.....	20
1 Introdução.....	21
2 Material e métodos.....	24
2.1 Espécies e espécimes analisados.....	24
2.2 Área de distribuição dos espécimes.....	25
2.3 Dados macroscópicos.....	26
2.4 Histologia e histoquímica.....	27
2.5 Morfometria.....	28
2.6 Estratégias reprodutivas analisadas.....	29
2.7 Maturidade sexual.....	30
2.8 Estatística.....	30
3 Resultados.....	31
3.1 Ciclo reprodutivo em <i>Micrurus corallinus</i>	31
3.2 Ciclo reprodutivo em <i>Micrurus frontalis</i>	32
3.3 Ciclo reprodutivo em <i>Micrurus altirostris</i>	34
3.4 Ciclo reprodutivo em <i>Micrurus surinamensis</i>	35
3.5 Ciclo reprodutivo em <i>Micrurus ibiboboca</i>	36
3.6 Ciclo reprodutivo em <i>Micrurus paraenses</i>	38
3.7 Comparativo do potencial reprodutivo.....	41
3.8 Maturidade sexual.....	41
4 Discussão.....	52
4.1 Maturidade sexual.....	58
4.2 Conclusão.....	59
Referências.....	61
3. ARTIGO II – Estratégias e ciclo reprodutivo das fêmeas em espécies do gênero <i>Micrurus</i>	65
Resumo.....	66
1 Introdução.....	67
2 Material e métodos.....	69
2.1 Espécies e espécimes analisados.....	69
2.2 Ciclo reprodutivo.....	70
2.3 Área de distribuição das espécies.....	71
2.4 Biometria.....	72
2.5 Histologia.....	73
2.6 Histoquímica.....	73
2.7 Maturidade sexual.....	74
2.8 Morfometria glandular.....	74
2.9 Estratégias reprodutivas analisadas.....	74
3 Resultados.....	75
3.1 Ciclo reprodutivo.....	75
3.2 Estocagem de espermatozoides e espermatozoides no lúmen.....	83
3.3 Maturidade sexual.....	84
3.4 Histoquímica.....	86

4 Discussão.....	100
4.1 Ciclos reprodutivos.....	100
4.2 Estratégia de estocagem dos espermatozoides.....	108
4.3 Conclusão.....	112
Referências.....	114
4. CONCLUSÃO GERAL.....	119
REFERÊNCIAS.....	121

1. INTRODUÇÃO GERAL

Na evolução da ordem Squamata, diferentes pressões seletivas, somadas à ampla diversidade de ambientes (e.g., condições de umidade, pluviosidade, amplitude térmica), proporcionaram condições para o aparecimento de modificações morfofisiológicas, que nos animais ectotérmicos, resultaram em novas adaptações estratégicas para competição, busca por alimento, disputa por território e melhoria no sucesso reprodutivo (Pough, 1980; Seigel and Ford, 1987; Vitt and Caldwell, 2009).

As serpentes e os lagartos possuem ampla distribuição no planeta, conquistaram a sobrevivência em diferentes ambientes e biomas; regiões desérticas com grande amplitude térmica e baixa umidade, florestas tropicais úmidas com sazonalidade das chuvas, e regiões insulares (ilhas) com limitação de água e comida (Greene, 1997; Campbell and Lamar, 2004). Dentro desta dispersão, temos a radiação de espécies adaptadas a diferentes modos de vida, marinho, terrestre, fossorial, arborícola e semi-aquático (água-doce) (Angelini and Ghiara, 1984; Vitt and Caldwell, 2009). Da mesma forma que ao longo da evolução houveram diferentes modificações anatômicas para uma melhor adaptação ao ambiente, estruturas reprodutivas também passaram por um aumento de especialização e complexidade (Fox, 1977; Blackburn, 1998; Holt and Fazeli, 2016), diferentes famílias tiveram estratégias reprodutivas selecionadas, consequentemente isso ampliou a forma de potencializar o sucesso reprodutivo para cada grupo (Shine, 2003).

Os estudos com reprodução de serpentes, em seu histórico mais antigo, estão intimamente interligados com pesquisas de história natural e pesquisas com animais em cativeiro (Pizzatto, Almeida-Santos, and Marques, 2007). Os trabalhos taxonômicos e de levantamento de fauna no Brasil possuem grande importância, pela grande riqueza de dados ambientais sobre as espécies, dados de comportamento, padrão de atividade, distribuição, dieta e eventualmente existem informações anedóticas (pontuais) sobre dados reprodutivos, como número de ovos (tamanho da ninhada), locais de oviposição, e o período de ocorrência

destes eventos (Cunha and Nascimento, 1978; Roze, 1996; Greene, 1997; Campbell and Lamar, 2004). Entretanto, ao longo do tempo, diversas questões ligadas à reprodução (e.g., comportamento de combate/cortejo da fêmea, período de cópula, cuidado parental, relação tamanho da fêmea com número de filhotes) foram levantadas, criando então a necessidade de linhas de pesquisa direcionadas especificamente a aspectos reprodutivos.

Durante muitos anos, a maior porcentagem dos trabalhos existente sobre biologia reprodutiva, era de espécies de regiões temperadas (Seigel and Ford, 1987; Greene, 1997; Pizzatto, Almeida-Santos, and Marques, 2007). Entretanto, a partir da década de 80 e 90, estudos com espécies neotropicais ganharam espaço, devido à grande biodiversidade e singularidade ambiental, que difere dos padrões ambientais das regiões temperadas, com as estações do ano bem definidas (Mathies, 2011). Como a maioria das teorias evolutivas relacionadas a caracteres reprodutivos ainda utilizam como base espécies de regiões temperadas (Aldridge et al., 2020) existe então a necessidade de uma ampliação de trabalhos com espécies neotropicais, aprofundando questões básicas de anatomia comparada, caracteres comportamentais, ciclo reprodutivo e biologia estrutural. De forma a possibilitar uma melhor compreensão da história evolutiva das linhagens existentes no novo mundo.

O ciclo reprodutivo nas serpentes, pode ser compreendido e analisado em diferentes “escalas”, como: individual, para análise da variação na gametogênese; populacional, para verificação de sincronia entre os indivíduos (Girons, 1982; Mathies, 2011); e evolutiva, no qual o dado reprodutivo é comparado e entre espécies para a verificação de padrões reprodutivos (Aldridge et al., 2020). Diversos eventos ligados à reprodução compõem o ciclo reprodutivo das serpentes, como: a espermatogênese, período de hipertrofia do segmento sexual renal, período de estocagem de espermatozoides, vitelogênese/ovulação, período de cópula, parturição ou oviposição, e eclosão dos filhotes (Almeida-Santos et al., 2014).

As estratégias reprodutivas são modificações adaptativas que o indivíduo (ou

população) adota frente a uma condição do meio, relacionando-se diretamente ao balanço de investimento energético para reprodução, alteração do potencial reprodutivo e duração do tempo despendido na “tática” (Angelini and Ghiara, 1984). As estratégias reprodutivas nas serpentes compreendem uma diversidade de características ou mecanismos, morfofisiológicos, comportamentais e estruturais que possibilitam uma melhora (ou vantagem) no sucesso reprodutivo, e consequentemente na perpetuação da espécie (Shine, 2003; Clark et al., 2014). Dentro das estratégias reprodutivas, estruturas especializadas são proporcionam vantagens funcionais na reprodução, como: a torção muscular uterina “UMT” (Almeida-Santos and Salomão, 1997, 2002), plug copulatório (Friesen et al., 2013; Barros, Rojas, and Almeida-Santos, 2017) e receptáculo de estocagem de espermatozoides (Fox, 1956; Sever and Hamlett, 2002; Siegel et al., 2011a; Rojas, Barros, and Almeida-Santos, 2015; Holt and Fazeli, 2016).

As estratégias e os dados reprodutivos tem sido utilizados na otimização de análises filogenéticas, como: viviparidade (Shine, 1987; Blackburn and Stewart, 2011; Braz, Scartozzoni, and Almeida-Santos, 2016), partenogênese (Booth and Schuett, 2011; Sites et al., 2011), cuidado parental (Stahlschmidt and DeNardo, 2011), dimorfismo sexual (Shine, 1994; Rivas and Burghardt, 2001), formação da estrutura da *ampulla* (estocagem de espermatozoides nas vias seminíferas) (Siegel et al., 2011b) e locais de estocagem de espermatozoides no oviduto (Almeida-Santos and Salomão, 2002; Sever and Hamlett, 2002; Eckstut et al., 2009; Holt and Fazeli, 2016).

A grande maioria das espécies tropicais apresentam ciclo reprodutivo sazonal (Marques, 1996; Almeida-Santos and Salomão, 2002; De Resende and Nascimento, 2015; Silva et al., 2020). Uma explicação possível das espécies tropicais terem o ciclo reprodutivo sazonal, em um ambiente com altas temperaturas e com grande oferta de alimento, seria devido a um padrão ancestral conservado filogeneticamente em algumas linhagens de

serpentes (James and Shine, 1985; Brown and Shine, 2006). Almeida-Santos e Salomão (2002) analisando as estratégias reprodutivas dos viperídeos, com ênfase no gênero *Bothrops*, propuseram a hipótese que neste clado, há uma conservação dos padrões reprodutivos ancestrais, porque diversas espécies exibem praticamente os mesmos períodos de ocorrência dos eventos reprodutivos (i.e., corte, acasalamento, combate, período de estocagem, vitelogênese e nascimento dos filhotes), independente do hábitat (regiões temperadas e tropicais) e das diferenças climáticas existentes.

As regiões tropicais e subtropicais diferem do padrão climático das áreas temperadas, principalmente com relação a amplitude térmica e distribuição das chuvas ao longo do ano (Seigel and Ford, 1987). Diversas regiões no sul do Brasil, apresentam no inverno temperaturas abaixo de zero e ocorrência de geadas (Mendonça and Danni-Oliveira, 2007). A variação da temperatura corporal nos animais ectotérmicos, altera diretamente a sua condição ecofisiológica (Angilletta Jr., Niewiarowski, and Navas, 2002). As alterações da temperatura corpórea nas serpentes, podem interferir na performance de locomoção, forrageamento, digestão e reprodução (Brown and Shine, 2002; Marques, Almeida-Santos, and Rodrigues, 2006). Desta forma, as diferentes variações no clima (e.g., temperatura máxima, mínima e índice pluviométrico), em cada região, podem gerar novos padrões de ciclos reprodutivos nas espécies (Marques, Almeida-Santos, and Rodrigues, 2006; Mathies, 2011).

As serpentes tropicais servem como bons modelos para análise da plasticidade reprodutiva (Santos et al., 2005), além de possibilitar a averiguação das estratégias reprodutivas existentes e o quanto as condições climáticas podem influenciar na reprodução (Pizzatto and Marques, 2006; Barros, Rojas, and Almeida-Santos, 2014a). Nas últimas duas décadas, houve um aumento significativo de trabalhos sobre reprodução de serpentes neotropicais, como nos grupos: Viperidae (Almeida-Santos and Salomão, 2002; Yamanouye et al., 2004; Alves, Argôlo, and Carvalho, 2014; Barros, Rojas, and Almeida-Santos, 2014b,

2014a; Silva et al., 2019, 2020); Dipsadidae (Rojas, Barros, and Almeida-Santos, 2013; De Resende and Nascimento, 2015; Loebens et al., 2016, 2017; Loebens, Almeida-Santos, and Cechin, 2020). Para a família Elapidae, os dados reprodutivos integrando análise macroscópica com histologia são escassos na literatura. Recentemente, Bassi et al. (2019) apresentaram novos dados sobre estratégias reprodutivas em *Micrurus corallinus* e *M. frontalis*. Porém, para melhor compreensão da evolução das estratégias reprodutivas, no gênero, existe a necessidade de análises em outras espécies.

A família Elapidae é representada nas Américas pelas cobras corais verdadeiras, que são compostas por três gêneros: *Micruroides*, *Leptomicrurus* e *Micrurus* (Slowinski, 1995; Roze, 1996). No Brasil ocorrem apenas os gêneros *Leptomicrurus* com três espécies na Amazônia (Campbell and Lamar, 2004; Bernarde, 2011) e *Micrurus* com 36 espécies distribuídas pelo território brasileiro, no qual sete destas são endêmicas (Costa and Bérnils, 2018). As espécies do gênero *Micrurus* não são abundantes na natureza e possuem hábito semi-fossorial (Silva Jr., Buononato, and Feitosa, 2016), isso dificulta a sua observação durante a coleta no campo. Assim, as coleções biológicas apresentam-se como fonte alternativa de dados, possibilitando estudos anatômicos, reprodutivos e taxonômicos (Pizzatto, Almeida-Santos, and Marques, 2007; Almeida-Santos et al., 2014). Existem espécies de corais verdadeiras distribuídas em diversos biomas no Brasil (Campbell and Lamar, 2004), tais como: *Micrurus corallinus*, *M. frontalis*, *M. altirostris*, *M. surinamensis*, *M. ibiboboca* e *M. paraensis*. Essas espécies ocorrem em regiões com diferentes características fitogeográficas e condições climáticas (Tab.1), e possuem um número considerável de exemplares depositados em coleções biológicas.

Tabela 1. – Espécies de corais verdadeiras e características climáticas dos biomas de ocorrência. Com os respectivos dados de médias anuais de temperatura, pluviosidade e duração de estiagem. Dados climáticos conforme o mapa de classificação climática Köppen's para o Brasil, Alvares et al. (2013).

Espécie	Linhagem	Bioma	Média de pluviosidade (mm)	Média de temperatura (°C)	Estiagem (meses)
<i>Micrurus surinamensis</i>	BRT	Amazônia	1900 - >3100	22 - >26	até 3
<i>Micrurus paraensis</i>	BRM	Amazônia	1900 - >3100	22 - >26	até 3
<i>Micrurus ibiboboca</i>	BRT	Caatinga	700 - 1600	>27 °C	6 - 8
<i>Micrurus frontalis</i>	BRT	Cerrado	1300 - 1900	20 - 26	4-5
<i>Micrurus corallinus</i>	BRM	Mata Atlântica	1000 - 2200	14 - 22	3-5
<i>Micrurus altirostris</i>	BRT	Pampa	1300 - 2200	12 - 22	3-4

(Fonte: produção do autor).

A espécie *Micrurus corallinus* possui ampla distribuição no bioma Mata Atlântica, do sul da Bahia ao estado do Rio Grande do Sul (Marques, 1996; Campbell and Lamar, 2004). O conjunto fitogeográfico da Mata Atlântica exhibe diferenças de temperatura e umidade, da região litorânea ao interior do continente. Enquanto, as regiões sudeste-sul são dotadas de clima mesotérmico, com médias anuais de 18 a 22 °C de temperatura e 1300 a 1600 mm chuva, ocorrendo curtos períodos de estiagem entre o outono e o inverno (Ab'Sáber, 2007). Na porção Sul do país temos a distribuição da espécie *M. altirostris*, abrangendo o bioma do Pampa e a porção sul da Mata Atlântica (Nogueira et al., 2019). Dentre as características que diferem o Sul do país, temos uma topografia que apresenta regiões com elevada altitude, homogeneidade na distribuição das chuvas ao longo do ano (1250 -2000 mm), ocorrência de geadas e temperaturas abaixo de zero no inverno (Mendonça and Danni-Oliveira, 2007).

No bioma Amazônia temos a presença das espécies *M. paraensis* e *M. surinamensis* (Nogueira et al., 2019). Esta região possui um intenso regime pluviométrico com a média anual de chuvas de 2145 mm e um curto período de seca no inverno. Entretanto, há uma homogeneidade térmica ao longo do ano, com temperatura média de 28,2°C (Mendonça and Danni-Oliveira, 2007).

A espécie *M. frontalis* possui a distribuição no bioma Cerrado, e ecótono Cerrado-Mata Atlântica (Nogueira et al., 2019), o bioma Cerrado possui alta sazonalidade no regime de

chuvas, com cinco meses de estiagem e sete meses com maior pluviosidade (Ab'Sáber, 2007). Além disso, possui baixa amplitude térmica ao longo do ano, com regiões apresentando temperatura média 25,6 °C (e.g., Cuiabá) (Mendonça and Danni-Oliveira, 2007). A espécie *M. ibiboboca* apresenta-se distribuída no bioma Caatinga (Silva Jr., Buononato, and Feitosa, 2016). Este bioma pode apresentar sete a oito meses secos, sendo classificado como semiárido, exibe baixa amplitude térmica ao longo do ano, com médias acima de 28°C e máximas de 37° C (Mendonça and Danni-Oliveira, 2007).

No gênero *Micrurus* existem duas linhagens filogenéticas diferentes (Figura 1), conforme o padrão de coloração (cujas diferenças são suportadas por caracteres morfológicos e moleculares). O grupo de espécies que apresentam anéis pretos em mônades (BRM), a exemplo de *M. corallinus* e *M. paraenses*. E outro grupo que apresenta anéis pretos agrupados em tríades (BRT), como observado em *M. frontalis*, *M. Altirostris*, *M. surinamensis* e *M. ibiboboca*. (Slowinski, 1995; Campbell and Lamar, 2004).

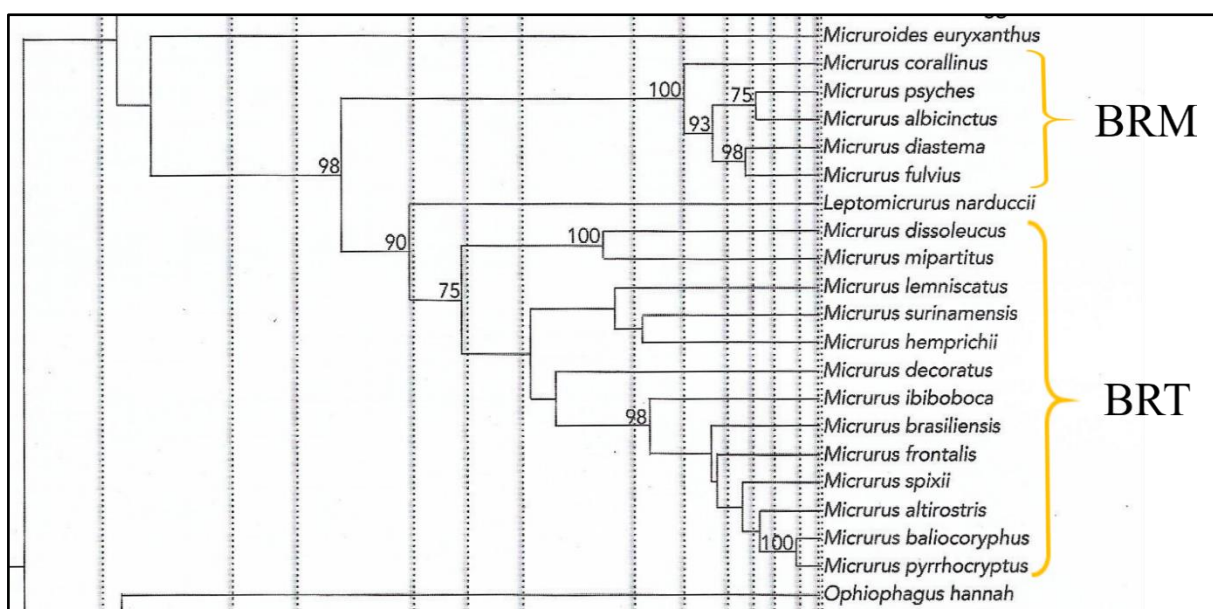


Figura 1. Proposta de filogenia da família Elapidae, trecho do grupo *Micrurus*, adaptado Zaher et al. (2016). **BRM**: grupo de espécies com anéis pretos organizados em mônades; **BRT**: grupo de espécies com anéis pretos arranjados em tríades.

Marques et al. (2013) constataram diferenças de estratégias reprodutivas entre as

CONCLUSÃO GERAL

As espécies de cobra coral do grupo BRM apresentaram conservação das estratégias reprodutivas, os eventos reprodutivos exibiram similaridade na duração e no período de ocorrência. Os machos e fêmeas possuem um ciclo reprodutivo sazonal, com período de espermiogênese e de fase reprodutiva de curta duração. Os machos exibem intensa produção de espermatozoides, em um período que antecede a época de acasalamento e como estratégia, esse grupo apresenta elevado armazenamento de espermatozoides do ducto deferente. Enquanto as fêmeas apresentam o período ovulatório (ou de fase reprodutiva) direcionado para estação da primavera.

No clado BRT as espécies apresentaram ciclo reprodutivo sazonal, porém constatamos maior variabilidade dos padrões reprodutivos, mostrando maior plasticidade no grupo. Espécies que exibiram maior investimento na reprodução, indicado por ciclos de longa duração. E espécies que concentram os caracteres reprodutivos (ou fase reprodutiva) em duas estações, indicando um ciclo de curta duração. As fêmeas de ambos os clados apresentam uma tendência do padrão ovulatório ocorrer na estação da primavera. As estratégias de estocagem de espermatozoides de curta e longa duração, foram comprovadas, pela presença de SSr no infundíbulo posterior e útero aglandular. Pela primeira vez em espécies da família Elapidae constatamos a estrutura do UMC na posição distal do útero aglandular, nas espécie *M. altirostris*, *M. surinamensis* e *M. ibiboboca*. As diferenças de estratégias reprodutivas observadas no grupo BRT, como em *M. surinamensis* e *M. altirostris*, podem estar relacionadas as diferentes condições ambientais que o bioma Amazônia e o bioma Pampa apresentam, assim como o próprio hábito alimentar dessas espécies. Esses resultados mostram uma maior sensibilidade e adaptação dessa linhagem.

A espécie *M. altirostris* exibe como estratégia um amplo período de acasalamento, no qual a cópula pode ocorrer em qualquer época do ano. Enquanto as espécies *M. ibiboboca*, *M. surinamensis* e *M. paraensis*, o período de cópula geralmente tem a duração de duas estações. Pela análise do ciclo reprodutivo das fêmeas, verificamos que possivelmente o período ovulatório das fêmeas não seja anual, indicando assim que esse evento reprodutivo seja bienal. Desta forma, o papel da estocagem de espermatozoides pelas fêmeas torna-se fundamental para potencializar o sucesso reprodutivo no grupo.

A estocagem de espermatozoides de longa duração, no útero aglandular, pode proporcionar maior competição espermática, nas sucessivas cópulas que a fêmea tenha ao longo de cada ciclo reprodutivo, aumentando assim a variabilidade genética de sua ninhada.

Futuras pesquisas são de grande necessidade para investigar outras questões relacionadas ao grupo *Micrurus*, como a evolução dos padrões reprodutivos das cobras corais; análise morfofuncional das estruturas dos receptáculos de estocagem (fêmea) e ducto deferente (*ampulla*) com microscopia eletrônica; além de investigar questões relacionadas SSK, avaliando por imuno-histoquímica a sinalização celular do SSK e dos grânulos de secreção com os receptores de membrana dos espermatozoides.

REFERÊNCIAS

- Ab'Sáber, A.N. (2007): Os Domínios de Natureza no Brasil. Potencialidades Paisagísticas. Ateliê Editorial.
- Aldridge, R.D., Siegel, D.S., Goldberg, S.R., Pyron, R.A. (2020): Seasonal timing of spermatogenesis and mating in Squamates: A reinterpretation. *Copeia* **108**: 231.
- Almeida-Santos, S.M., Aguiar, L.F.S. De, Balestrin, R.L. (1998): *Micrurus frontalis* (Coral Snake) Male Combat. *Herpetol. Rev.* 4: 242.
- Almeida-Santos, S.M., Braz, H.B., Santos, L.C., Sueiro, L.R., Barros, V.A., Rojas, C.A., Kasperoviczus, K.N. (2014): Biologia reprodutiva de serpentes : recomendações para a coleta e análise de dados. *Herpetol. Bras.* 3: 14–24.
- Almeida-Santos, S.M., Salomão, M.G. (1997): Long-term sperm storage in the female Neotropical Rattlesnake *Crotalus durissus terrificus* (Viperidae: Crotalinae). *Japanese J. Herpetol.* **17**: 46–52.
- Almeida-Santos, S.M., Salomão, M.G. (2002): Reproduction in neotropical pitvipers , with emphasis on species of the genus *Bothrops*. In: *Biology of the Viper*, p. 445–462. Campbell, J.A., Brodie, E.D., Eds. Eagle Mountain Pub Lc.
- Almeida-Santos, S.M., Coeti, R.Z., Bassi, E.A. (2021): Reproductive strategies of new world coralsnakes. In: *Advances in Coralsake Biology*, p. 335–352. Silva Jr., N.J. Da, Aird, S.D., Prudente, A.L.D.C., Eds. Goiânia, Puc Goiás,.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, Paulo Cesar Gonçalves, J.L.D.M., Sparovek, G. (2013): Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Zeitschrift* **22**: 711–728.
- Alves, F.Q., Argôlo, a J.S., Carvalho, G.C. (2014): Reproductive biology of the bushmaster *Lachesis muta* (Serpentes: Viperidae) in the Brazilian Atlantic Forest. *Phyllomedusa* **13**: 99–109.
- Angelini, F., Ghiara, G. (1984): Reproductive modes and strategies in vertebrate evolution. *Bolletino Di Zool.* **51**: 121–203.
- Angilletta Jr., M.J., Niewiarowski, P.H., Navas, C.A. (2002): The Evolution of Thermal Physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* **2**: 249–268.
- Barros, V.A., Rojas, C.A., Almeida-Santos, S.M. (2014a): Is rainfall seasonality important for reproductive strategies in viviparous Neotropical pit vipers? A case study with *Bothrops leucurus* from the Brazilian Atlantic Forest. *Herpetol. J.* **24**: 41–49.
- Barros, V.A., Rojas, C.A., Almeida-Santos, S.M. (2014b): Reproductive Biology of *Bothrops erythromelas* from the Brazilian Caatinga. *Adv. Zool.* **2014**: 1–11.
- Barros, V.A., Rojas, C.A., Almeida-Santos, S.M. (2017): Mating plugs and male sperm storage in *Bothrops cotiara*. *Herpetol. J.* **27**: 63–67.
- Bernarde, P.S. (2011): Mudanças na classificação de serpentes peçonhentas brasileiras e suas implicações na literatura médica. *Gaz. Médica Da Bahia* **85**: 55–63.
- Blackburn, D.G. (1998): Structure, function, and evolution of the oviducts of squamate reptiles, with special reference to viviparity and placentation. *J. Exp. Zool.* **282**: 560–617.
- Blackburn, D.G., Stewart, J.R. (2011): Viviparity and Placentation in Snakes. In: *Reproductive*

- Biology and Phylogeny of Snakes, p. 119–181. Aldridge, R.D., Sever, D.M., Eds. Science Publishers,.
- Braz, H.B., Scartozzoni, R.R., Almeida-Santos, S.M. (2016): Reproductive modes of the South American water snakes: A study system for the evolution of viviparity in squamate reptiles. *Zool. Anzeiger - A J. Comp. Zool.* 263: 33–44.
- Brown, A.G.P., Shine, R. (2006): Why Do Most Tropical Animals Reproduce Seasonally ? Testing Hypotheses on an Australian Snake Published by : Ecological Society of America content in a trusted digital archive . We use information technology and tools to increase productivity and facilita. *Ecology* 87: 133–143.
- Brown, G.P., Shine, R. (2002): Reproductive ecology of a tropical natricine snake, *Tropidonophis mairii* (Colubridae). *J. Zool.* **258**: 63–72.
- Campbell, J.A., Lamar, W.W. (2004): The venomous reptiles of the western hemisphere. Ithaca, United States, Cornell University Press.
- Ceolin, M.F. (2000): Mar de palavras: Poesias reunidas. p. 1-39. Ed. Sinpro ABC.
- Clark, R.W., Schuett, G.W., Repp, R. a., Amarello, M., Smith, C.F., Herrmann, H.-W. (2014): Mating Systems, Reproductive Success, and Sexual Selection in Secretive Species: A Case Study of the Western Diamond-Backed Rattlesnake, *Crotalus atrox*. *PLoS One* **9**: e90616.
- Costa, H.C., Bérnills, R.S. (2018): Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: lista de espécies. *Rev. Herpetol. Brasileira* **7**: 11–57.
- Cunha, O.R. da, Nascimento, F.P. (1978): Ofídios da Amazônia X - as cobras da região leste do Pará. Museu Paraense Emílio Goeldi.
- Eckstut, M.E., Sever, D.M., White, M.E., Crother, B.I. (2009): Phylogenetic analysis of sperm storage in female Squamates. In: *Animal Reproduction: New Research Developments*, p. 185–218. Dahnof, L.T., Ed. New York, USA, Nova Science Publishers,.
- Fox, H. (1977): Urinogenital System. In: *Biology of the Reptilia Volume 6. Morphology*, p. 81–96. Gans, C., Parsons, T.S., Eds. London and New York., Academic Press,.
- Fox, W. (1956): Seminal receptacles of snakes. *Anat. Rec.* **124**: 519–539.
- Friesen, C.R., Shine, R., Krohmer, R.W., Mason, R.T. (2013): Not just a chastity belt: The functional significance of mating plugs in garter snakes, revisited. *Biol. J. Linn. Soc.* **109**: 893–907.
- Girons, H. Saint (1982): Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica* **38**: 5–16.
- Greene, H.W. (1997): Snakes: the evolution of mystery in nature. London, England.
- Holt, W. V., Fazeli, A. (2016): Sperm storage in the female reproductive tract. *Annu. Rev. Anim. Biosci.* **4**: 291–310.
- James, C., Shine, R. (1985): The seasonal timing of reproduction: A tropical-temperate comparison in Australian lizards. *Oecologia* **67**: 464–474.
- Loebens, L., Almeida-Santos, S.M., Cechin, S.Z. (2020): Reproductive biology of the Sword Snake *Tomodon dorsatus* (Serpentes: Dipsadidae) in South Brazil: comparisons within the tribe Tachymenini. *Amphibia-Reptilia* 1–15.

- Loebens, L., Cechin, S.Z., Theis, T.F., Moura, L.B., Almeida-Santos, S.M. (2016): Reproductive biology of *Philodryas patagoniensis* (Snakes: Dipsadidae) in south Brazil: male reproductive cycle. *Acta Zool.* 1–11.
- Loebens, L., Rojas, C.A., Almeida-Santos, S.M., Cechin, S.Z. (2017): Reproductive biology of *Philodryas patagoniensis* (Snakes: Dipsadidae) in south Brazil: Female reproductive cycle. *Acta Zool.* 1–10.
- Marques, O.A.V. (1996): Reproduction, seasonal activity and growth of the coral snakes, *Micrurus corallinus* (Elapidae), in the southeastern Atlantic forest in Brazil. *Amphibia-Reptilia* **17**: 277–285.
- Marques, O.A.V., Almeida-Santos, S.M., Rodrigues, M.G. (2006): Activity patterns in coral snakes, genus *Micrurus* (Elapidae), in south and southeastern Brazil. *South Am. J. Herpetol.* **1**: 114–120.
- Mathies, T. (2011): Reproductive cycles of tropical snakes. In: *Reproductive Biology and Phylogeny of Snakes*, p. 511–550. Aldridge, R.D., Sever, D.M., Eds. Science Publishers,.
- Mendonça, F., Danni-Oliveira, I. moresco (2007): *Climatologia Noções Basicas e Climats do Brasil. Oficina de textos.*
- Nogueira, C.C., Argôlo, A.J.S., Arzamendia, V., Azevedo, J.A., Barbo, F.E., Bérnils, R.S., Bolochio, B.E., Borges-Martins, M., Brasil-Godinho, M., Braz, H., Buononato, M.A., Cisneros-Heredia, D.F., Colli, G.R., Costa, H.C., Franco, F.L., Giraudo, A., Gonzalez, R.C., Guedes, T., Hoogmoed, M.S., Marques, O.A.V., Montingelli, G.G., Passos, P., Prudente, A.L.C., Rivas, G.A., Sanchez, P.M., Serrano, F.C., Silva, N.J., Strüßmann, C., Vieira-Alencar, J.P.S., Zaher, H., Sawaya, R.J., Martins, M. (2019): Atlas of Brazilian Snakes: Verified Point-Locality Maps to Mitigate the Wallacean Shortfall in a Megadiverse Snake Fauna. *South Am. J. Herpetol.* **14**: 1–274.
- Pizzatto, L., Almeida-Santos, S.M. de, Marques, O.A.V. (2007): Biologia reprodutiva de serpentes brasileiras. In: *Herpetologia No Brasil II*, p. 201–221. Nascimento, L.B., Oliverira, M.E. de, Eds. Puc Minas,.
- Pizzatto, L., Marques, O.A. V. (2006): Interpopulational Variation in Reproductive Cycles and Activity of the Water Snake *Liophis Miliaris* (Colubridae) in Brazil. *Herpetol. J.* **16**: 353–362.
- Pough, F.H. (1980): The University of Chicago The Advantages of Ectothermy for Tetrapods. *Am. Soc. Nat.* **115**: 92–112.
- Resende, F.C. De, Nascimento, L.B. (2015): The Female Reproductive Cycle of the Neotropical Snake *Atractus pantostictus* (Fernandes and Puerto, 1993) from South-eastern Brazil. *J. Vet. Med.* **44**: 225–235.
- Rivas, J.A., Burghardt, G.M. (2001): Understanding sexual size dimorphism in snakes: wearing the snake's shoes. *Anim. Behav.* **62**: 1–6.
- Rojas, C. a., Barros, V. a., Almeida-Santos, S.M. (2013): The reproductive cycle of the male sleep snake *Sibynomorphus mikanii* (Schlegel, 1837) from southeastern brazil. *J. Morphol.* **274**: 215–228.
- Rojas, C.A., Barros, V.A., Almeida-Santos, S.M. (2015): Sperm storage and morphofunctional bases of the female reproductive tract of the snake *Philodryas patagoniensis* from southeastern Brazil. *Zoomorphology* **134**: 577–586.
- Roze, J.A. (1996): *Coral Snakes of the Americas - Biology, identification, and venoms.* Florida, Krieger Publishing Company.
- Santos, X., Llorente, G.A., Feriche, M., Pleguezuelos, J.M., Casals, F., Sostoa, A. de (2005): Food

availability induces geographic variation in reproductive timing of an aquatic oviparous snake (*Natrix maura*). *Amphibia-Reptilia* **26**: 183–191.

Seigel, R.A., Ford, N.B. (1987): Reproductive ecology. In: *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, p. 210–252. Seigel, R.A., Collins, J.T., Novak, S.S., Eds. New York, USA, Mac-millan.

Sever, D.M., Hamlett, W.C. (2002): Female sperm storage in reptiles. *J. Exp. Zool.* **292**: 187–199.

Shine, R. (1987): The evolution of viviparity: ecological correlates of reproductive mode within a genus of Australian snakes (*Pseudechis*: Elapidae). *Copeia* **3**: 551–563.

Shine, R. (1994): Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia* **2**: 326–346.

Shine, R. (2003): Reproductive strategies in snakes. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **270**: 995–1004.

Siegel, D.S., Miralles, A., Chabarria, R.E., Aldridge, R.D. (2011a): Female reproductive anatomy: cloaca, oviduct, and sperm storage. In: *Reproductive Biology and Phylogeny of Snakes*, p. 347–409. Aldridge, R.D., Sever, D.M., Eds. New Hampshire, Science Publishers,.

Siegel, D.S., Trauth, S.E., Sever, D.M., Aldridge, R.D. (2011b): The phylogenetic distribution of the ampulla ureter and ampulla urogenital/uriniferous papilla in the Serpentes. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **49**: 160–168.

Silva Jr., N.J. Da, Buononato, M.A., Feitosa, D.T. (2016): As cobras-corais do novo mundo. In: *As Cobras Corai do Brasil, biologia, taxonomia e envenenamento*, p. 47–78. Silva Jr., N.J. Da, Ed. Goiás, Editora da Puc Goiás,.

Silva, K.M.P., Braz, H.B., Kasperoviczus, K.N., Marques, O.A.V., Almeida-Santos, S.M. (2020): Reproduction in the pitviper *Bothrops jararacussu*: large females increase their reproductive output while small males increase their potential to mate. *Zoology* **142**: 125816.

Silva, K.M.P., Silva, K.B., Sueiro, L.R., Oliveira, M.E.E.S., Almeida-Santos, S.M. (2019): Reproductive Biology of *Bothrops atrox* (Serpentes, Viperidae, Crotalinae) from the Brazilian Amazon. *Herpetologica* **75**: 198–207.

Slowinski, J.B. (1995): A Phylogenetic Analysis of the New World Coral Snakes (Elapidae: *Leptomicrurus*, *Micruroides*, and *Micrurus*) Based on Allozymic and Morphological Characters. *J. Herpetol.* **29**: 325–338.

Stahlschmidt, Z.R., DeNardo, D.F. (2011): Parental Care in Snakes. In: *Reproductive Biology and Phylogeny of Snakes*, p. 673–702. Aldridge, R.D., Sever, D.M., Eds. Science Publishers,.

Vitt, L.J., Caldwell, J.P. (2009): *Herpetology : An introduction biology of amphibians and reptiles*. California, Academic Press is an imprint of Elsevier.

Yamanouye, N., Silveira, P.F., Abdalla, F.M.F., Almeida-Santos, S.M., Breno, M.C., Salomão, M.G. (2004): Reproductive cycle of the Neotropical *Crotalus durissus terrificus*: II. Establishment and maintenance of the uterine muscular twisting, a strategy for long-term sperm storage. *Gen. Comp. Endocrinol.* **139**: 151–157.

Zaher, H., Grazziotin, F., Prudente, A.L.D.C., Silva Jr., N.J. Da (2016): Origem e evolução dos Elapideos e das cobras-corais. In: *As Cobras Corais-Corais Do Brasil Biologia, Taxonomia e Envenenamento*, p. 25–45. Editora da Puc Goiás.