

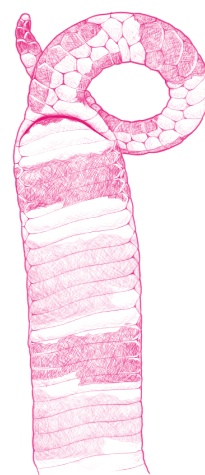
Capítulo 2

Linajes, variabilidad del veneno y señales de advertencia en las serpientes coral del Nuevo Mundo

Juan David Bayona-Serrano, Chris Akcali, Juan Pablo Hurtado-Gómez, Teddy Angarita-Sierra

Resumen: Las serpientes coral del género *Micrurus* son el grupo de elápidos más diverso de América. Sus potentes venenos neurotóxicos han sido ampliamente estudiados, y varias de sus toxinas, particularmente las que presentan actividad neurotóxica, han sido caracterizadas. No obstante, el conocimiento en torno a la composición y variabilidad de las toxinas de sus venenos es aún fragmentario y pobremente conocido para la mayoría de las especies del género. En este capítulo analizamos la información disponible sobre los venenos de las serpientes coral, mostrando que, a la fecha, no se comprende con claridad los factores que impulsan su variabilidad inter e intraespecífica. En consecuencia, para futuros estudios se recomienda tomar una amplia muestra de venenos del mayor número de especies posible y cobertura geográfica, con miras a incrementar la representatividad, así como la detección de compuestos y propiedades únicas. Las corales también son conocidas por su patrón de anillos de colores brillantes, los cuales por más de 100 años se ha asumido que funcionan como señales de advertencia de su toxicidad y peligro (aposematismo), para las aves y mamíferos que las predan. Sin embargo, trabajos recientes sugieren que la hipótesis del aposematismo presenta serios problemas y limitaciones a lo hora de explicar con robustez el patrón de coloración de estas serpientes. Aquí discutimos la evidencia a favor y en contra de esta hipótesis desde la perspectiva de un herpetólogo de campo, considerando hipótesis alternativas acerca de la función defensiva de los patrones de anillos de colores brillantes de estas serpientes.

Palabras clave: Elapidae, Toxinas de tres dedos, Veneno, Evolución, Aposematismo.



Citación: Bayona-Serrano JD; Akcali C; Hurtado-Gómez JP; Angarita-Sierra T. Capítulo 2. Linajes, variabilidad del veneno y señales de advertencia en las serpientes coral del Nuevo Mundo. En: *Mordeduras, venenos y serpientes venenosas de Colombia*; Angarita-Sierra, T., Ruiz-Gómez, F.J., Eds.; Instituto Nacional de Salud: Bogotá D.C., Colombia, 2024; pp. 91–124. doi:10.33610/766309uzpmic



Copyright: © 2024 por los autores. Publicación de acceso abierto bajo los términos y condiciones de licenciamiento Creative Commons Atribución (CC BY-NC-ND 4.0) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Ilustraciones por:
Oscar A. Ramírez Ruiz

1. Introducción

La familia Elapidae es un grupo diverso de serpientes venenosas, con aproximadamente 390 especies, las cuales en su mayoría se distribuyen en los trópicos [1–4]. En América, la familia está representada por un clado monofilético que contiene las serpientes coral (géneros *Micruroides* y *Micrurus*) y la especie marina *Hydrophis platurus* [1–4]. Las serpientes coral comprenden cerca de 90 especies y se distribuyen desde Estados Unidos hasta Argentina, estando ausentes en Chile y la mayoría de las islas del Caribe [1,2].

El género *Micruroides* es el linaje de serpientes coral distribuido más al norte del continente americano, siendo *M. euryxanthus* la única especie reconocida para el género y con una distribución restringida a México y los Estados Unidos de América [1,2]. El género *Micrurus* es el más diverso de la familia Elapidae [1,2]; la mayoría de sus especies se encuentran en América del Sur, siendo Brasil y Colombia los países con la mayor diversidad de especies de *Micrurus* (~ 30 especies cada uno) [1,2,5].

Las corales son ampliamente reconocidas por ser altamente venenosas, así como por sus patrones de anillos de colores brillantes. En general, sus anillos presentan tres colores que normalmente incluyen un color claro (blanco o amarillo), un color brillante (rojo o naranja) y un color contrastante (negro o vino tinto muy oscuro). No obstante, algunas especies pueden presentar patrones de color atípicos, o anillos incompletos [5–8]. De forma general, se reconocen cuatro tipos de disposición de anillos entre las serpientes de coral del género *Micrurus*, que se correlacionan con los linajes en su árbol filogenético [2,5,6]. Las disposiciones de los anillos descritas a continuación corresponden al patrón de coloración del cuerpo (dorso y vientre) de las serpientes coral, las cuales pueden variar, presentarse o no, en las superficies dorsales de la cabeza y cola (Figura 1).

1. *Bicolor*: anillos en el cuerpo dispuestos en dos colores, alternando el negro con un color claro o brillante (blanco o amarillo). La cabeza y la cola en estas especies normalmente tienen anillos negros dispuestos entre un color brillante (rojo o naranja).
2. *Mónadas*: anillos en el cuerpo de tres colores, con un anillo negro entre los anillos de colores brillantes (rojo, amarillo o naranja), y separados de estos por anillos de colores claros. La cabeza y la cola en estas especies normalmente tienen anillos de color claro y negro. El nombre de este patrón de color hace referencia a la cantidad de anillos negros (uno) entre los de colores brillantes. Este patrón de color ha evolucionado de forma independiente en *Micruroides*, un clado monofilético de *Micrurus* (Figura 2).
3. *Tríadas*: anillos en el cuerpo dispuestos en tres colores, con tres anillos negros, separados por anillos de colores claros, que se encuentran juntos entre los anillos brillantes. La disposición de los anillos de la cabeza y la cola varía, pero normalmente es similar a la del cuerpo. El nombre de este patrón de coloración hace referencia al número de anillos negros (tres) entre los de colores brillantes. Este patrón de color ocurre de forma independiente en los linajes sudamericano, así como en dos especies centroamericanas.

4. *Anillos incompletos*: este patrón es casi idéntico al patrón bicolor, pero presenta anillos claros a lo largo del cuerpo, que se acortan hacia el dorso con formas ovoides y normalmente no están completos; la coloración dorsal es principalmente negra. Este patrón ocurre en un grupo de especies conocidas como serpientes de coral pigmeas, que anteriormente estaban agrupadas en un género diferente, *Leptomicrurus*.

El veneno de las serpientes coral es principalmente neurotóxico, induce un bloqueo neuromuscular que provoca la muerte de su presa por paro respiratorio [9]. Estos venenos exhiben una heterogeneidad moderada en su composición en comparación con los venenos de vipéridos y colúbridos. Sin embargo, contienen una amplia gama de toxinas que varían entre 4 y 24 familias de toxinas por especies [2,4,5,9,10]. Las fosfolipasas A_2 (PLA_2) y las toxinas de tres dedos (3FTx) son los principales componentes de estos venenos. Principalmente, las PLA_2 median la neurotoxicidad presináptica, mientras que las 3FTx se asocian principalmente a efectos tóxicos postsinápticos [2]. Una de estas familias de toxinas suele ser dominante sobre la otra en casi todas las especies de serpientes coralinas, y esto crea una dicotomía fenotípica entre las especies [2,9,11].

Se ha sugerido que la dominancia de estas dos proteínas responde a un gradiente geográfico latitudinal, en la cual las corales del género *Micrurus* del hemisferio Norte tienen venenos dominados por PLA_2 , mientras que en las especies distribuidas en el hemisferio Sur predominan las 3FTx [9,11]. Esta hipótesis ha sido objeto de debate reciente, dado que algunos estudios han proporcionado evidencia contradictoria [2,12]. Asimismo, como mostraremos en este capítulo, el patrón geográfico de la relación PLA_2 /3FTx se desdibuja cuando se enfrenta a un mayor muestreo poblacional y al aumento de la riqueza de especies en los análisis. Sin embargo, no se ha propuesto una hipótesis evolutiva alternativa para explicar la dicotomía fenotípica observada.

Las relaciones filogenéticas del género *Micrurus* han sido discutidas en varios estudios [3,6,13-16], pero los avances en su comprensión son lentos debido a los desafíos asociados con la alta diversidad del grupo y la naturaleza críptica de la mayoría de las especies [6,14,15]. En general, la mayor parte de los estudios sugieren que las serpientes coral de mónadas forman un grupo monofilético, al igual que las serpientes sudamericanas de triadas y bicolor en conjunto [13-15]. En contraste, las serpientes de coral pigmeas (corales de anillos incompletos), así como las especies centroamericanas de triadas (p. ej., *M. elegans*) aún no cuentan con consenso sobre su relación filogenética y monofilia, principalmente debido a la escasez de muestras y baja resolución genética [15,17].

En este capítulo, proponemos una hipótesis filogenética para las serpientes coral del género *Micrurus* utilizando secuencias publicadas, contrastando si la composición del veneno está asociada con patrones filogenéticos y geográficos. También revisamos la evidencia a favor y en contra de la antigua hipótesis de que los patrones de color de las serpientes coral funcionan como señales de advertencia, discutiendo las explicaciones alternativas para la función de los patrones de coloración en estas serpientes.

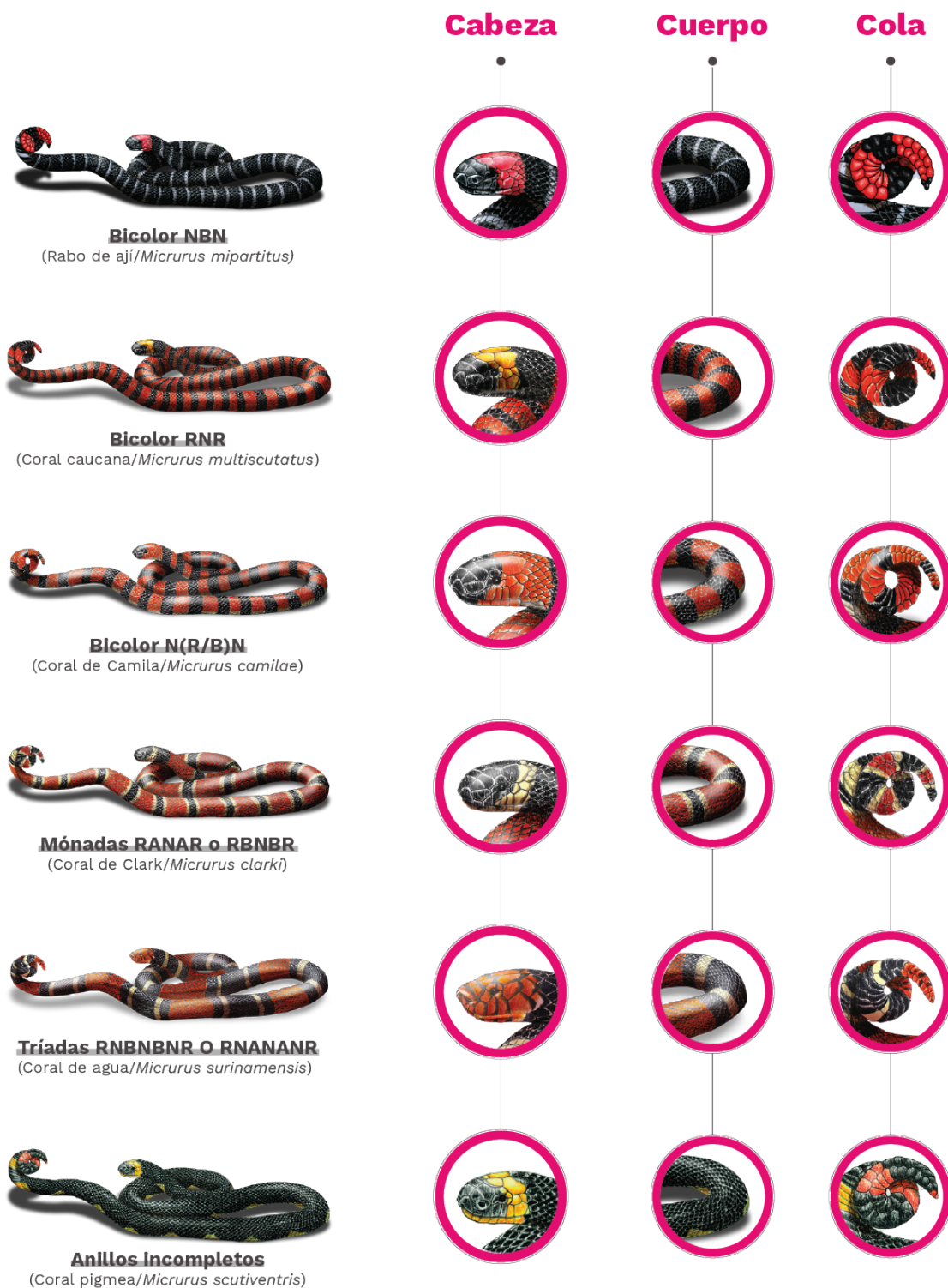


Figura 1. Patrones generales de la coloración corporal en las serpientes coral colombianas. Bicolor NBN (*Micrurus mipartitus*): Patrón bicolor con anillos alternados negros y blancos. Bicolor RNR (*Micrurus multiscutatus*): Patrón bicolor con anillos alternados rojos y negros. Bicolor N(R/B)N (*Micrurus camilae*): Patrón bicolor con alternancia de anillos rojos y negros en el dorso, y anillos blancos y negros en la región ventrolateral. Mónadas RANAR o RBNBR: Patrón mónadas con anillos rojos separados de los negros, alternando con anillos blancos o amarillos. Triadas RNANANR o RBNBNBR (*Micrurus surinamensis*): Patrón de triadas con anillos rojos alternando con anillos blancos o amarillos. Anillos incompletos (*Micrurus scutiventris*): Anillos claros incompletos a lo largo del cuerpo, que se estrechan hacia el dorso y normalmente no son completos; la coloración dorsal es principalmente negra. Acrónimos (en español): NBN: Negro/Blanco/Negro. RNR: Rojo/negro/Rojo. N(R/B)N: Negro/mitad rojo y mitad blanco/Negro. RANAR: Rojo/Amarillo/Negro/Amarillo/Rojo. RBNBR: Rojo/Blanco/Negro/Blanco/Rojo. RBNBNBR: Rojo/Negro/Blanco/Negro/Blanco/Negro/Rojo. RNANANR: Rojo/Negro/Amarillo/Negro/Amarillo/Negro/Rojo.

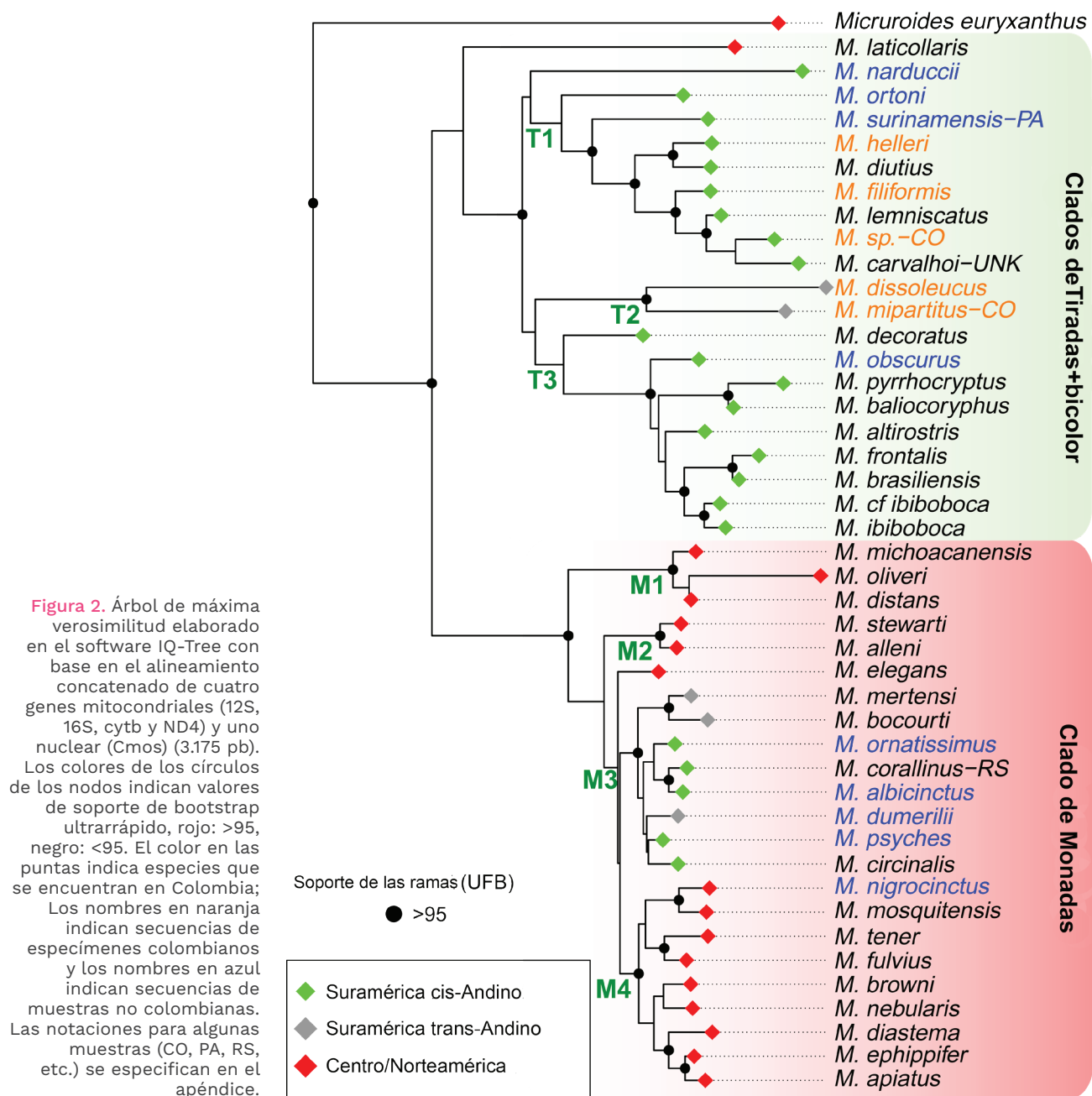
2. Relaciones filogenéticas de las serpientes de coral del género *Micrurus* del Nuevo Mundo

Nuestro árbol filogenético de máxima verosimilitud recuperó las serpientes coral del Nuevo Mundo (*Micruroides* + *Micrurus*) y el género *Micrurus* como linajes monofiléticos con un alto soporte (Figura 2). Dentro de *Micrurus* se recuperaron dos clados principales altamente soportados estadísticamente. El primero incluye todas las especies de mónadas más *M. elegans*, una de las especies centroamericanas con tríadas. El segundo clado contiene todas las especies suramericanas de tríadas, más *M. mipartitus* la única especie bicolor, y *M. narducci*, la única especie de anillos incompletos en el análisis (antiguamente asignada al género *Leptomicrurus*) [8].

Dentro del segundo clado que contiene las especies tríadas, se pueden reconocer tres subclados. Un primer subclado con alto soporte que contiene las especies del complejo *M. lemniscatus* (*M. diutius*, *M. carvalhoi*, *M. filiformis*, *M. helleri* y *M. lemniscatus*), *M. surinamensis* y *M. ortonii* (clado T1, Figura 2), el cual es el clado hermano de *M. narducci*, este último con bajo soporte. Un segundo subclado con alto soporte que incluye a *M. dissoleucus* y *M. mipartitus* (clado T2, Figura 2). Finalmente, un tercer clado débilmente sustentado que incluye especies del grupo *M. frontalis* (*M. altirostris*, *M. baliocoryphus*, *M. brasiliensis*, *M. frontalis*, *M. ibiboboca*, *M. cf. ibiboboca* y *M. pyrrhocryptus*), más *M. decoratus* y *M. obscurus* (clado T3, Figura 2).

De forma similar, dentro del clado que contiene todas las especies de mónadas, se recuperaron un total de cuatro subclados principales con un alto soporte estadístico. El primer subclado contiene las serpientes coral del complejo *M. distans* (*M. distans*, *M. michoacanensis* y *M. oliveiri*; clado M1, Figura 2). El segundo subclado contiene a *M. stewarti* y *M. alleni* (clado M2), más dos especies centroamericanas. El tercer subclado agrupa todas las corales de mónadas suramericanas (*M. albicinctus*, *M. bocourti*, *M. circinalis*, *M. corallinus*, *M. dumerilii*, *M. mertensi*, *M. ornatisimus* y *M. psyches*; clado M3, Figura 2). Finalmente, el cuarto subclado contiene las especies restantes de Centro y Norte América (clado M4, Figura 2). En nuestro árbol filogenético, 14 de las 46 especies muestreadas se encuentran en Colombia, y seis de estas secuencias se derivaron de especímenes colombianos (Figura 2).

En general, nuestra hipótesis filogenética se alinea con las revisiones e hipótesis filogenéticas más recientes de las serpientes coral, encontrando como monofiléticos el clado de corales de mónadas, y los clados de tríadas y bicolor formando también un clado monofilético [14-17,16-23]. Las relaciones de *Micrurus narducci*, el único representante del género previamente reconocido como *Leptomicrurus*, continúa ambigua y sin consenso entre los estudios previos. Por ejemplo, en nuestro árbol evolutivo *M. narducci* se agrupa dentro del clado de las corales de tríadas, mientras que, en estudios previos, así como en la más reciente revisión presentada por Jowers et al. [14], esta especie es el clado hermano de las corales de tríadas [20,21,23].



La hipótesis filogenética presentada aquí (Figura 2) representa la propuesta filogenética más grande para las serpientes de coral del Nuevo Mundo del género *Micrurus*, incluye 44 (más dos taxones no clasificados, *Micrurus. sp.* y *M. cf. ibiboboca*) de las 83 especies actualmente reconocidas en el género (53%) [1]. Este muestreo y contexto filogenético, sugiere que existen algunos patrones biogeográficos subyacentes.

El clado principal que agrupa las especies de triadas + bicolor + anillos incompletos está compuesto casi exclusivamente por especies suramericanas (Figura 2), excepto por la especie basal, *M. laticollaris*, que se distribuye en México [24,25]. Sin embargo, la posición de *M. laticollaris*

presenta un bajo soporte, por lo cual es probable que su posición cambie en futuros estudios que cuenten con un muestreo más amplio y provean mayor evidencia. Dentro del grupo suramericano, todas las especies están estrictamente distribuidas en la región cisandina (hacia el Este de los Andes, Figura 3), excepto por dos taxones que forman un clado altamente soportado, *M. dissoleucus* y *M. mipartitus*, ambas distribuidas en la región transandina (Oeste de los Andes, Figura 3) [24,25]. Esto sugiere que este clado se diversificó en la región cisandina y muy probablemente colonizó la región transandina una sola vez.

Por otro lado, el clado bicolor agrupa taxones de todo el continente americano, pero está constituido principalmente por especies distribuidas en Centroamérica (Figura 2). Dentro de este clado, hay un linaje que agrupa a todas las especies suramericanas, sugiriendo un único evento de colonización en Suramérica para este clado (Figura 2). Sin embargo, algunas especies del clado monadal también ingresan al norte de Suramérica, como *M. nigrocinctus* y *M. clarki* [24,25]. A pesar de que algunas de las relaciones internas del clado de corales de mónadas no cuenta con un alto soporte, la topología recuperada sugiere que al menos ocurrieron dos eventos de colonización que cruzan los Andes, en ambas direcciones cis a transandina, y viceversa (Figura 2).

Aunque es ampliamente conocido en la literatura que el clado de mónadas está compuesto principalmente por especies centroamericanas, y el clado de triadas por especies suramericanas/cisandinas [24,25], ningún estudio previo ha demostrado o discutido los patrones biogeográficos de diversificación dentro de *Micrurus* basándose en un contexto filogenético. Además, el hecho de que los clados principales tengan la mayor representación de su diversidad agrupada en regiones específicas (p. ej., Centro o Suramérica), ha llevado a algunos autores (p. ej., Lomonte et al., [9]) a sugerir una variación latitudinal aparente en la composición del veneno dentro del género *Micrurus*. Esta hipótesis se analiza con más detalle en la siguiente sección.

3. Diversidad composicional entre los venenos de *Micrurus*

Recopilamos datos de la literatura de 34 proteomas pertenecientes a 28 especies de *Micrurus* (Tabla 1). *Micrurus corallinus*, *M. mipartitus*, *M. helleri* y *M. surinamensis* tenían dos proteomas publicados, y *M. carvalhoi* tenía tres proteomas publicados. Solo seis de los proteomas disponibles provinieron de especímenes colombianos (*M. dumerilii*, *M. mipartitus*-CO, *M. sangilensis*, *M. helleri*-CO, *M. medemi* y *Micrurus. sp.*-CO).

Con base en los 34 proteomas, se reportó un total de veinticuatro familias de proteínas en los venenos de *Micrurus*, de las cuales las PLA₂ y 3FTx fueron los componentes dominantes del veneno en todos los proteomas, como se ha encontrado previamente en múltiples estudios [26]. Se identificaron quince clases de proteínas similares a toxinas en los proteomas de *M. carvalhoi*-UNK y *M. pyrrhocryptus*, siendo este último

el proteoma con la mayor riqueza de toxinas entre todos los proteomas del clado de triadas. Se identificaron 12 toxinas en los proteomas de *M. corallinus*-RJ y *M. paraensis*, que fueron los más diversos entre todos los proteomas del clado de mónadas (Tabla 1). En general, los venenos dominados por PLA₂ fueron más comunes en el clado de mónadas, mientras que los venenos dominados por 3FTx fueron más comunes dentro del clado de triadas (Figuras 3 y 4).

Al comparar los proteomas de los venenos disponibles para las serpientes coral del género *Micrurus* que contaban con muestras para múltiples poblaciones o individuos, se observa notables variaciones intraespecíficas tanto en la presencia como en la abundancia relativa de las toxinas en especies como *M. carvalhoi*, *M. corallinus*, *M. helleri*, *M. mipartitus* y *M. surinamensis* (Tabla 1). En estas especies, observamos que la toxina dominante, ya sea 3FTx o PLA₂, varía entre los individuos a lo largo de su distribución geográfica, sin mostrar un patrón claro (Figura 2). Por otro lado, las diferencias en la abundancia relativa de 3FTx y PLA₂ ($|\%3FTx - \%PLA_2|$) fueron más pronunciadas en el clado de triadas + bicolor (~44%), que en el clado de mónadas (~29%; Tabla 1). Esto indica que los proteomas del clado triadal + bicolor tienden a exhibir fenotipos más extremos, favoreciendo un marcado dominio de PLA₂ o 3FTx, mientras que las especies de mónadas poseen proporciones de PLA₂ o 3FTx más equilibradas. Además, el género *Micruroides* muestra una mayor proporción de 3FTx, lo que sugiere que la aparición de venenos dominados por PLA₂ podría ser un fenotipo derivado en las serpientes coral.

Varios estudios han sugerido una dicotomía composicional en el veneno de las serpientes coral del género *Micrurus*, en la que la toxina dominante (ya sea PLA₂ o 3FTx) alterna entre especies a lo largo de un gradiente latitudinal [9,11]. Sin embargo, cuando ampliamos el muestreo composicional incluyendo un número significativamente mayor de especies (o poblaciones), y ubicamos geográficamente la variación de la composición del veneno en todo el rango de distribución del género *Micrurus*, esta dicotomía no fue evidente (Figura 3).

Por lo tanto, la ubicación geográfica latitudinal por sí sola parece ser un mal predictor del predominio de las toxinas de 3FTx o PLA₂ en los proteomas de los venenos de las serpientes coral. Sin embargo, algunas especies tienen niveles consistentemente más altos de 3FTx en comparación con las PLA₂ y viceversa. Esto podría explicarse por sus relaciones filogenéticas o convergencias ecológicas. Para evaluar si el predominio de 3FTx/PLA₂ está determinado o no por una señal filogenética, asignamos las proporciones de cada toxina del proteoma del veneno a la posición filogenética de cada especie (Figura 4). Como resultado, no observamos ningún patrón claro de predominio de 3FTx/PLA₂ en la filogenia de las serpientes coral. Tanto el clado triadal como el monadal tienen especies con proteomas de veneno dominados por 3FTx o PLA₂. Sin embargo, la mayoría de las especies poseen una proporción equilibrada entre ambas toxinas, con proporciones medias de cada una. Este fenotipo equilibrado es el más común en ambos clados. Además, fenotipos extremos, en los que domina una toxina, han surgido en grupos específicos dentro de ambos clados, independiente de su origen geográfico.

Tabla 1. Composición del proteoma del veneno a partir de proteomas disponibles en la literatura. Los valores se muestran en porcentajes del espectro total para permitir comparaciones de composición entre especies. Las celdas rojas y naranjas indican proporciones más altas de cada toxina, y las celdas amarillas y verdes indican proporciones más bajas de cada toxina. Las especies se catalogan por su clado (mónadas, triadas/bicolor y el género *Micruroides*). Sólo se muestran las toxinas principales. SVMP: metaloproteinasas de veneno de serpiente, LAO: L-aminoácido oxidasa, Kun: inhibidores de tipo Kunitz, CTL: lectinas tipo C, SP: serino proteasas, Oha: Ohanina.

Especies	Clado	PLA2/3FTx delta	3FTx	PLA2	SVMP	LAO	Kun	CTL	SP	Oha	Toxinas menos
<i>Micruroides euryxanthus</i>	<i>Micruroides</i>	48,1	62,3	14,2							0
<i>Micrurus alleni</i>	Mónadas	66,4	77,3	10,9	1,2	3		1,8		0,2	1
<i>Micrurus browni</i>	Mónadas	12,2	50,4	38,2	1,4	0,4	4,2	1,1	0,3	0,2	2,9
<i>Micrurus clarki</i>	Mónadas	11,7	48,2	36,5	1,6	3,8	0,9	1,1	1		0,4
<i>Micrurus corallinus-RJ</i>	Mónadas	3,71	34,83	38,54	10,38	5,42	0,46				10,37
<i>Micrurus corallinus-UNK</i>	Mónadas	69,8	81,7	11,9	2,4	2,3		0,9	0,8		0
<i>Micrurus dumerilii</i>	Mónadas	23,9	28,1	52	1,8	3,1	9	1,1	1,9		0,4
<i>Micrurus fulvius</i>	Mónadas	33,4	24,9	58,3							0
<i>Micrurus mosquitensis</i>	Mónadas	33,1	22,5	55,6	2,6	2,8	9,8	1,3	0,5		1
<i>Micrurus nigrocinctus</i>	Mónadas	10	38	48	4,3	2,3		2,2	0,7	3,8	0,5
<i>Micrurus paraensis</i>	Mónadas	53,58	12,31	65,89	7,97	3,13	3,43	4,95			2,3
<i>Micrurus sangilensis</i>	Mónadas	12,71	17,69	30,4	11,81	9,17	2,97	6,27	5,79	2,27	13,63
<i>Micrurus tener</i>	Mónadas	8,1	37,5	45,6							0
<i>Micrurus altirostris</i>	Triadas + Bicolor	65,8	79,5	13,7	0,9	1,2	2,1	0,1			2,5
<i>Micrurus carvalhoi-GO</i>	Triadas + Bicolor	46,31	2,25	48,56	6,29	2,01	12,61	2,64	2,12	21,51	1,99
<i>Micrurus carvalhoi-SP-B</i>	Triadas + Bicolor	49,2	71,3	22,1	0,8	1,5	0,03				0,01
<i>Micrurus carvalhoi-SP-J</i>	Triadas + Bicolor	56,5	76,7	20,2	1,13	1,3	0,03				0,175
<i>Micrurus frontalis-BR-SP</i>	Triadas + Bicolor	6,8	42,4	49,2	0,96	0,4	1,3	0,06			
<i>Micrurus helleri-CO</i>	Triadas + Bicolor	26,53	14,1	40,63	13,1	8,64	2,2	0,58	5,24		15,52
<i>Micrurus helleri-EC</i>	Triadas + Bicolor	54,3	17,8	72,1		5,1	0,5				4,5

<i>Micrurus ibiboboca</i>	Triadas + Bicolor	53	13,5	66,5	2,5	2,8	9,4	0,8			3,4
<i>Micrurus lemniscatus</i>	Triadas + Bicolor	14,95	34,33	19,38	4,93	3,48	11,69	2,59	11,43	9,32	2,86
<i>Micrurus medemi</i>	Triadas + Bicolor	25,45	17,69	43,14	9,63	7,48	5,35	7,83	0,39		8,5
<i>Micrurus mipartitus-CO</i>	Triadas + Bicolor	32,1	61,1	29	1,6	4	1,9	1,1	1,3		0
<i>Micrurus mipartitus-EC</i>	Triadas + Bicolor	44,3	63,4	19,1	6	8,4					3,1
<i>Micrurus multifasciatus</i>	Triadas + Bicolor	74,8	83	8,2	3,6	3,2	1,9				0,3
<i>Micrurus pyrrhocryptus</i>	Triadas + Bicolor	10	27	17	12	5	5	7	7	2	10
<i>Micrurus ruatanus</i>	Triadas + Bicolor	16,6	46,4	29,8	2,7	3,4	10,6	2	1,2	0,4	0,5
<i>Micrurus sp-AL</i>	Triadas + Bicolor	31,7	26,1	57,8	1,8	2	5,6	2		0,38	3,006
<i>Micrurus sp-CO</i>	Triadas + Bicolor	41,4	21,1	62,5			5,9	0,5			0
<i>Micrurus spixii</i>	Triadas + Bicolor	54,56	9,48	64,04	6,57	4,78	0,74	7,37		3,73	3,27
<i>Micrurus spixii-BR-PA</i>	Triadas + Bicolor	19,1	56,5	37,4		5,1	1				
<i>Micrurus sp-RJ</i>	Triadas + Bicolor	94,1	94,1	0		0,07	0,98				0,97
<i>Micrurus surinamensis-BR-RO</i>	Triadas + Bicolor	91,2	95,4	4,2		0,4					
<i>Micrurus surinamensis-PA</i>	Triadas + Bicolor	83,54	90,1	6,56	0,11	0,19	2,55	0,32			0,19
<i>Micrurus surinamensis-TO</i>	Triadas + Bicolor	3,86	36,84	32,98	1,23	0,32	25,26	1,66			1,7
<i>Micrurus tschudii</i>	Triadas + Bicolor	91,1	95,2	4,1		0,7	1,6				0

AL (Alagoas, Brasil), B (Baurú, Brasil), BR (Brasil), CO (Colombia), EC (Ecuador), GO (Goiás, Brasil), J (Jaú, Brasil), PA (Pará, Brasil), RJ (Rio de Janeiro, Brasil), RO (Roraima, Brasil), SP (São Paulo, Brasil), TO (Tocantins, Brasil), UNK (Ubicación exacta desconocida). M. sp.-CO: Un espécimen de *Micrurus* aff. *lemniscatus*, pero con una importante distancia genética de sus congéneres; ver Hurtado-Gómez [13] para más detalles.

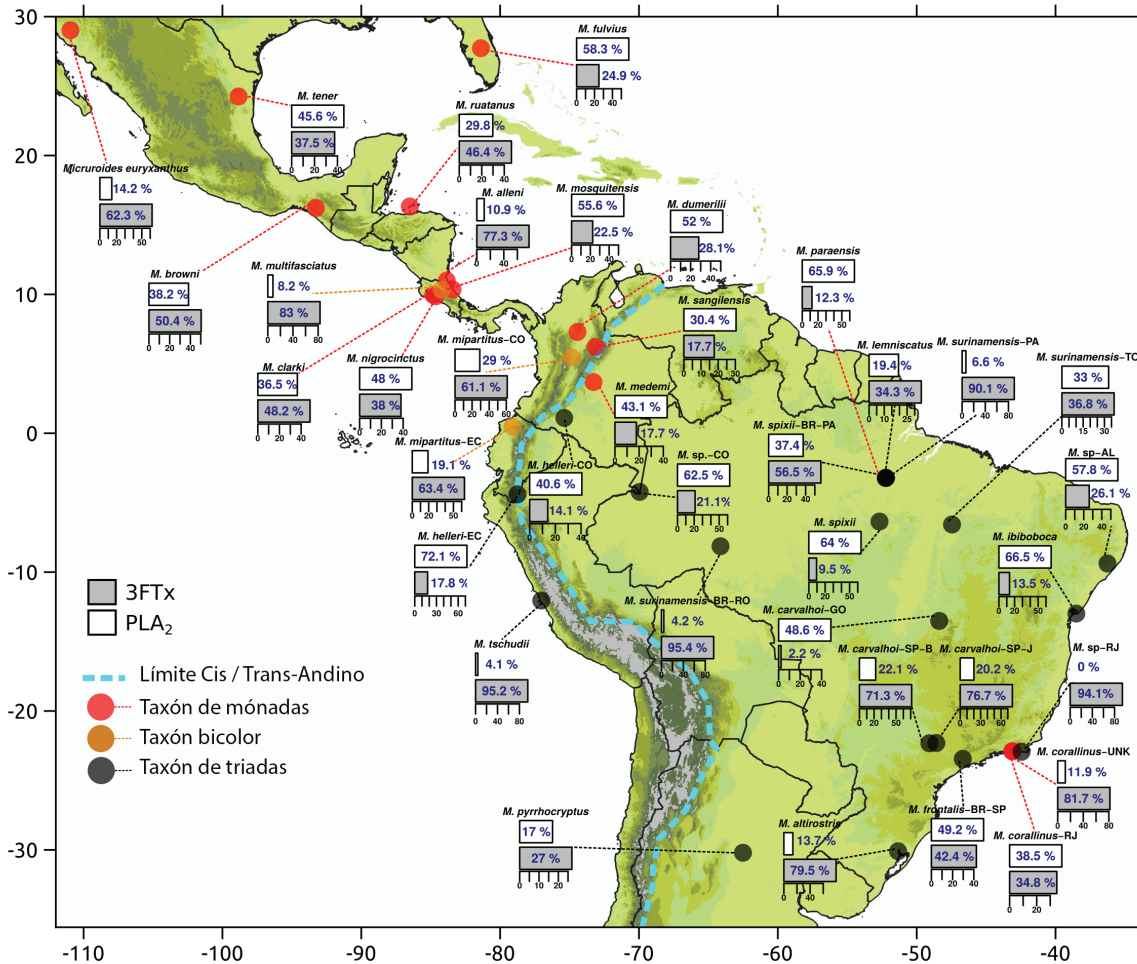


Figura 3. Distribución geográfica de muestras de *Micrurus* con proteomas de veneno disponibles. Se muestran las proporciones de 3FTx y PLA₂ para cada muestra. Los patrones de color se indican mediante puntos coloreados encima de la ubicación geográfica de cada muestra. AL (Alagoas, Brasil), B (Baurú, Brasil), BR (Brasil), CO (Colombia), EC (Ecuador), GO (Goiás, Brasil), J (Jaú, Brasil), PA (Pará, Brasil), RJ (Rio de Janeiro, Brasil), RO (Roraima, Brasil), SP (São Paulo, Brasil), TO (Tocantins, Brasil), UNK (Ubicación exacta desconocida). *M. sp.-CO*: Un espécimen de *Micrurus aff. lemniscatus*, pero con una importante distancia genética de sus congéneres; ver Hurtado-Gómez et al. [13] para más detalles.

Esto podría indicar que factores ecológicos, quizás relacionados con la dieta, el uso de microhábitats, las características abióticas, el clima u otras variables ambientales podrían estar determinando la proporción y dominancia de las toxinas en los venenos de estas serpientes. Estudios ecológicos adicionales podrían ayudar a aclarar los orígenes evolutivos de la variación observada en los venenos de *Micrurus*. Además, un trabajo reciente reportó proporciones elevadas de metaloproteinasas de veneno de serpiente (SVMP) en dos especies corales colombianas [27]. Estas toxinas se asocian comúnmente con los venenos de víboras y están relacionadas con efectos locales (p. ej., sangrado, edema, necrosis) que normalmente no se observan en los envenenamientos de serpientes de coral [2,10,28]. Estos hallazgos son particularmente relevantes para el diagnóstico del envenenamiento por serpientes coral, dado que sus mordeduras pueden causar sangrado o manifestaciones locales similares a las observadas en vipéridos, las cuales podrían confundirse con otros tipos de envenenamiento (p. ej., botrópico; ver Capítulo 9), generando consecuencias clínicas adversas.

En resumen, la información proteómica disponible para los venenos de *Micrurus* revela que nuestro conocimiento de los factores que impulsan su variación composicional sigue siendo pobre. Por tal razón, es muy probable que en el futuro se descubra mucha variación composicional inter e intrapoblacional (p. ej., algunas serpientes de coral podrían tener proporciones de SVMP en sus venenos mayores de lo esperado). Para mejorar nuestra comprensión de la composición de los venenos de las serpientes coral y sus implicaciones médicas locales, es prioritario realizar estudios con un mayor tamaño de muestra y representatividad ecológica y taxonómica de estas serpientes (ver Capítulos 5, 6 y 9).

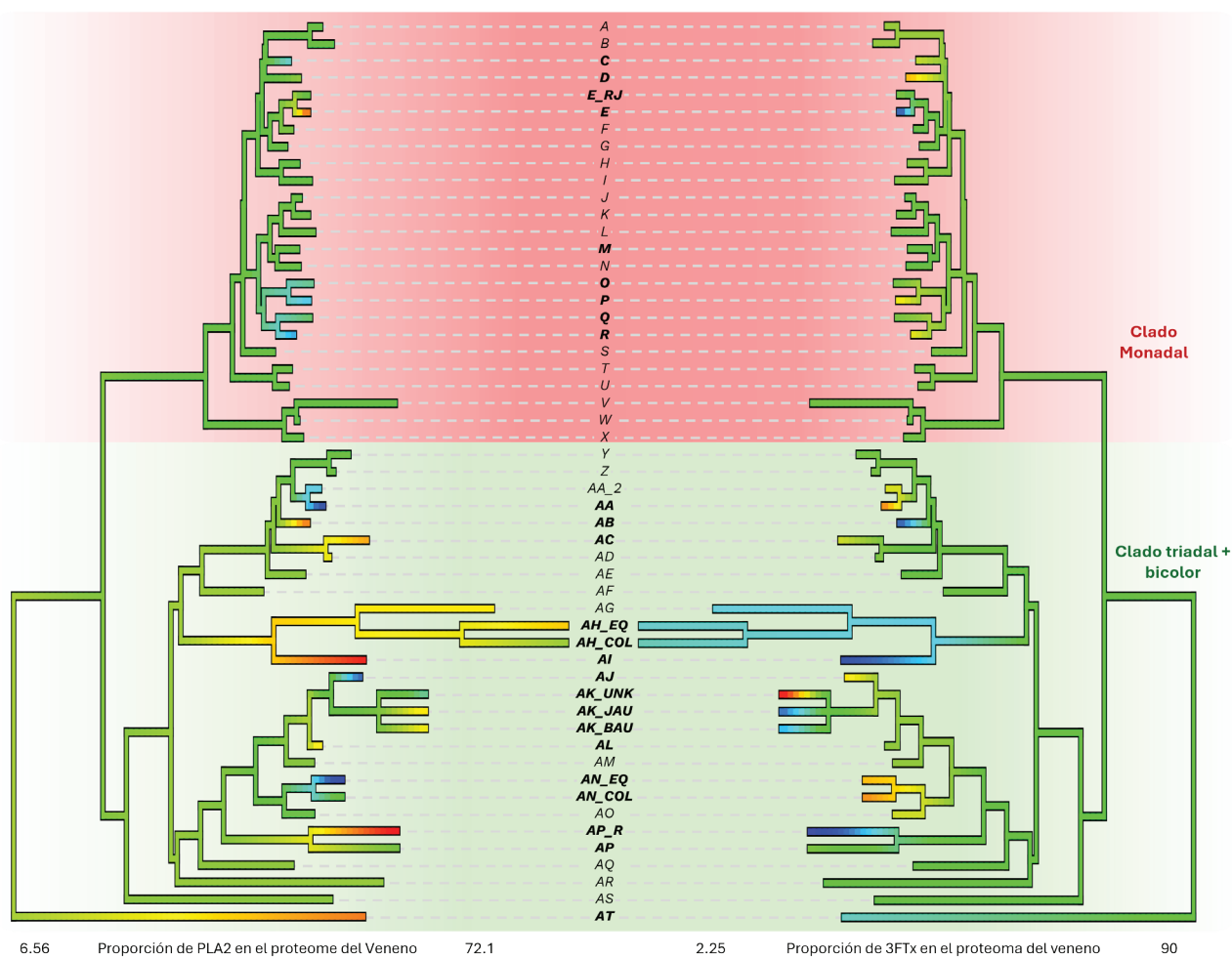


Figura 4. Distribución filogenética de las proporciones de 3FTx/PLA₂ en los proteomas del veneno de las serpientes coral. Las ramas terminales con el nombre en negrita corresponden a especies con datos proteómicos publicados. Todos los demás se estimaron utilizando la Función anc-ML del paquete *phytools* en R (ver Apéndice). Las ramas azules indican proporciones más altas de cada una de las toxinas (PLA₂ a la izquierda y 3FTx a la derecha). AL (Alagoas, Brasil), B (Baurú, Brasil), BR (Brasil), CO (Colombia), EC (Ecuador), GO (Goiás, Brasil), J (Jaú, Brasil), PA (Pará, Brasil), RJ (Rio de Janeiro, Brasil), RO (Roraima, Brasil), SP (São Paulo, Brasil), TO (To-cantins, Brasil), UNK (Ubicación exacta desconocida). *M. sp.-CO*: Un ejemplar de *Micrurus aff. lemniscatus* pero con una distancia genética significativa de sus congéneres ver Hurtado-Gómez et al. [13]. Los códigos para las especies son los siguientes: *M. psyches* (A), *M. circinalis* (B), *M. dumerilii* (C), *M. sangilensis* (D), *M. corallinus* (E), *M. albicinctus* (F), *M. ornatissimus* (G), *M. mertensi* (H), *M. bocourti* (I), *M. ephippifer* (J), *M. apiatus* (K), *M. diastema* (L), *M. borwni* (M), *M. nebularis* (N), *M. nigrocinctus* (O), *M. mosquitensis* (P), *M. tener* (Q), *M. fulvius* (R), *M. eleganselegans* (S), *M. stewarti* (T), *M. alleni* (U), *M. oliveni* (V), *M. distans* (W), *M. michoacanensis* (X), *M. frontalis* (Y), *M. brasiliensis* (Z), *M. ibiboboca* (AA), *M. altirostris* (AB), *M. pyrrhocryptus* (AC), *M. baliocoryphus* (AD), *M. obscurus* (AE), *M. decoratus* (AF), *M. dissolucius* (AG), *M. mipartitus* (AH), *M. multifasciatus* (AI), *M. sp* (AJ), *M. carvalhoi* (AK), *M. lemniscatus* (AL), *M. filiformis* (AM), *M. helleri* (AN), *M. diutius* (AO), *M. surinamensis* (AP), *M. ortonii* (AQ), *M. narducci* (AR), *M. laticollaris* (AS), *M. Micruroides euryxanthus* (AT).

4. Aposematismo y mimetismo en las serpientes coral

Las serpientes coral suelen tener colores brillantes que desafían las expectativas teóricas que indican, que el camuflaje como estrategia de supervivencia, es el principal determinante de la coloración de los animales no-sociales. La función (es decir, el efecto seleccionado por la evolución que mantiene un rasgo particular) de estos colores inusuales ha sido objeto de investigación científica durante más de 150 años [18,30]. Durante mucho tiempo se ha asumido que la función de los patrones de color de las serpientes coral es aposemática, es decir, se supone que sus patrones de color sirven como señales de advertencia que anuncian su peligro a los depredadores [43,44]. También se ha asumido que las falsas serpientes coral tienen patrones de color similares con el fin de simular o asemejarse a las serpientes coral altamente venenosas, buscando protegerse al confundir a los depredadores que evitarían consumirlas al creer que son altamente peligrosas. Estas suposiciones están muy extendidas entre los biólogos, especialmente aquellos que se dedican a estudiar la ecología evolutiva de las serpientes de coral y falsas serpientes coral [29].

Un metaanálisis reciente ha demostrado que el aposematismo y el mimetismo en las serpientes coral están respaldados, en su mayoría, por estudios realizados a partir de 1980, a pesar de los vacíos o deficiencia en la evidencia presentada [30]. Sin embargo, un análisis reciente que realizó una revisión meticulosa de las bases teóricas y evidencia empírica del aposematismo y el mimetismo en las serpientes coral y las falsas serpientes coral, ha demostrado que estas ideas tienen serios problemas [31], sugiriendo que los supuestos sobre los que se fundamentan estas hipótesis merecen una reevaluación.

A la luz de esta falta de consenso, ofrecemos una perspectiva sobre esta controversia desde la visión de herpetólogos que realizan trabajo de campo. Destacamos algunos de los principales problemas no resueltos y posibles explicaciones alternas para las funciones de los patrones de color de las serpientes coral. A diferencia de la revisión realizada por Almeida et al. [29], adoptamos una perspectiva más crítica sobre trabajos anteriores y coincidimos con Mouy [31] en que existe la necesidad de centrarse más en explicaciones alternativas para las funciones de los patrones de color de las serpientes coral que en los supuestos tradicionales.

4.1 Resumen de la evidencia a favor del aposematismo y el mimetismo en las serpientes coral

Los defensores del aposematismo y el mimetismo como hipótesis explicativa de los patrones de coloración en las serpientes coral, consideran que las observaciones en que los depredadores evitan a las serpientes con patrones de color anillados y brillantes son evidencia a favor de estas hipótesis [29,30]. La aversión de los depredadores por estos patrones se ha inferido mediante experimentos de campo con presas artificiales. En estos experimentos se realizan en hábitats naturales en los que se colocan réplicas de serpientes con patrones de color de serpientes coral y patrones de colores de serpientes que no son corales, exponiéndolos a

los posibles depredadores [32-42]. Después de un período de tiempo, las réplicas son revisadas registrando la presencia de marcas de dientes o picos y se categorizan como atacadas o no. Posteriormente, estos datos son utilizados para inferir las tasas relativas de ataque, su intensidad y el grado de protección que brindan los patrones estudiados ante la depredación [32-42].

Estos experimentos se han llevado a cabo en varias regiones de América, demostrando a menudo que la frecuencia de marcas de dientes y picos en las réplicas con patrones de color de serpiente coral es mucho menor que en réplicas con patrones de color de serpiente sin estos patrones. Estos hechos se han interpretado como evidencia de que los patrones de color de las serpientes coral brindan protección contra la depredación de aves y mamíferos [32-38]. En Colombia aún no se han realizado estudios sobre los patrones de color de las serpientes de coral utilizando réplicas.

Experimentalmente, también se ha inferido la aversión en aves por los patrones de color de las serpientes coral. En Costa Rica se han realizado experimentos que utilizan aves silvestres criadas en cautiverio como los Barranqueros (*Eumomota superciliosa*) y Bichofués (*Pitangus sulphuratus*) en estados juveniles, exponiéndolos a réplicas hechas con «espigas» o «tarugos» de madera o plástico pintadas con patrones de colores de serpientes coral, ante los cuales las aves mostraron fuertes reacciones negativas [43,44]. Sin embargo, estas reacciones negativas no se observaron cuando a estas aves se les presentaron réplicas pintadas con un solo color, anillos con colores que no eran de serpiente coral, o listas con colores de serpiente coral. Como estas aves no habían tenido exposición previa a los patrones de color de las serpientes coral, las reacciones negativas observadas han sido ampliamente citadas como evidencia de una aversión innata hacia los patrones de color de las serpientes coral [45,46].

Asimismo, se ha sugerido que las correlaciones en los patrones de color entre las serpientes coral y las falsas serpientes coral respaldan las hipótesis aposematismo y el mimetismo. Se ha demostrado que los patrones de color de varias especies de serpientes de coral y serpientes coral falsas varían geográficamente en paralelo entre sí. Por ejemplo, *Erythrolamprus guentheri* en el sureste de Ecuador y Perú tiene patrones de color que se asemejan a *Micrurus langsdorffi* y *Micrurus steindachneri*, que tienen patrones de mánadas con anillos rojos y negros del mismo ancho separados por anillos blancos [45]. Sin embargo, en localidades del Perú donde coexiste con *Micrurus margaritiferus*, la cual tiene un patrón bicolor con anillos blancos moteados, algunos individuos de *E. guentheri* presentan este mismo patrón [45].

En Colombia, se han observado similitudes en el patrón de color de *Oxyrhopus vanidicus* con las serpientes coral locales (p. ej., *Micrurus hemprichii*) en la vertiente oriental de la Cordillera Oriental, así como sabanas de altillanura de la ecorregión de la Orinoquia (obs. pers. J.D. Lynch y Teddy Angarita-Sierra). No obstante, en el país, no se han realizado estudios que evalúen la posible correlación entre los patrones de coloración de co-

rales falsas y verdaderas. La alta diversidad en los patrones de color compartidos entre varias serpientes coral falsas y verdaderas en las regiones cisandina y transandina sugiere que sus patrones de color podrían estar asociados (Tabla 2). Bosque et al. [47] muestra que los patrones de color y las distribuciones geográficas de las especies de *Oxyrhopus* con bandas rojas y negras coincide con las distribuciones y riqueza de las serpientes coral en América del Sur que tienen los mismos patrones de color.

Se ha demostrado que la variación en los patrones de color de *Atractus latifrons* y *Erythrolamprus aesculapii* está asociada con las distribuciones de las especies locales de *Micrurus* [48], al igual que con los patrones de color de varias especies de *Micrurus* con patrón de triadas en Brasil [49]. Otro estudio que integra la distribución y datos filogenéticos mostró que la evolución de los patrones de color de las serpientes de coral y las falsas serpientes coral del Nuevo Mundo está correlacionada en el espacio y tiempo. Específicamente, la evolución de los patrones de color en las falsas corales ocurrió después de la llegada de las serpientes coral verdaderas al Nuevo Mundo [50].

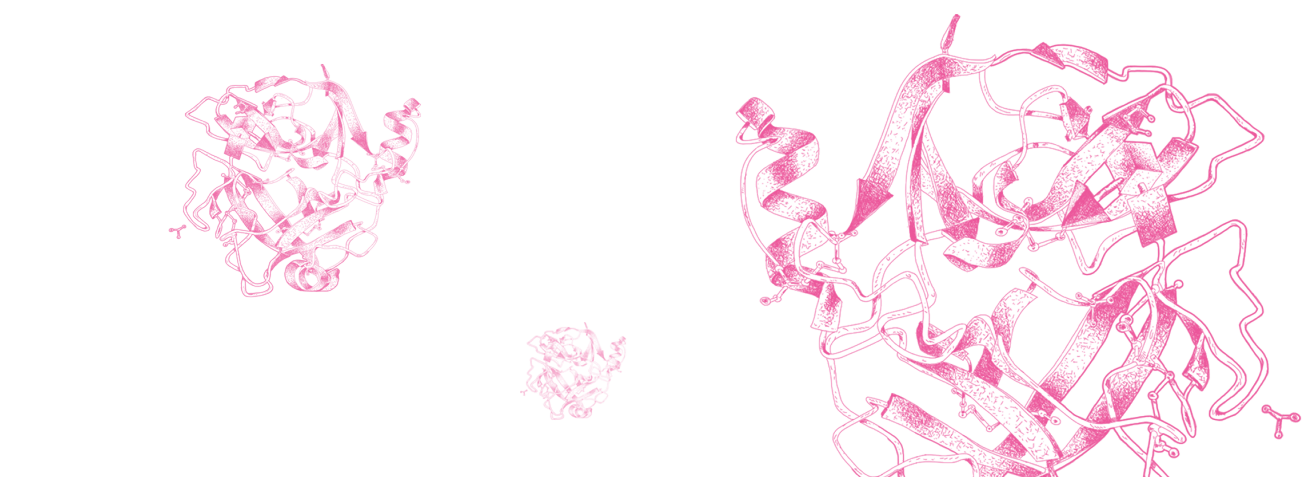
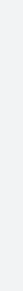


Tabla 2. Serpientes de coral de Colombia con distribuciones cisandina y transandina y sus serpientes de coral falsas concurrentes que comparten patrones similares. Los tipos de patrones de color (siguiendo el esquema adaptado de Mouy [31]) se indican entre paréntesis.

Serpientes de coral	Tipo de patrón	Serpientes de coral falsas	Tipo de patrón
Distribución Cisandina			
<i>Micrurus hemprichii</i>	 (6)	<i>Oxyrhopus vanidicus</i>	 (6)
<i>Micrurus ortoni</i>	 (6)	<i>Rhinobothryum lentiginosum</i>	 (4)
<i>Micrurus surinamensis</i>	 (6)	<i>Hydrodynastes bicinctus</i>	 (5)
<i>Micrurus nattereri</i>	 (6)	<i>Hydrops triangularis</i>	 (3)
		<i>Oxyrhopus melanogenys</i>	 (6)
<i>Micrurus psycles</i>	 (1)	<i>Hydrops martii</i>	 (4)
		<i>Oxyrhopus petolaris</i>	 (2)
<i>Micrurus langsdorffi</i>	 (4)	<i>Oxyrhopus occipitalis</i> (juvenile)	 (1)
<i>Micrurus narduccii</i>	 (9)	<i>Ninia atrata</i>	 (9)
<i>Micrurus renjifo</i>	 (9)	<i>Ninia hudsoni</i>	 (9)
<i>Micrurus scutiventris</i>	 (9)		
<i>Micrurus medemi</i>	 (1)	<i>Oxyrhopus petolaris</i>	 (2)
		<i>Atractus elaps</i>	 (5)
			 (6)
			 (6)
<i>Micrurus filiformis</i>	 (6)	<i>Atractus elaps</i>	 (5)
<i>Micrurus helleri</i>	 (6)		 (6)
<i>Micrurus isozonus</i>	 (6)		 (7)
<i>Micrurus temniscatus</i>	 (6)	<i>Atractus latifrons</i>	 (5)
<i>Micrurus obscurus</i>	 (6)	<i>Erythrolamprus bizona</i>	 (5)
		<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	 (5)
<i>Micrurus tikuna</i>	 (4)	<i>Atractus elaps</i>	 (5)
			 (6)
			 (7)
		<i>Anilius scytale</i>	 (2)
		<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	 (5)
		<i>Oxyrhopus petolaris</i>	 (2)
		<i>Pseudoboa coronata</i>	 (8)

Distribución Transandina		
<i>Micrurus dumerillii</i>		
		
		
		
		
		
		
		
		
		
<i>Micrurus camilae</i>		
		
		
<i>Micrurus clarki</i>		
		
		
<i>Micrurus dissoleucus</i>		
		
		
<i>Micrurus mipartitus</i>		
		
		
		
		
<i>Micrurus multiscutatus</i>		
		
		
<i>Micrurus sangilensis</i>		
		
		
		
		
		

Patrón 1: Bicolor con anillos blancos y negros alternos; Patrón 2: Bicolor con anillos rojos y negros alternos; Patrón 3: Bicolor alternando rojo y negro dorsalmente y alternando blanco y negro ventrolateralmente; Patrón 4: Mónada con anillos rojos separados de los anillos negros; Patrón 5: Mónada con anillos rojos separados de los anillos blancos/amarillos; Patrón 6: Triada con anillos rojos separados por tres anillos blancos/amarillos; Patrón 7: Tétrada con anillos rojos separados por cuatro anillos negros y tres anillos blanco/amarillo; Patrón 8: Cuerpo rojo con collar nual blanco/amarillo entre dos anillos negros; Patrón 9: Cuerpo negro con cuello nual blanco/amarillo.

4.2 Controversias pendientes

Actualmente, carecemos de un marco robusto y unificado que permita definir criterios claros para determinar si los patrones de color de las serpientes coral tienen funciones aposemáticas y miméticas. En consecuencia, en la mayoría estudios se asumen a priori funciones aposemáticas y miméticas de los patrones de color de estas serpientes. Como se mostró anteriormente, aunque las hipótesis de aposematismo y mimetismo cuentan con soporte, mucha de la evidencia no coincide perfectamente con lo predicho por la teoría.

Los principales problemas con las hipótesis aposematismo y mimetismo en las serpientes coral verdaderas y falsas son las inconsistencias entre las características putativas de las especies prototípicas aposemáticas y miméticas [46], y los rasgos de vida y el comportamiento de estas serpientes [24]. Para que el aposematismo y el mimetismo sean defensas eficaces en las serpientes coral verdaderas y falsas sus patrones deben ser percibidos por sus depredadores (aves y mamíferos), es decir, los depredadores deben ser capaces de ver los colores siempre; y por su lado, las serpientes con estos patrones de advertencia deben poder defender eficazmente (es decir, no ser una presa fácil). Por lo tanto, las interacciones de estos depredadores con sus presas aposemáticas deberían ser lo suficientemente frecuentes para que la selección favorezca esta función de señalización y refuerce el aprendizaje en los depredadores con rapidez, haciéndoles entender que las serpientes con estos patrones de coloración no son presas fáciles o inofensivas [46]. Esto implica que las serpientes coral deberían habitar microhábitats o períodos de tiempo en los que estén frecuentemente expuestas a sus depredadores para advertir sobre su peligro. Si no se cumplen estas condiciones, el aposematismo como explicación para la coloración de advertencia se vuelve insustentable. Nuestras propias observaciones sugieren que estas condiciones no se cumplen por completo en las serpientes coral.

Hemos encontrado que estas serpientes no están frecuentemente activas o no son fácilmente observables cuando están activas en la superficie, ya que pasan gran parte de su tiempo en microhábitats que son inaccesibles para los mamíferos y aves depredadoras (p. e., debajo de objetos caídos o bajo tierra). También encontramos que la mayoría de las serpientes coral son altamente inofensivas y reacias a morder, lo cual es consistente con las observaciones realizadas por otros investigadores [6,11,51]. Esto podría contribuir, al menos en parte, a explicar la muy baja incidencia de accidentes ofídicos causados por mordeduras de serpientes coral en Colombia (<1%), así como en otros países de las Américas (ver Capítulo 9). Aunque algunas serpientes coral están activas durante el día, muchas lo están durante la noche o en condiciones crepusculares, cuando la percepción de sus patrones de color de advertencia por parte de los depredadores aviares está comprometida [6]. El primer comportamiento defensivo de las serpientes coral ante un predador es huir, esto se hace muy evidente cuando las encontramos por primera vez en el trabajo en campo; muchas realizan movimientos erráticos después de ser manipuladas. De manera que estos comportamientos no

serían los esperados en especies aposemáticas con una buena capacidad defensiva.

Otro problema grave con el aposematismo y el mimetismo como explicaciones de los patrones de color de las serpientes coral, es la frecuente aparición de falsas serpientes de coral en alopatría con serpientes coral, incluidas algunas especies miméticas que se encuentran muy lejos de la distribución de cualquier serpiente coral [52]. Se han propuesto varias explicaciones para la presencia de serpientes miméticas alopátricas [52]. Básicamente, se propone que las serpientes miméticas alopátricas no son realmente imitadores (p. ej. las funciones de los patrones de color de los imitadores alopátricos difieren en alopatría y simpatría con las serpientes coral) o que el mimetismo puede explicarse con hipótesis poco razonables (p. ej., aversión generalizada).

No hemos observado diferencias en el comportamiento defensivo ni en los patrones de actividad de las serpientes de coral falsas en simpatría o alopatría con las serpientes coral verdaderas que sugerirían alguna diferencia en la función defensiva de sus patrones de color. Tampoco conocemos ningún estudio que haya demostrado una aversión generalizada a los patrones de anillos con colores brillantes por parte de cualquier depredador, y mucho menos cómo dicha aversión podría programarse genéticamente (ver discusión en Mouy [31]). La existencia de serpientes coral alopátricas y serpientes coral falsas con los mismos patrones de color también es difícil de explicar mediante el aposematismo y el mimetismo. Quizás el caso más llamativo sea el de *Micrurus camilae* (endémica de Colombia), *Scolecophis atrocinctus* (Centroamérica: Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica), *Siphlophis cervinus* (regiones trans y cisandinas de América del Sur tropical), *Lygophis elegantissimus* (endémica de Argentina) y *Sonora semiannulata* (Estados Unidos y México) [31].

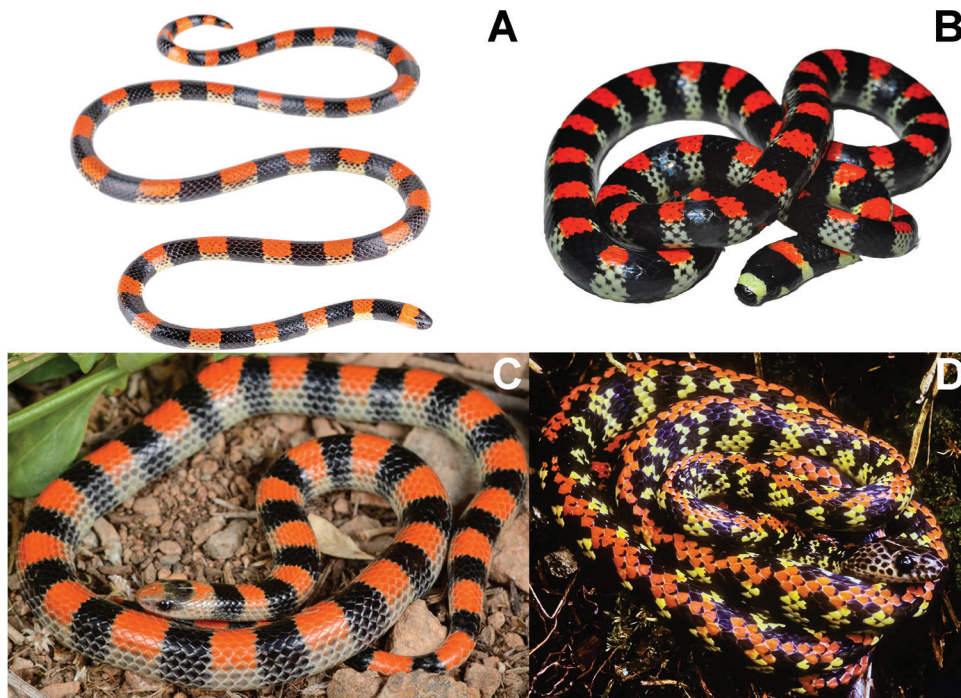


Figura 5. Serpientes de coral geográficamente distantes y serpientes de coral falsas con un patrón de color similar (patrón 3 en la Figura 1). (A) *Micrurus camilae*, foto por José Viera | Proyecto ex situ. (B) *Scolecophis atrocinctus*, foto por Antonia Pachmann. (C) Foto *Sonora semiannulata*, foto por Ben Thesing. (D) *Siphlophis cervinus*, foto por William W. Lamar.

La amplia variación y polimorfismo en los patrones de color de las serpientes coral son difíciles de explicar bajo las hipótesis de aposematismo y mimetismo, ya que la diversidad en los patrones de color sólo aumentaría la dificultad para los depredadores de aprender o adquirir aversión a cualquier patrón de color en particular. Esto, sumado a la baja frecuencia con la que las depredadores de aves y mamíferos probablemente encuentren serpientes coral verdaderas o falsas, indica que la diversidad del patrón de color tiene una explicación alternativa.

La evolución de patrones de color altamente complejos también es difícil de explicar desde la perspectiva del aposematismo y el mimetismo. Es más parsimonioso suponer que la evolución favorecería patrones de color simples que facilitan el aprendizaje, así como la evolución del reconocimiento innato. Curiosamente, algunas de las serpientes de coral con colores más llamativos (p. ej., *Micrurus distans*, *Micrurus averyi*) y serpientes coral falsas (p. ej., *Drepanoides anomalus*, *Oxyrhopus occipitalis*) con quizás las señales más simples y fáciles de aprender, son principalmente nocturnas, lo que hace que sus señales sean menos visibles para los mamíferos y aves que las depredan.

Varios estudios no han encontrado ninguna evidencia que asocie la aversión de los predadores hacia los patrones de color de las serpientes coral. Por ejemplo, algunos estudios de presas artificiales que emplean réplicas de plastilina no han encontrado evidencia de reducción significativa entre el número de marcas de dientes y picos en las réplicas con patrones de color de corales en comparación con las réplicas sin este patrón [39-42]. Asimismo, coatíes (*Nasua narica*) expuestos a *Micrurus nigrocinctus* en un experimento de laboratorio no mostraron respuestas negativas ni aversión a los patrones de color de esta coral [53]. Un estudio reciente, en el que se monitorearon modelos de plastilina con diversos patrones de coloración de serpientes, incluidos los patrones de coloración de serpientes coral, utilizando cámaras trampa, mostró que la mayoría de los depredadores que dejaron marcas en las réplicas no eran depredadores vertebrados. Además, los pocos depredadores vertebrados que atacaron las réplicas no mostraron un comportamiento consistente con las observaciones de interacciones con presas naturales, lo que sugiere que las conclusiones de estudios previos que emplearon técnicas con presas artificiales deberían ser cuestionadas [54].

Aunque se ha documentado que las serpientes coral son presa de varios mamíferos y aves [55-58], ninguno de estos depredadores documentados probablemente sería un fuerte agente de selección de los patrones de color de las serpientes coral. Por ejemplo, algunos depredadores, como el ave *Herpetotheres cachinnans* (halcón risueño), pueden consumir cualquier serpiente, incluso aquellas con mejores comportamientos defensivos como las especies de los géneros *Bothrops* y *Crotalus* [59]. Otros depredadores que no se consideran especialistas en serpientes, como el *Buteo jamaicensis* (halcón de cola roja), también son capaces de consumir serpientes con buenos comportamientos defensivos, como las serpientes de cascabel del género *Crotalus* [60]. En la naturaleza, las observacio-

nes de depredación de serpientes coral por parte de aves y mamíferos son muy raras. No obstante, durante los últimos 100 años se ha asumido ampliamente que estos son los principales agentes de selección para el aposematismo y el mimetismo. Sin embargo, cuando se revisa la evidencia disponible detalladamente, al parecer estos organismos resultan ser poco significativos a la hora de explicar los patrones de coloración de las serpientes coral. En lugar de descartar estos hallazgos y observaciones como excepciones inocentes, la posibilidad de que los herpetólogos se hayan equivocado durante mucho tiempo acerca de la función de los patrones de color de las serpientes coral, merece una seria consideración.

4.3 Explicaciones alternativas al aposematismo y mimetismo en serpientes coral

Se han propuesto varias hipótesis alternativas al aposematismo y mimetismo de las serpientes de coral, pero la mayoría no han sido citadas ampliamente ni examinadas críticamente. Una propuesta es que los patrones de color de las serpientes coral imitan a otros organismos, como los milpiés; o que las serpientes coral imitan a falsas corales levemente venenosas, como las especies del género *Erythrolamprus* [45,61]. Una relación mimética entre serpientes y milpiés parece poco plausible, dado que la mayoría de los depredadores vertebrados probablemente podrían distinguirlos fácilmente. Además, el parecido entre los milpiés y las serpientes con patrones de anillos de colores brillantes no es un fenómeno generalizado en las Américas. El supuesto que las serpientes coral imitan a las falsas coral es poco probable, dado que las serpientes coral pueden ser igual de inofensivas hacia los depredadores en el sentido de que son incapaces de dar una mordedura mortal de manera consistente (ver Capítulo 5). Además, las serpientes coral también se distribuyen en muchas áreas sin «modelos» levemente venenosos.

La hipótesis de la «fusión de parpadeo» (flicker-fusion) propone que los anillos de las serpientes ayudan a escapar de los depredadores formando un desenfoque de movimiento cuando la velocidad de transición de sus anillos excede la velocidad de fusión del parpadeo de los ojos de los depredadores. Esto puede hacer que las serpientes parezcan estacionarias mientras se mueven, lo que puede reducir el éxito de captura por parte de sus depredadores [62]. Aunque la hipótesis de la fusión del parpadeo parece plausible en el sentido de que podría proporcionar protección contra ciertos depredadores, no proporciona ninguna explicación para la complejidad de los patrones de coloración y los colores brillantes de las serpientes coral.

Otra alternativa es que los patrones de color cumplan una función protectora directa [63]. Aún no está claro cómo estos patrones de color podrían funcionar de esta manera contra los mamíferos y aves que las depredan. Mouy [64] propuso una hipótesis novedosa para explicar la evolución de los patrones de color de las serpientes coral: la «hipótesis de la ofiofagia». Esta propone que los anillos y colores de las serpientes coral verdaderas y falsas cumplen una función protectora directa contra

las serpientes ofiófagas(=serpientes que se alimentan de serpientes). En apoyo de esta idea, Mouy [64] sugirió que la presión depredadora sobre las serpientes en las Américas por parte de serpientes ofiófagas podría ser desproporcionadamente más alta en comparación con la ejercida por otros depredadores (p. ej., aves y mamíferos).

Posteriormente, Mouy realizó un análisis que consideró la posible asociación entre serpientes con dietas especializadas en vertebrados alargados y serpientes con anillos rojos. Este autor encontró evidencia que asocia la ofiofagia, la coloración roja y los patrones de anillos, sugiriendo que es plausible que la evolución de los patrones de color de las corales surge como estrategia defensiva contra la depredación por parte serpientes. Un estudio reciente que utilizó un enfoque analítico diferente apoya las evidencias Mouy [64], también demuestra que existe una asociación entre la estrategia de búsqueda de alimento y las coloraciones contrastantes en serpientes de las familias Elapidae y Dipsadidae [65], lo que proporciona apoyo adicional a la hipótesis de la ofiofagia.

Mouy [66] también describió un posible mecanismo por el cual los patrones de color de las serpientes coral podrían frustrar la depredación por parte de serpientes ofiófagas. Propuso que los anillos interfieren con la capacidad de enfoque de las serpientes, dado que estos reptiles tienen lentes esféricos rígidos. Mouy, utilizó una serie de simulaciones para demostrar que las aberraciones esféricas generadas por lentes circulares pueden producir máximos de contraste locales que impedirían enfocar los anillos. Propuso, además, que la función del rojo en los patrones de color de las serpientes coral es restringir la visión de las serpientes en ambientes con poca luz, al forzar la utilización únicamente de los bastones (células fotorreceptoras), que proporcionan una visión menos precisa temporal y espacialmente.

Si se asumen estas funciones de los anillos y del color rojo, la diversidad y complejidad de los patrones de color de las serpientes coral se vuelven relativamente sencillas de explicar. Las serpientes con mucho rojo (p. ej., *Pseudoboa neuwiedii*, *Clelia clelia* juvenil, *Drepanoides anomalus* y *Oxyrhopus occipitalis*) probablemente serían presa de serpientes ofiófagas nocturnas que dependen en gran medida de la visión de bastones. Esto es consistente con nuestras observaciones en las que estas serpientes son exclusivamente nocturnas y se mueven relativamente rápido, lo que sería particularmente importante para evadir a los depredadores con una visión lenta basada en bastones vulnerables a la saturación (es decir, la limitación de los bastones para responder más allá de ciertos niveles de iluminación).

Estas serpientes también parecen evitar moverse en áreas abiertas bajo la luz de la luna, lo cual tiene sentido, dado que a mayores niveles de luz podrían reducir potencialmente la eficacia del rojo como defensa. Por el contrario, las serpientes con muchos anillos (p. ej., las corales de triadas) probablemente sean presa de serpientes ofiófagas con varios tipos de visión, ya que sus patrones proporcionarían protección, tanto a

través del efecto mancha que causan los anillos, como por el color rojo. De manera consistente con esto, muchas de las serpientes con patrones de tríadas (p. ej., *Micrurus elegans*) tienen patrones de actividad más variables y presentan menos rojo en altitudes elevadas (>1000 m sobre el nivel del mar), donde las temperaturas solo son propicias para la actividad diurna (C.K. Akcali, obs. pers.).

Para proporcionar ideas preliminares sobre si las serpientes coral serían vulnerables a las aberraciones esféricas, escaneamos el ojo de un espécimen de coral conocida comúnmente como rabo de ají (*Micrurus mipartitus*) utilizando un sistema de tomografía de coherencia óptica (Figura 6).

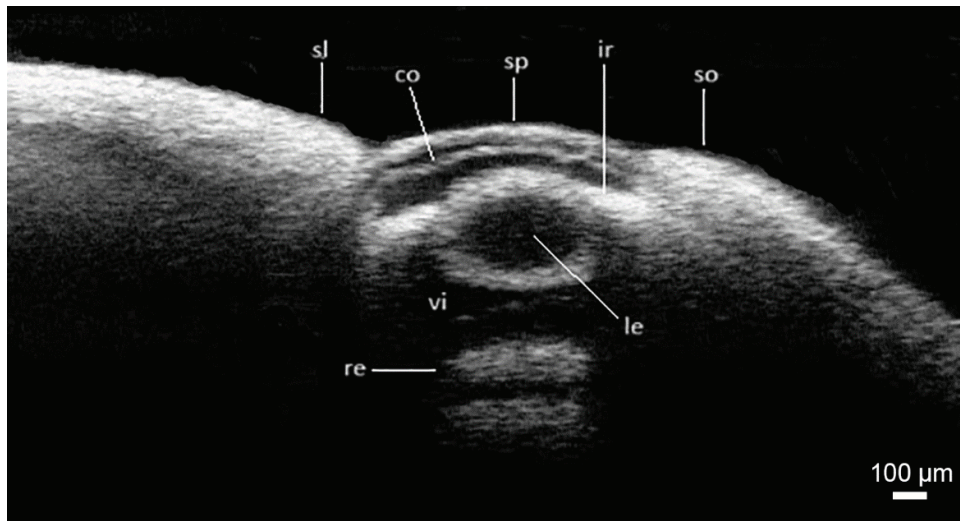


Figura 6. Tomografía de coherencia óptica B-scan promediada del ojo izquierdo de *Micrurus mipartitus* (Panamá, Bocas del Toro, Isla San Cristóbal; USNM 348250) a lo largo del eje dorsal-ventral. sl: escama supralabial; so: escama supraocular; sp: esclerótica; co: córnea; ir: iris; le: cristalino re: retina, vi: vítreo. Diámetro horizontal del lente: 1,38 mm; Diámetro del lente ecuatorial: 0,765 mm.

La imagen reveló que la superficie anterior del cristalino de *M. mipartitus* era subsférica como se ha observado en otras serpientes [67], lo que indica que los ojos de *M. mipartitus* serían de hecho vulnerables a experimentar aberraciones esféricas. No obstante, se necesitan estudios más detallados de la morfología ocular y los sistemas visuales de las serpientes coral verdaderas y falsas para determinar hasta qué punto los patrones de color de las serpientes de coral podrían resultar eficaces como defensa directa contra la depredación por serpientes ofiófagas.

Aunque se necesita mucho trabajo para evaluar la hipótesis ofiófaga y los posibles mecanismos sobre cómo los patrones de color de las serpientes de coral podrían proporcionar una función protectora, el poder explicativo del marco presentado por Mouy [64,66] es inmensamente mayor que el de todas las demás explicaciones para la evolución de los patrones de color de las serpientes coral propuestos hasta la fecha, incluidos el aposematismo y mimetismo. Este marco conceptual proporciona explicaciones convincentes sobre la diversidad y complejidad de los patrones de color de las serpientes coral y está libre de muchos de los problemas tradicionales del aposematismo y mimetismo.

También puede justificar varias curiosidades que no tienen explicación en otras alternativas, incluyendo: (1) ¿Por qué ciertos patrones de color,

como los anillos rojo y blanco, sin ningún anillo negro, nunca han evolucionado? (la función propuesta requiere anillos contrastantes, y el rojo y el blanco podrían no proporcionar suficiente contraste en la mayoría de las condiciones de iluminación); (2) ¿Por qué los anillos blancos/amarillos rara vez ocupan más del 50% del cuerpo, a diferencia de los anillos rojos? (el propósito exclusivo del blanco/amarillo es contrastar con el negro, mientras que el del rojo es apuntar a los bastones; por lo tanto, la función del rojo está desacoplada de la de los anillos negros a diferencia de los anillos blancos/amarillos); y (3) ¿Por qué las serpientes coral falsas muestran más irregularidades en los patrones que las serpientes coral verdaderas? y ¿por qué con mayor frecuencia las serpientes coral falsas han perdido los patrones de color en comparación con las verdaderas (una mayor variación en la fuerza de la ofiofagia como fuerza selectiva probablemente derivada de sus hábitos de búsqueda de alimento más diversos). Además, las claras predicciones propuestas por Mouy [66] son comprobables y permiten diagnosticar una función protectora directa de estos patrones de coloración.

Una última posibilidad es el supuesto que asume que los colores de las serpientes coral no tienen una única función, sino que realizan múltiples funciones; es decir, las explicaciones antes mencionadas sobre las funciones de los colores de las serpientes coral no son necesariamente excluyentes entre sí. Creemos que esto es poco parsimonioso dado que es improbable que la evolución y el mantenimiento de los colores de estas serpientes estén impulsados por varios factores. Como se definió anteriormente, la función de un rasgo es el efecto seleccionado por la evolución que mantiene un rasgo particular.

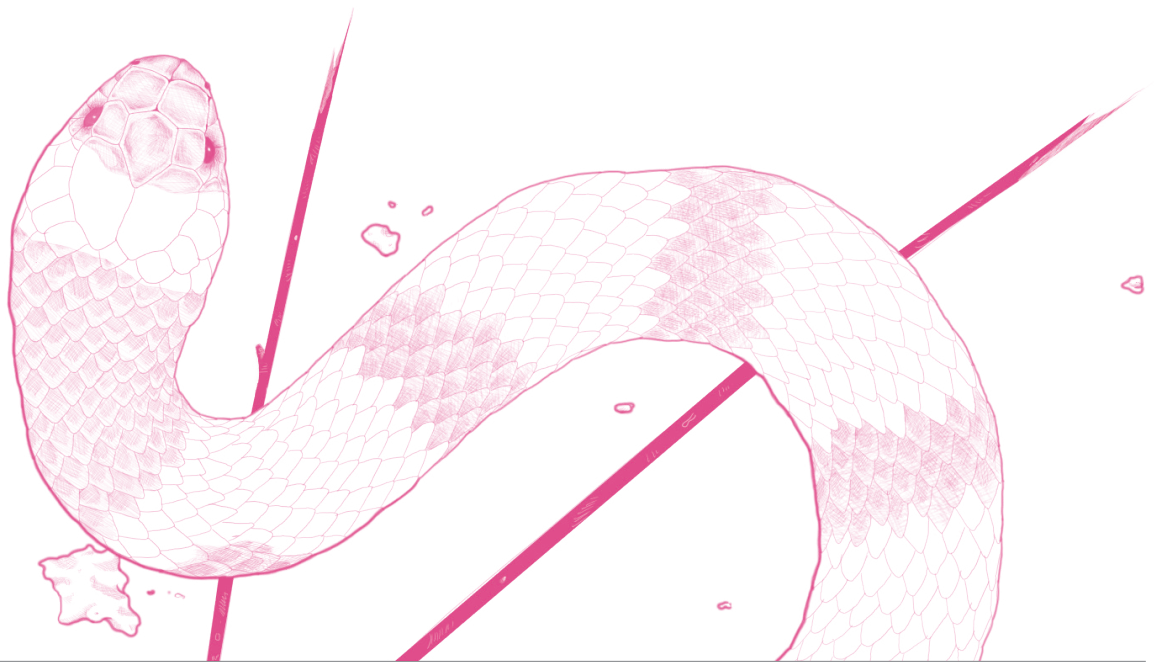
Los patrones de coloración en los animales pueden tener muchos efectos, como la coloración roja de las serpientes coral. Sin embargo, la función de la coloración roja es solo el efecto que selecciona, el rojo, que contribuye al aumento de esa coloración y que se mantiene a pesar de la selección en su contra. Aunque la coloración roja tiene varios efectos, es poco probable que tenga varias funciones. La coloración roja es un rasgo relativamente inusual y sería poco parsimonioso esperar que varios efectos aumenten su selección. En lugar de plantear el problema de determinar cuál es la función de los patrones de color de las serpientes coral, ya que es extremadamente complejo porque tienen muchas funciones, sugerimos que los biólogos e investigadores apasionados por este tema, se concentren en identificar el efecto principal de la selección de patrones de color de las serpientes coral.

4.4 Conclusión

El aposematismo y mimetismo son soluciones muy complejas para explicar el simple problema de evitar ser comido. Las soluciones que los organismos tienden a desarrollar en respuesta a este problema en la naturaleza tienden a ser bastante simples (p. ej., los mamíferos herbívoros desarrollan capacidades de huida más rápidas para dejar atrás a sus depredadores carnívoros, las serpientes desarrollan una mayor toxicidad del

veneno para incapacitar a sus presas más rápidamente y prevenir contraataques). Es probable que ocurra lo mismo con las serpientes con anillos rojos y negros. Desde hace más de 150 años se propuso por primera vez la posibilidad del aposematismo y mimetismo como explicación del patrón de coloración en las serpientes coral verdaderas y falsas, no obstante, a la fecha, no existe un solo estudio en que presente evidencia clara y sin lugar a dudas, que el patrón de coloración en las corales verdaderas y falsa obedecen directamente a fenómenos de aposematismo y mimetismo.

Nuestras propias observaciones de campo y otras observaciones publicadas indican que las serpientes coral verdaderas y falsas no cumplen con muchas de los supuestos y características de las especies prototípicas aposemáticas y miméticas, y la evidencia existente sobre el aposematismo y el mimetismo en las serpientes coral está lejos de ser convincente. En lugar de asumir una función aposemática para los patrones de color de las corales, alentamos que más investigadores dirijan sus esfuerzos a explorar soluciones alternativas más simples y con predicciones claras y comprobables para la función defensiva de los patrones de color de las serpientes coral.



Apéndice: Materiales y Métodos

Los estudios se obtuvieron mediante búsquedas semanales desde enero de 2021 hasta marzo de 2024. Las búsquedas se realizaron de la siguiente manera:

1. Búsquedas semanales de Google Académico
2. Búsquedas semanales de Scielo;
3. Búsquedas semanales en Scopus.

Las búsquedas se realizaron utilizando las siguientes palabras clave en diferentes combinaciones utilizando los conectores booleanos AND OR: Snake venoms, *Micrurus*, *Leptomicrurus*, *Micruroides*, transcriptome, proteome, Evolution.

Se recuperaron datos genéticos de Genbank para cuatro marcadores mitocondriales (12s, 16s, cyt b y ND4) y un marcador nuclear (C-mos), para 44 especies de *Micrurus* (un espécimen por especie), más *Micruroides euryxanthus* (1 espécimen), y con *Ophiophagus hannah* y *Sinomicrurus macclellandi* como grupos externos (Tabla S1). Las secuencias para cada marcador genético se alinearon utilizando el algoritmo MUSCLE [68] implementado en GENEIOUS 9.1.8 [69] con los parámetros predeterminados.

En IQTree 2.2.0 [70], calculamos simultáneamente el mejor esquema de partición (por gen o codón) y modelos evolutivos (usando ModelFinder, [71]); el árbol de máxima probabilidad y soporte de nodos (utilizando 5000 réplicas de UltraFast Bootstrap, [72]). Para la anotación y el trazado de árboles, utilizamos los paquetes R ‘ape’ [73], ‘phangorn’ [74] y ‘phytools’ [75] con algunas ediciones posteriores realizadas con Inkscape 1.3 (www.inkscape.org).

Tabla S1. Números de acceso de bono y Genbank para las secuencias utilizadas en este documento.

Especies	Voucher	12S	16S	cyt b	ND4	Cmos
<i>Micrurus albicinctus</i>	MPEG19548				JF308714	
<i>Micrurus alleni</i>	ADM272		KX660164	KX660439	KX660567	KX660303
<i>Micrurus altirostris</i>	MCP5035				AF228431	
<i>Micrurus apiatus</i>	RH52446/M50	Z46454	Z46484	KU754325	KU754434	
<i>Micrurus baliocoryphus</i>	MZUSP10808				AF228433	
<i>Micrurus bocourti</i>	MECN2608				KP998031	
<i>Micrurus brasiliensis</i>	CEPB2301				AF228427	
<i>Micrurus browni</i>	M223			MG947754	MG947664	
<i>Micrurus carvalhoi</i>	CEPB2687				AF228438	
<i>Micrurus cf ibiboboca</i>	IVB1757				AF228436	

<i>Micrurus circinalis</i>	UWIZM2011.19.7	MK534131	MK534141	MK534160	MK534170	MK534151
<i>Micrurus corallinus</i>	USNM253597				JF308715	
<i>Micrurus decoratus</i>	IVB 2453				AF228441	
<i>Micrurus diastema</i>	M299			MG947767	MG947683	
<i>Micrurus dissoleucus</i>	UTAM673				JF308717	
<i>Micrurus distans</i>	M301			MG947768	MG947685	
<i>Micrurus diutius</i>	CAS231787	MK534136	MK534149	MK534168	K534178	MK534158
<i>Micrurus dumerilii</i>	MECN2881				KP998035	
<i>Micrurus elegans</i>	M48			MG947782	MG947710	
<i>Micrurus ephippifer</i>	M336				MG947697	
<i>Micrurus filiformis</i>	ICN11380	MW665121	MT862136		MW662060	MW662077
<i>Micrurus frontalis</i>	CEPB1587				AF228425	
<i>Micrurus fulvius</i>	Mitohondrion	GU045453	GU045453	GU045453	GU045453	
<i>Micrurus helleri</i>	AF4455	MW665123	MW672259	MW662069	MW662067	MW662081
<i>Micrurus ibiboboca</i>	YPX161	YPX161			YPX161	
<i>Micrurus laticollaris</i>	UTAM673				JF308717	
<i>Micrurus lemniscatus</i>	CAS257629	MK534136	MK534150	MK534169	MK534179	MK534159
<i>Micrurus mertensi</i>	CORBIDI14775				KP998037	
<i>Micrurus michoacanensis</i>	M331			MG947774	MG947693	
<i>Micrurus mipartitus</i>	CH5377/ USNM348250		MH140862	MH140283	EF137406	
<i>Micrurus mosquitensis</i>	M12			MG947741	MG947650	
<i>Micrurus narduccii</i>	WED54125			EF137412	EF137404	EF137420
<i>Micrurus nebularis</i>	M341			MG947778	MG947701	
<i>Micrurus nigrocinctus</i>	M120			MG947742	MG947651	
<i>Micrurus obscurus</i>	KU222205				JF308708	
<i>Micrurus oliveri</i>	M632				MG947722	
<i>Micrurus ornatissimus</i>	QCAZ2584				AF228442	

<i>Micrurus orton</i>	QCAZ2584					AF228442
<i>Micrurus psyches</i>	ROM28378					JF308713
<i>Micrurus pyrrhocryptus</i>	MZUSP10809					AF228434
<i>Micrurus sp</i>	CEPB2289					AF228439
<i>Micrurus stewarti</i>	CH5408		MH140870			KX090915
<i>Micrurus surinamensis</i>	CEPB8984	MN587874	MN587874	MN587874	MN587874	MN587874
<i>Micrurus tener</i>	M200			KU754314	KU754411	
<i>Ophiophagus hannah</i>		NC_011394	NC_011394	NC_011394	NC_011394	KX694798
<i>Micruroides euryxanthus</i>				EF137416	EF137408	EF137423
<i>Sinomicrurus macclellandi</i>		NC_054255	NC_054255	NC_054255	NC_054255	MG653595

El mapa se produjo con QGIS 3.34 [76] y se editó con Inkscape 1.3 (www.inkscape.org). Las muestras fueron nombradas según su especie, anotando individuos de diferentes poblaciones con un código abreviado al final del nombre de la muestra de la siguiente manera: AL (Alagoas, Brasil), B (Baurú, Brasil), BR (Brasil), CO (Colombia), EC/EQ (Ecuador), GO (Goiás, Brasil), J (Jaú, Brasil), PA (Pará, Brasil), RJ (Rio de Janeiro, Brasil), RO (Roraima, Brasil), SP (São Paulo, Brasil), TO (Tocantins, Brasil), UNK (Ubicación exacta desconocida).

Para determinar las relaciones entre las diferentes clases de toxinas venenosas, recuperamos datos proteómicos de toxinas relevantes de trabajos publicados con especies de serpientes coral [9,11,12,77–81]. Transformamos los datos obtenidos en porcentajes para obtener valores comparables de la proporción de cada clase de toxina. Luego realizamos un análisis de reconstrucción del estado ancestral utilizando los parámetros predeterminados de la función fastAnc implementada en el paquete Phytools [75] en el software R utilizando la filogenia recopilada aquí para estimar las longitudes de las ramas. Construimos un árbol usando la función contMap en Phytools para mostrar una variación continua en las proporciones de toxinas para cada nodo usando un gradiente de color.

El ojo izquierdo del espécimen de *Micrurus mipartitus* (Panamá, Bocas del To-ro, Isla San Cristóbal; USNM 348250) se escaneó utilizando un escáner de tomografía de coherencia óptica (OQ StrataScope, Lumedica Inc., Durham, NC, EE. UU.). Se tomaron un total de 30 exploraciones B del ojo a lo largo de los ejes dorsal-ventral y anteroposterior, y se promediaron ambos conjuntos de estas 30 exploraciones B. El diámetro ecuatorial de la lente se midió tomando el promedio de las mediciones de los dos escaneos B promediados utilizando calibradores electrónicos en el software Lumedica. El diámetro horizontal de las lentes del ojo izquierdo se midió utilizando calibradores digitales portátiles con la ayuda de un microscopio estereoscópico.

Referencias

1. Uetz, P. The Original Descriptions of Reptiles. *Zootaxa* **2010**, 59–68, doi:10.11646/zootaxa.2334.1.3.
2. Mackessy, S.P. *Handbook of Venoms and Toxins of Reptiles.*; 1st ed.; CRC Press: Boca Raton, **2021**.
3. Zaher, H.; Murphy, R.W.; Arredondo, J.C.; Graboski, R.; Machado-Filho, P.R.; Mahlow, K.; Montingelli, G.G.; Quadros, A.B.; Orlov, N.L.; Wilkinson, M.; et al. *Large-Scale Molecular Phylogeny, Morphology, Divergence-Time Estimation, and the Fossil Record of Advanced Caenophidian Snakes (Squamata: Serpentes)*; *PloS ONE* **2019**, 14(5): e0217959. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217959>.
4. Tanaka, G.D.; Furtado, M.D.F.D.; Portaro, F.C.V.; Sant'Anna, O.A.; Tambourgi, D. V. Diversity of *Micrurus* Snake Species Related to Their Venom Toxic Effects and the Prospective of Antivenom Neutralization. *PLoS Negl Trop Dis* **2010**, 4, e622, doi:10.1371/JOURNAL.PNTD.0000622.
5. Silva Jr., N.J. As Cobras-Corais Do Brasil: Biologia, Taxonomia, Venenos, Envenenamentos. **2016**, 415pp.
6. Roze, J.A. Coralsnakes of the Americas: Biology, Identification, and Venoms. *Coralsnakes of the Americas: biology, identification, and venoms*. Krieger Publishing Company: Malabar **1996**, 328pp.
7. Bucarety, F.; Capitani, E.M. De; Vieira, R.J.; Rodrigues, C.K.; Zannin, M.; Jr, N.J.D.S.; Casais-e-Silva, L.L.; Hyslop, S. Coral Snake Bites (*Micrurus* Spp.) in Brazil: A Review of Literature Reports. <https://doi.org/10.3109/15563650.2015.1135337> **2016**, 54, 222–234, doi:10.3109/15563650.2015.1135337.
8. Campbell, J.A.; Lamar, W.W.; Brodie, E.D.; others *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere*; Comstock Pub. Associates Ithaca [NY], **2004**; Vol. 1.
9. Lomonte, B.; Rey-Suárez, P.; Fernández, J.; Sasa, M.; Pla, D.; Vargas, N.; Bénard-Valle, M.; Sanz, L.; Corrêa-Netto, C.; Núñez, V.; et al. Venoms of *Micrurus* Coralsnakes: Evolutionary Trends in Compositional Patterns Emerging from Proteomic Analyses. *Toxicon* **2016**, 122, 7–25.
10. Bucarety, F.; De Capitani, E.M.; Vieira, R.J.; Rodrigues, C.K.; Zannin, M.; Da Silva, N.J.; Casais-E-Silva, L.L.; Hyslop, S. Coral Snake Bites (*Micrurus* spp.) in Brazil: A Review of Literature Reports. *Clin Toxicol (Phila)* **2016**, 54, 222–234, doi:10.3109/15563650.2015.1135337.
11. Sanz, L.; Pla, D.; Pérez, A.; Rodríguez, Y.; Zavaleta, A.; Salas, M.; Lomonte, B.; Calvete, J.J. Venomic Analysis of the Poorly Studied Desert Coral Snake, *Micrurus tschudii tschudii*, Supports the 3FTx/PLA₂ Dichotomy across *Micrurus* Venoms. *Toxins* **2016**, Vol. 8, Page 178 **2016**, 8, 178, doi:10.3390/TOXINS8060178.
12. Sanz, L.; Quesada-Bernat, S.; Ramos, T.; Casais-e-Silva, L.L.; Corrêa-Netto, C.; Silva-Haad, J.J.; Sasa, M.; Lomonte, B.; Calvete, J.J. New Insights into the Phylogeographic Distribution of the 3FTx/PLA₂ Venom Dichotomy across Genus *Micrurus* in South America. *J Proteomics* **2019**, 200, 90–101, doi:10.1016/J.JPROT.2019.03.014.
13. Hurtado-Gómez, J.; Vargas-Ramírez, M.; Ruiz-Gómez, Fouquet, A.; Fritz, U. Multilocus phylogeny clarifies relationships and diversity within the *Micrurus lemniscatus* complex (Serpentes: Elapidae). *Salamandra* **2021**, 57, 229–239.

14. Jowers, M.J.; Smart, U.; Sánchez-Ramírez, S.; Murphy, J.C.; Gómez, A.; Bosque, R.J.; Sarker, G.C.; Noonan, B.P.; Faria, J.F.; Harris, D.J.; et al. Unveiling Underestimated Species Diversity within the Central American Coralsnake, a Medically Important Complex of Venomous Taxa. *Sci Rep* **2023**, *13*, doi:10.1038/S41598-023-37734-5.
15. Zaher, H.; Grazziotin, F.G.; Prudente, A.L. da C.; Quadros, A.B.A.; Trevine, V.C.; Silva, Jr., N.J. Origin and Evolution of Elapids and New World Coralsnakes. In *Advances in coralsnake biology: With emphasis on south america*; Silva, Jr., N.J., Porras, L.W., Aird, S.D., Prudente, A.L. da C., Eds.; Eagle Mountain Publishing: Goiás, **2021**; pp. 97–113.
16. Silva, Jr., N.J.; Buononato, Marcus, A.; Pires, M.G.; Feitosa, D.T. New World Coralsnakes: An Overview. In *Advances in coralsnake biology: With emphasis on south america*; Silva, Jr.N.J., Porras, L.W., Aird, S.D., Prudente, A.L. da C., Eds.; Eagle Mountain Publishing: Goiás, **2021**; pp. 115–139.
17. Reyes-Velasco, J.; Adams, R.H.; Boissinot, S.; Parkinson, C.L.; Campbell, J.A.; Castoe, T.A.; Smith, E.N. Genome-Wide SNPs Clarify Lineage Diversity Confused by Coloration in Coralsnakes of the *Micrurus diastema* Species Complex (Serpentes: Elapidae). *Mol Phylogenet Evol* **2020**, *147*, 106770, doi:10.1016/J.YMPEV.2020.106770.
18. Wallace, A.R. Mimicry and other protective resemblances among animals. Alfred Russel Wallace Classic Writings **1867**, *8*, 1–27.
19. Jowers, M.J.; Garcia Mudarra, J.L.; Charles, S.P.; Murphy, J.C. Phylogeography of West Indies Coralsnakes (*Micrurus*): Island Colonisation and Banding Patterns. *Zool Scr* **2019**, *48*, 263–276, doi:10.1111/ZSC.12346.
20. Nascimento, L.R.S.; Graboski, R.; Silva J.R., N.J.; Prudente, A.L.C. Integrative taxonomy of *Micrurus ibiboboca* (Merrem, 1820) (Serpentes, Elapidae) reveals three new species of coral snake. *Systematics and Biodiversity* **2024**, *22*(1). <https://doi.org/10.1080/14772000.2024.2315958>
21. Zaher, H.; Grazziotin, F.; Prudente, A.L.C.; Siva Jr, N.J. Origem e Evolução Dos Elapideos e Das Cobras-Corais Do Novo Mundo. *As Cobras-corais do Brasil* **2016**, *1*, 25–45.
22. Lee, M.S.Y.; Sanders, K.L.; King, B.; Palci, A. Diversification Rates and Phenotypic Evolution in Venomous Snakes (Elapidae). *R Soc Open Sci* **2015**, *3*, doi:10.1098/RSOS.150277.
23. Zaher, H.; Grazziotin, F.G.; Prudente, A.L. da C.; Quadros, A.B.A.; Trevine, V.C.; Silva, Jr., N.J. Origin and Evolution of Elapids and New World Coralsnakes. In *Advances in coralsnake biology: With emphasis on south america*; Silva, Jr., N.J., Porras, L.W., Aird, S.D., Prudente, A.L. da C., Eds.; Eagle Mountain Publishing: Goiás, 2021; pp. 97–113.
24. Roze, J.A. Coralsnakes of the Americas: Biology, Identification, and Venoms. *Coralsnakes of the Americas: biology, identification, and venoms*. **1996**.
25. Campbell, J.A.; Lamar, W.W.; Brodie, E.D.; others *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere*; Comstock Pub. Associates Ithaca [NY], **2004**; Vol. 2.
26. Lomonte, B.; Rey-Suárez, P.; Fernández, J.; Sasa, M.; Pla, D.; Vargas, N.; Bénard-Valle, M.; Sanz, L.; Corrêa-Netto, C.; Núñez, V.; et al. Venoms of *Micrurus* Coralsnakes: Evolutionary Trends in Compositional Patterns Emerging from Proteomic Analyses. *Toxicon* **2016**, *122*, 7–25, doi:10.1016/J.TOXICON.2016.09.008.

27. Rodríguez-Vargas, A.; Franco-Vásquez, A.M.; Bolívar-Barbosa, J.A.; Vega, N.; Reyes-Montaño, E.; Arreguín-Espinosa, R.; Carbajal-Saucedo, A.; Angarita-Sierra, T.; Ruiz-Gómez, F. Unveiling the Venom Composition of the Colombian Coralsnakes *Micrurus helleri*, *M. medemi*, and *M. sangilensis*. *Toxins (Basel)* **2023**, *15*, 622, doi:10.3390/toxins15110622.
28. Da Silva, N.Jr.; D. Aird, S. Prey Specificity, Comparative Lethality and Compositional Differences of Coral Snake Venoms. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology* **2001**, *128*, 425–456, doi:10.1016/S1532-0456(00)00215-5.
29. Almeida et al. In *Advances in Coralsnake Biology: With an Emphasis on South America*; Silva Jr., N.J., Porras, L.W., Aird, S.D., Prudente, A.L.C., Eds.; Eagle Mountain Publishing, LC: Eagle Mountain, USA, **2021**; pp. 291–314.
30. Sena II, A.T.; Ruane, S. Concepts and contentions of coral snake resemblance: Batesian mimicry and its alternatives. *Biological Journal of the Linnean Society* **2022**, *135*, 631–644, doi:10.1093/biolinnean/blab171.
31. Mouy, H. The function of red and banded patterns in snakes: A review of hypotheses and evidence, and of the appearance of a similar selective force outside of the Americas. *Biological Journal of the Linnean Society* **2024**, *142*, 351–374. doi:10.1093/biolinnean/blad151.
32. Brodie III, E.D. Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. *Evolution* **1993**, , doi:10.1111/j.1558-5646.1993.tb01212.x.
33. Brodie III, E.D.; Janzen, F.J. Experimental studies of coral snake mimicry: Generalized avoidance of ringed snake patterns by free-ranging avian predators. *Functional Ecology* **1995**, *9*, 188–190, doi:10.2307/2390563.
34. Hinman, K.E.; Throop, H.L.; Adams, K.L.; Dake, A.J.; McLauchlan, K.K.; McKone, M.J. Predation by free-ranging birds on partial coral snake mimics: The importance of ring width and color. *Evolution* **1997**, *51*, 1011–1014, doi:10.1111/j.1558-5646.1997.tb03684.x.
35. Pfennig, D.W.; Harcombe, W.R.; Pfennig, K.S. Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature* **2001**, *410*, 323, doi:10.1038/35066628.
36. Buasso, C.M.; Leynaud, G.C.; Cruz, F.B. Predation on snakes of Argentina: Effects of coloration and ring pattern on coral and false coralsnakes. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **2006**, *41*, 183–188, doi:10.1080/01650520600630725.
37. Pfennig, D.W.; Harper, G.R. Jr.; 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. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **2007**, *61*, 505–511, doi:10.1007/s00265-006-0278-x.
38. Kikuchi, D.W.; Pfennig, D.W. Predator cognition permits imperfect coral snake mimicry. *The American Naturalist* **2010**, *176*, 830–834, doi:10.1086/657041.
39. Akcali, C.K.; Perez-Mendoza, H.A.; Kikuchi, D.W.; Pfennig, D.W. Multiple models generate a geographical mosaic of resemblance in a Batesian mimicry complex. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **2019**, *286*, 20191519, doi:10.1098/rspb.2019.1519.

40. Sanches, V.Q.A.; Gomes, C.A.B. Aposematic and cryptic snakes are equally attacked at occidental Amazonian Forest. *Herpetology Notes* **2019**, *12*, 1105–1111.
41. Banci, K.R.S.; Eterovic, A.; Marinho, P.S.; Marques, O.A.V. Being a bright snake: Testing aposematism and mimicry in a neotropical forest. *Biotropica* **2020**, *52*, 1229–1241, doi:10.1111/btp.12831.
42. Wilson, L.; Lonsdale, G.; Curlis, J.D.; Hunter, E.; Cox, C.L. Predator-based selection and the impact of edge sympatry on components of coral snake mimicry. *Evolutionary Ecology* **2022**, *36*, 135–149, doi:10.21203/rs.3.rs-493560/v1.
43. Smith, S. Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science* **1975**, *187*, 759–760, doi:10.1126/science.187.4178.759.
44. Smith, S. Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature* **1977**, *265*, 535–536, doi:10.1038/265535a0.
45. Greene, H.W.; McDiarmid, R. Coral snake mimicry: does it occur? *Science* **1981**, *213*, 1207–1212, doi:10.1126/science.213.4513.1207.
46. Mappes, J.M.; Endler, J. The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology & Evolution* **2005**, *20*, 598–603, doi:10.1016/j.tree.2005.07.011.
47. Bosque, R.J.; Noonan, B.P.; Colli, G.R. Geographical concordance and mimicry between harmless snakes (Colubridae: *Oxyrhopus*) and harmful models (Elapidae: *Micrurus*). *Global Ecology and Biogeography* **2016**, *25*, 218–226, doi:10.1111/geb.12401.
48. Almeida, P.C.; Feitosa, D.T.; Passos, P.; Prudente, A.L.C. Morphological variation and taxonomy of *Atractus latifrons* (Günther, 1868) (Serpentes: Dipsadidae). *Zootaxa* **2014**, *3860*, 64–80, doi:10.11646/zootaxa.3860.1.3.
49. Bosque, R.J.; Hyseni, C.; Santos, M.L.G.; Rangel, E.; Da Silva Dias, C.J.; Hearin, J.B.; Da Silva Jr., N.J.; Bicalho Domingos, F.M.C.; Colli, G.R.; Noonan, B.P. Müllerian mimicry and the coloration patterns of sympatric coralsnakes. *Biological Journal of the Linnean Society* **2022**, *135*, 645–651, doi:10.1093/biolinnean/blab155.
50. Davis Rabosky, A.R.; Cox, C.L.; Rabosky, D.L.; Title, P.O.; Holmes, I.A.; Feldman, A.; McGuire, J.A. Coralsnakes predict the evolution of mimicry across New World snakes. *Nature Communications* **2016**, *7*, 1–9, doi:10.1038/ncomms11484.
51. Strauch, M.A.; Souza, G.J.; Pereira, J.N.; Ramos, T.S.; Cesar, M.O.; Tomaz, M.A.; Monteiro-Machado, M.; Patrão-Neto, F.C.; Melo, P.A. True or false coral snake: is it worth the risk? A *Micrurus corallinus* case report. *Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases* **2018**, *24*, 10, doi:10.1186/s40409-018-0148-9.
52. Pfennig, D.W.; Mullen, S.P. Mimics without models: causes and consequences of allopatry in Batesian mimicry. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **2010**, *277*, 2577–2585, doi:10.1098/rspb.2010.0586.
53. Beckers, G.J.L.; Leenders, T.A.A.M.; Strijbosch, H. Coral snake mimicry: live snakes not avoided by a mammalian predator. *Oecologia* **1996**, *106*, 461–463.
54. Muscat, E., de Toledo Moroti, M., Sazima, I., Toledo, L. F., & Rebouças, R. Are plasticine models efficient to test defensive colour-

- ration of snakes? *Herpetological Journal*, **2024**, 34(2), 75–83, doi:10.33256/34.2.7583
55. Smith, N.G. Avian predation of coralsnakes. *Copeia* **1969**, 2, 402–404, doi:10.2307/1442098.
56. Brugger, K.E. Red-tailed hawk dies with coral snake in talons. *Copeia* **1989**, 2, 508–510, doi:10.2307/1445456.
57. DuVal, E.H.; Greene, H.W.; Manno, K.L. Laughing falcon (*Herpetotheres cachinnans*) predation on coralsnakes (*Micrurus nigrocinctus*). *Biotropica* **2006**, 38, 566–568, doi:10.1111/j.1744-7429.2006.00162.x.
58. Gómez-Martínez, M.J.; Gutierrez, A.; DeClerck, F. Four-eyed opossum (*Philander opossum*) predation on a coral snake (*Micrurus nigrocinctus*). *Mammalia* **2008**, 72, 350–351, doi:10.1515/MAMM.2008.031.
59. Costa, H.C.; Lopes, L.E.; Marçal, B.F.; Zorzin, G. The reptile hunter's menu: A review of the prey species of Laughing Falcons, *Herpetotheres cachinnans* (Aves: Falconiformes). *North-Western Journal of Zoology* **2014**, 10, 445–453.
60. Knight, R.L.; Erickson, A.W. High incidence of snakes in the diet of nestling red-tailed hawks. *Raptor Research* **1976**, 10, 108–111.
61. Brodie III, E.D.; Moore, A. Experimental studies of coral snake mimicry: do snakes mimic millipedes? *Animal Behaviour* **1995**, 49, 534–536, doi:10.1006/anbe.1995.0072.
62. Titcomb, G.C.; Kikuchi, D.W.; Pfennig, D.W. More than mimicry? Evaluating scope for flicker-fusion as a defensive strategy in coral snake mimics. *Current Zoology* **2014**, 60, 123–130, doi:10.1093/czoolo/60.1.123.
63. Brattstrom, B.H. The coral snake 'mimic' problem and protective coloration. *Evolution* **1955**, 9, 217–219, doi:10.2307/2405591.
64. Mouy, H. The function of red and banded patterns in snakes: The ophiophagy hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society* **2024**, 142, 452–467. doi:10.1093/biolinnean/blad153.
65. Kojima, Y.; Ito, R.K.; Fukuyama, I.; Ohkubo, Y.; Durso, A.M. Foraging predicts the evolution of warning coloration and mimicry in snakes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **2024**, 121, e2318857121, doi:10.1073/pnas.2318857121.
66. Mouy, H. The function of red and banded patterns in snakes: The eyes of the beholders. Also, the function of bands in fish. *Biological Journal of the Linnean Society* **2024**, 142, 452–46. doi:10.1093/biolinnean/blad154.
67. Caprette, C. Conquering the cold shudder: the origin and evolution of snake eyes. PhD Thesis **2005**, The Ohio State University.
68. Edgar, R.C. MUSCLE: Multiple Sequence Alignment with High Accuracy and High. *Nucleic Acids Res.* **2004**, 32, 1792–1797.
69. Kearse, M.; Moir, R.; Wilson, A.; Stones-Havas, S.; Cheung, M.; Sturrock, S.; Buxton, S.; Cooper, A.; Markowitz, S.; Duran, C.; et al. Geneious Basic: An Integrated and Extendable Desktop Software Platform for the Organization and Analysis of Sequence Data. *Bioinformatics* **2012**, 28, 1647–1649.
70. Minh, B.Q.; Schmidt, H.A.; Chernomor, O.; Schrempf, D.; Woodhams, M.D.; Von Haeseler, A.; Lanfear, R.; Teeling, E. IQ-TREE 2: New Models and Efficient Methods for Phylogenetic Inference in the Genomic Era. *Mol Biol Evol* **2020**, 37, 1530–1534, doi:10.1093/molbev/msaa015.
71. Kalyanamoorthy, S.; Minh, B.Q.; Wong Thomas K F and von Haeseler, A.; Jermiin, L.S. ModelFinder: Fast Model Selection for Accurate Phylogenetic. *Nat. Methods* **2017**, 14, 587–589.

72. Hoang, D.T.; Chernomor, O.; von Haeseler, A.; Minh, B.Q.; Vinh, L.S. UFBoot2: Improving the Ultrafast Bootstrap Approximation. *Mol. Biol. Evol.* **2018**, *35*, 518–522.
73. Paradis, E.; Schliep, K. Ape 5.0: An Environment for Modern Phylogenetics and Evolutionary in R. *Bioinformatics* **2019**, *35*, 526–528.
74. Schliep, K.P. Phangorn: Phylogenetic Analysis in R. *Bioinformatics* **2011**, *27*, 592–593.
75. Revell, L.J. Phytools: An R Package for Phylogenetic Comparative Biology (and Other Things). *Methods Ecol Evol* **2012**, *3*, 217–223, doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x.
76. QGIS Development Team QGIS Geographic Information System 2024.
77. Lippa, E.; Török, F.; Gómez, A.; Corrales, G.; Chacón, D.; Sasa, M.; Gutiérrez, J.M.; Lomonte, B.; Fernández, J. First Look into the Venom of Roatan Island's Critically Endangered Coral Snake *Micrurus ruatanus*: Proteomic Characterization, Toxicity, Immunorecognition and Neutralization by an Antivenom. *J Proteomics* **2019**, *198*, 177–185, doi:10.1016/J.JPROT.2019.01.007.
78. Bénard-Valle, M.; Neri-Castro, E.; Elizalde-Morales, N.; Olvera-Rodríguez, A.; Strickland, J.; Acosta, G.; Alagón, A. Protein Composition and Biochemical Characterization of Venom from Sonoran Coralsnakes (*Micruroides euryxanthus*). *Biochimie* **2021**, *182*, 206–216, doi:10.1016/J.BIOCHI.2021.01.003.
79. Olamendi-Portugal, T.; Batista, C.V.F.; Pedraza-Escalona, M.; Restano-Cassulini, R.; Zamudio, F.Z.; Benard-Valle, M.; Rafael de Roodt, A.; Possani, L.D. New Insights into the Proteomic Characterization of the Coral Snake *Micrurus pyrrhocryptus* Venom. *Toxicon* **2018**, *153*, 23–31, doi:10.1016/J.TOXICON.2018.08.003.
80. Sanz, L.; de Freitas-Lima, L.N.; Quesada-Bernat, S.; Graça-de-Souza, V.K.; Soares, A.M.; Calderón, L. de A.; Calvete, J.J.; Caldeira, C.A.S. Comparative Venomics of Brazilian Coralsnakes: *Micrurus frontalis*, *Micrurus spixii spixii*, and *Micrurus surinamensis*. *Toxicon* **2019**, *166*, 39–45, doi:10.1016/J.TOXICON.2019.05.001.
81. Hernández-Altamirano, J.A.; Salazar-Valenzuela, D.; Medina-Villamizar, E.J.; Quirola, D.R.; Patel, K.; Vaiyapuri, S.; Lomonte, B.; Almeida, J.R. First Insights into the Venom Composition of Two Ecuadorian Coralsnakes. *International Journal of Molecular Sciences* **2022**, *23*, 14686, doi:10.3390/IJMS232314686.