OECOLOGIA BRASILIENSIS
Vasconcellos-Neto, J. & Gonzaga, M. O. 2000. Evolução de padrões de coloração em artrópodes. pp. 337-370. **In** Martins, R. P., Lewinsohn, T. M. & Barbeitos, M. S. (eds). *Ecologia e comportamento de Insetos.* Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

EVOLUÇÃO DE PADRÕES DE COLORAÇÃO EM ARTRÓPODES

JOÃO VASCONCELLOS-NETO & MARCELO DE OLIVEIRA GONZAGA

Resumo

Neste trabalho serão discutidos os principais aspectos da evolução de coloração em artrópodes e outros grupos mais estudados, além do surgimento e manutenção de polimorfismos cromáticos. Discutiremos os três principais processos relacionados à evolução de padrões de coloração, termorregulação, comunicação intra e interespecífica e evasão à predação. Este ultimo é particularmente importante na manutenção de polimorfismos cromáticos nas populações de presas.

Abstract

In the present chapter we will discuss the main aspects of the evolution of color patterns in insects and other well studied groups, as well as the appearance and maintenance of cromatic polymorphisms. We will discuss the three main processess related to the evolution of color patterns, thermoregulation, intra- and interspecific communication, and predation evasion. The last is particularly important in the maintenance of cromatic polymorphisms in prey populations.

Introdução

A coloração em animais possui implicações relacionadas principalmente a três processos: termorregulação, comunicação intra e interespecífica e evasão à predação (Endler, 1978). A freqüência relativa de diferentes padrões de cores em uma população depende da pressão de forças seletivas determinadas por estes processos, como a predação diferencial de variedades fenotípicas e seleção sexual.

O compromisso entre duas ou mais destas forças, com ponderações diferentes ao longo da distribuição de uma espécie, pode gerar polimorfismo cromático (Endler, 1978; Stiles, 1979; Hagen *et al.*, 1980; Heal, 1982; Brakefield, 1985). Populações do peixe *Gasterosteus aculeatus* diferenciadas em cor e morfologia, são um bom exemplo desta situação. Nesta espécie são conhecidas duas formas: uma preta, com espinhos pélvicos desenvolvidos, média de sete placas laterais e ausência de pigmentação vermelha na garganta de machos sexualmente maduros; e outra (forma *leiurus*) menor, com espinhos pequenos, cinco placas laterais e machos com pigmentação vermelha. As características da forma preta parecem ter evoluído na presença de predadores e, na ausência destes, a forma *leiurus* é mais freqüente (Moodie, 1972). Hagen *et al.* (1980) demonstraram ainda que a forma preta é mais eficiente na defesa do território reprodutivo quando o competidor *Novumbra hubbsi* ocorre em simpatria. Quando *Novumbra* não está presente ocorre seleção sexual favorecendo a forma vermelha.

Em muitos casos, padrões de coloração tem sido interpretados como resultado de um processo evolutivo direcionado pela predação por animais visualmente orientados. Neste sentido, existem duas rotas evolutivas possíveis. Na primeira, as cores da presa assemelham-se a uma parte aleatória do substrato, tornando-a críptica e dificultando sua detecção pelos predadores; na segunda a presa anuncia sua presença através de cores vistosas, que contrastam com o substrato. Neste caso, as presas conspícuas são favorecidas por possuírem compostos químicos ou características estruturais que as tornam impalatáveis ou por serem semelhantes a animais impalatáveis. Presas palatáveis também podem desenvolver cores vistosas quando apresentam características comportamentais que dificultem sua captura.

Animais com cores conspícuas e propriedades tóxicas (ou outras características que possam inibir a iniciativa de captura pelo predador) são chamados aposemáticos (Brower & Brower, 1964; Rothschild & Kellett, 1972; Edmunds, 1974). Os predadores podem associar as cores de presas aposemáticas a experiências prévias desagradáveis ou tentativas frustradas de captura, evitando investir contra animais que as possuam. A coloração como defesa contra predação é discutida nos livros de Cott (1940); Wickler (1968) e Edmunds (1974).

São conhecidos vários exemplos onde predadores visualmente orientados podem ser responsáveis pela origem e manutenção de polimorfismo balanceado produzido por seleção apostática, polimorfismo para camuflagem, polimorfismo mimético do tipo Batesiano ou Mülleriano e polimorfismo de animais aposemáticos. Estes conceitos, assim como exemplos relativos a cada um deles, serão apresentados a seguir.

Mecanismos comportamentais de predação - detecção de presas crípticas

Tinbergen (1960) desenvolveu o conceito de formação de imagem de procura em predadores. De acordo com esta hipótese, os predadores tendem a aumentar sua habilidade de percepção de um tipo de presa críptica após experiências prévias de captura. Isto ocorre porque os predadores aprendem a reconhecer os padrões de forma e coloração da presa, tornando-se capazes de distinguí-la do substrato mais rapidamente. Este aprendizado e formação de uma 'imagem de procura' específica interfere na habilidade de detecção de outras presas, já que concentrando-se em um determinado tipo de estímulo, o aparato sensorial do predador fica menos apto a localizar tipos distintos. Segundo Dukas & Ellner (1993), quando um predador divide sua atenção entre dois ou mais tipos de presa, sua capacidade de localizar qualquer um dos tipos em específico fica comprometida.

Por outro lado, Gendron & Staddon (1983) propuseram uma hipótese alternativa para explicar os mecanismos comportamentais de captura. Segundo estes autores, a eficiência de captura de presas crípticas depende da taxa de procura, ou seja, da área investigada pelo predador por unidade de tempo. Se o predador reduz esta taxa e, conseqüentemente, gasta mais tempo forrageando em cada mancha de recursos, apresenta uma probabilidade maior de encontrar as presas. No entanto, se a densidade de presas for muito baixa, uma diminuição na taxa de procura significaria um decréscimo ainda maior na eficiência de predação. Este modelo está baseado na premissa de que os predadores visualmente orientados podem alterar suas taxas de procura de acordo com a densidade de suas presas, o que foi demonstrado em vários trabalhos (Goss-Custard, 1977; Smith, 1974; Dawkins, 1971).

Sob muitos aspectos as duas hipóteses são equivalentes. Em ambas a eficiência na detecção de uma presa críptica aumenta como resultado de encontros recentes de indivíduos com o mesmo padrão de cores. Encontros freqüentes com presas conspícuas, por sua vez, diminuem a habilidade de localização dos tipos crípticos. A principal diferença é que na hipótese de Gendron & Staddon (1983), o aumento na habilidade de detecção de uma presa críptica não diminui a eficiência na localização de outros tipos, enquanto no modelo de Tinbergen (1960) isto ocorre (Guilford & Dawkins, 1987).

A distinção entre estes dois mecanismos comportamentais de captura é importante devido às implicações evolutivas de cada modelo. A especialização perceptiva implícita no modelo de formação de imagem de procura pode induzir à manutenção de polimorfismos, uma vez que presas com fenótipos raros seriam pouco influenciadas por predadores que buscam o tipo mais comum. Esta intensificação da predação sobre os fenótipos mais abundantes de uma população é denominada seleção apostática (Clarke, 1962a, b), reflexiva (Moment, 1962; Li, 1962) ou pró-apostática (Greenwood, 1984). Entretanto, apenas a alteração nas taxas de procura, conforme proposto por Gendron & Staddon (1983), não levaria à seleção apostática. Neste caso quando o predador ajustasse sua taxa de procura para maximizar a eficiência de captura de um tipo críptico de presa, aumentaria também a probabilidade de localização de outros tipos igualmente crípticos ou mais conspícuos, independentemente de suas densidades (Guilford & Dawkins, 1987).

Plaisted & Mackintosh (1995) utilizaram pombos (*Columba livia*) para testar as duas hipóteses. Experimentos realizados com a utilização de estímulos visuais gerados por computador demonstraram que a apresentação sucessiva de um mesmo estímulo críptico (equivalente a uma presa com coloração semelhante ao substrato), provoca um rápido aumento na habilidade dos pássaros em detectá-lo. Quando mais de um estímulo igualmente críptico é oferecido, a resposta torna-se menos efetiva. Isto sugere que, após a detecção de várias presas semelhantes, ocorre uma especialização perceptiva (que é prejudicada pela presença de outros tipos de presas). Estes resultados são consistentes com o modelo de Tinbergen (1960), mas outros estudos ainda são necessários para confirmar a interferência da presença de tipos diferentes de presas na eficiência de detecção de um tipo específico. Além disso, é possível ainda que os dois mecanismos sejam empregados por predadores sob diferentes circunstâncias (Guilford & Dawkins, 1987).

A seguir serão apresentados alguns exemplos onde a pressão de predação pode ter induzido o desenvolvimento e manutenção de polimorfismos de padrões de coloração, o que é esperado como conseqüência da formação de imagem de procura e seleção apostática.

Predação dependente de densidade e manutenção de polimorfismos

Poulton (1884) foi o primeiro a prenunciar a idéia de que predadores seriam capazes de manter polimorfismo de cor em suas presas através da captura preferencial do tipo morfológico presente em maior abundância. Segundo ele a existência de dimorfismo cromático em populações de *Cyclophora* spp (Lepidoptera: Geometridae) resulta da predação mais intensa sobre o padrão com maior freqüência. Algumas décadas depois, Fisher (1930) afirmava que os ge-

nótipos raros podem ser mantidos por serem seletivamente mais vantajosos que os mais comuns, simplesmente pela virtude de sua raridade.

Vários outros autores fizeram uso destas idéias preliminares para explicar o polimorfismo de presas e, embora nenhum deles tenha trabalhado com artrópodes predadores, não existem razões que restrinjam os resultados encontrados à atuação de predadores vertebrados (Sherratt & Harvey, 1993). Popham (1941, 1942) demonstrou experimentalmente que o peixe *Scardinius eryphthalmus* (Cyprinidae) preda desproporcionalmente mais as formas comuns da população polimórfica do hemíptero aquático *Sigara distincta*. Cain & Sheppard (1954) e Haldane (1955) sugeriram que o polimorfismo de cores e padrões de conchas encontrados amplamente em caramujos do gênero *Cepaea* (Helicidae) poderiam ser mantidos por seleção pró-apostática. Entretanto, evidências de que este processo realmente ocorre em populações naturais, surgiram apenas em 1962. Clarke (1962b) verificou que as formas comuns de *Cepaea nemoralis* e *C. hortensis* sofriam predação muito mais intensa que as formas raras. Nestas populações mistas, seleção visual possivelmente age para camuflagem e apostasia. Nas colônias mistas foi observada uma correlação negativa entre as freqüências de fenótipos visualmente semelhantes, o que foi atribuído ao efeito de seleção apostática (Clarke, 1969).

O ofiuróide *Ophiopholis aculeata* e o mexilhão *Donax variabilis* exibem polimorfismos cromáticos, os quais podem ser produzidos por peixes e pássaros, respectivamente, através de seleção reflexiva (= seleção apostática) (Moment, 1962). Owen & Weigert (1962) também explicaram o polimorfismo de *Philaenus spumarius* (Homoptera, Cercopidae) por seleção apostática. Mais tarde, Owen (1963, 1965 a, b, 1966), estudando o caramujo *Limicolaria martensiana,* descreveu quatro padrões de conchas que variavam em freqüência em diferentes locais. Populações mais densas eram mais polimórficas que as menos densas. Este autor propôs que seleção apostática por predadores visualmente orientados constitui o fator responsável pelo polimorfismo.

A partir de então, vários trabalhos experimentais e teóricos foram desenvolvidos. Pássaros que se alimentam no chão são predadores importantes de muitas espécies polimórficas de insetos e moluscos. Suas maneiras de caçar parecem ser importantes na manutenção do polimorfismo cromático de suas presas. Evidências experimentais de campo, utilizando iscas coloridas, demonstraram que seleção apostática por pássaros poderia manter o polimorfismo das presas (Allen & Clarke, 1968).

Greenwood (1969) discutiu e analisou os dados de Owen (1965a, b), chegando também à conclusão que a seleção apostática pode ser responsável pela manutenção de polimorfismos em moluscos terrestres. Ele calculou um 'índice de polimorfismo', demonstrando a relação entre o polimorfismo e a densidade de presas. Neste modelo, as presas tendem a ser monomórficas quando

estão em altas ou baixas densidades. Isto ocorre porque, nestes casos, o predador não formaria imagem de procura (Clarke, 1960; Tinbergen, 1960; Owen, 1963; Greenwood, 1969; Smith, 1971). Assim, seleção apostática e polimorfismo operariam somente sob densidades intermediárias; principalmente na faixa de ascensão e início da estabilização da curva sigmóide de predação "versus" densidade de presa (Greenwood, 1969) (Fig. 1). É importante ressaltar, no entanto, que o conceito de densidades intermediárias é relativo e depende da habilidade do predador.

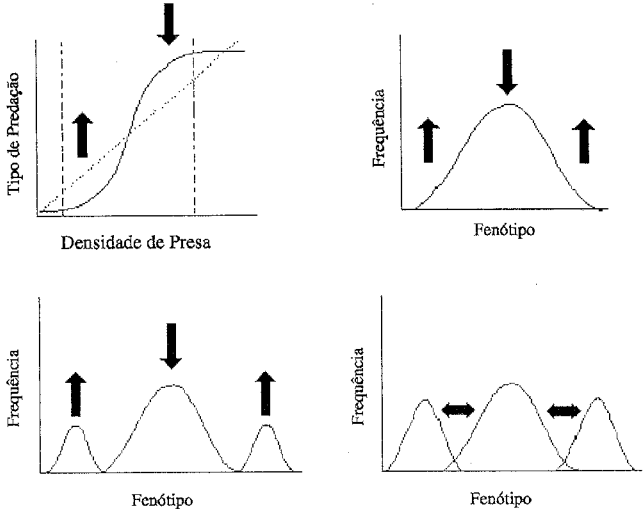

Fig. 1: (1A) - Curva de predação para predadores visualmente orientados e com capacidade de aprendizagem. Não considerando os mecanismos comportamentais envolvidos na detecção, captura e manipulação das presas a resposta ao aumento de densidade das presas seria linear (linha tracejada). Na curva real (sigmóide), em baixas densidades, a taxa de predação é menor que a esperada pela probabilidade de encontro da presa pelo predador. Com o aumento da densidade de presas a taxa de predação apresenta um incremento, mas a partir da formação de imagem de procura pelo predador esta taxa fica acima da linha teórica esperada pela probabilidade de encontro. É nesta faixa de densidades intermediárias de presa (entre as linhas tracejadas verticais) que a seleção apostática opera, favorecendo fenótipos raros (seta para cima) e selecionando contra as formas mais abundantes. Em densidades muito baixas ou muito altas a seleção apostática é inoperante; (1B) - Freqüência de padrões de coloração de uma espécie críptica mostrando como a seleção age a favor das formas raras (seta para cima) e contra as formas abundantes (seta para baixo); (1C) Processo de formação de polimorfismos em espécies crípticas; (1D) - A seleção apostática também promove diversidade de aspecto entre diferentes espécies. As pressões para a divergência são recíprocas (setas), pois padrões convergentes favoreceriam a formação de imagem de procura pelo predador.

Em densidades baixas a seleção apostática não está operante porque o encontro de presas pelo predador é fortuito, não permitindo aprendizagem no sentido de reter uma imagem de busca da presa sobre o pano de fundo onde está

camuflada. Por outro lado, em densidades altas não é necessário reter uma imagem aprendida relativa ao que procurar, pois a presa é suficientemente abundante para ser detectada rapidamente. Ou seja, não há necessidade de busca através de imagem pré-formada.

Horsley *et al.* (1979) realizaram uma série de experimentos usando iscas marrons e verdes, testando o efeito de raridade em altas densidades de presa. Nestes experimentos demonstraram haver seleção independente de freqüência para iscas marrons e mais seleção dependente de freqüência contra raridade. Estes dados contrastam com seleção apostática, onde em densidades mais baixas de presa, o predador tende a comer desproporcionalmente mais a forma mais comum. Portanto, seleção contra formas raras tende a levar espécies ao monomorfismo, quando formarem agregados.

Apesar da existência destes e muitos outros exemplos onde a densidade das presas constitui um fator determinante da dieta dos predadores, em muitos casos isto não ocorre. Sherrat & Harvey (1993) fizeram uma revisão dos trabalhos publicados sobre predação dependente de densidade em artrópodes, encontrando 28 estudos nos quais foram oferecidos dois ou mais tipos de presas, em diferentes densidades relativas, e avaliadas as preferências alimentares dos predadores. Destes, 24 demonstraram preferência independente da freqüência de cada tipo de presa e em 11 ocorreu também preferência freqüência-dependente. Colton (1987), por exemplo, observou que a preferência apresentada pela larva de *Enallagma aspersum* (Odonata: Coenagrionidae) varia com a densidade de *Diaptomus spatulocrenatus* (Copepoda: Centropagidae), mas não com a de *Simocephalus serrulatus* (Cladocera: Daphinidae). Em apenas 5 trabalhos foi encontrada preferência fraca ou inexistente, o que pode ser um reflexo da resistência de muitos autores (ou editores) em publicar resultados negativos ou um indicativo de que na maioria dos casos existe realmente o estabelecimento de predação diferencial sobre algum tipo de presa. Sherratt & Harvey (1993) citam também dois trabalhos (Chandra & Williams, 1983; Cothran & Thorp, 1985) que apresentaram evidências de seleção anti-apostática, ou seja, predação preferencial das formas mais raras. Neste caso não ocorre a manutenção de polimorfismo e as populações são geralmente constituídas por indivíduos com um único padrão cromático.

Seleção apostática pode gerar polimorfismo numa espécie (Clarke, 1962 a,b) assim como diversidade de aparência em presas de uma comunidade (Rand, 1967; Ricklefs & O' Rourke, 1975; Figueira *et al.*, 1993). Diferentes espécies competem por um espaço de aparência onde ficam melhor camufladas. Espécies de gafanhotos com diferentes formas e padrões de coloração quando saltam buscam substratos específicos onde ficam crípticos (Eterovick *et al.*, 1997). Provavelmente esta diversificação de forma e coloração representa o resultado de seleção apostática, gerando diversidade de aparência entre espécies (Fig. 1C,D).

Nas próximas seções serão apresentadas as diferentes formas de polimorfismo cromático originárias de seleção visual por predadores.

Polimorfismo para camuflagem

O polimorfismo de coloração de uma espécie pode ser seletivamente neutro se cada forma for vista pelo predador como uma amostra aleatória do substrato. Se os padrões de cor não são igualmente crípticos, ou se há algumas tendências para serem percebidas somente em certas partes do substrato, então a freqüência de formas será proporcional à freqüência dos elementos que compõe o padrão do substrato aos quais estão associadas (Endler, 1978).

A borboleta *Papilio machaon* (Papilionidae), por exemplo, tem pupas verdes ou marrons. No verão, quando a intensidade de predação por aves é importante, cada forma tem maior valor adaptativo em substratos verdes e marrons respectivamente. No inverno, não há diferenças nas taxas de sobrevivência destas pupas nos diferentes substratos. Nesta época, ratos (Rodentia) e mussaranhos (Insectivora), que não têm visão cromática, são os únicos predadores habituais das pupas desta borboleta (Wiklund, 1975).

Muitos estudos interessantes foram desenvolvidos com peixes, tanto no campo como em laboratório, demonstrando como a seleção natural age produzindo polimorfismo cromático. O guaru *Poecilia reticulata* (Poecilidae) exibe um complexo polimorfismo de coloração, que varia com a pressão de seleção. À medida que a intensidade de predação aumenta, os padrões de cores tornam-se menos conspícuos pela redução dos tamanhos de pintas e mudanças de cores de pigmentos e estruturas. Em locais onde não há predadores ou a intensidade de predação é baixa, a seleção sexual favorece conspicuidade nos machos (Endler, 1978; 1980; 1985). Outro Poecilídeo, *Phalloceros caudimaculatus*, estudado no sudeste brasileiro, exibe um polimorfismo de cores nas nadadeiras dorsal e caudal, e pintas e faixas no corpo. A seleção natural parece agir de modo convergente sobre o polimorfismo cromático de *Poecilia reticulata* e *Phallocerus caudimaculatus*, embora neste último o polimorfismo se manifeste tanto em machos como em fêmeas (Endler, 1982; 1985).

Melanismo

Após a Revolução Industrial no século XVIII, com o crescimento das áreas urbanas industrializadas, muitos poluentes passaram a ser lançados ao ar, alterando e matando líquens e briófitas sobre troncos de árvores. Com a alteração do substrato, várias espécies de artrópodes que vivem ou repousam nestes

locais, passaram a ser menos crípticas. Nesta nova condição foram selecionadas muitas formas melânicas (Ford, 1975; Bishop & Cook, 1980).

A mariposa *Biston betularia* (Geometridae), em várias áreas da Inglaterra é polimórfica, havendo a forma típica ("branca"), *insularia* (um pouco mais pigmentada) e a forma melânica *carbonaria*. O polimorfismo desta espécie é dito transiente, pois nas áreas industrializadas os genes raros, para pigmentação mais escura, foram selecionados e espalhados na população reduzindo a freqüência do alelo normal (Kettlewell, 1955; 1961a; veja também Ford, 1975 e referências neste). A forma *carbonaria* é mais críptica que a típica nas áreas urbanas, enquanto que nas áreas não poluídas, a forma típica é menos predada por pássaros (Ford, 1975 e referências neste). Com o controle da poluição do ar na Inglaterra, o processo vem se revertendo e a freqüência da forma melânica vem se reduzindo em relação a da forma típica.

Em várias espécies de lepidópteros a seleção de formas melânicas em áreas industrializadas tem sido considerada como adaptação contra predação (Owen, 1961; 1962; Lees, 1971; Sargent, 1971; Ford, 1975; Bishop *et al.*, 1975; 1978a, b; Steward, 1976; Bishop & Cook, 1980; Majerus, 1981). Entretanto as freqüências de formas típicas e melânicas não podem ser explicadas somente através de seleção visual por predadores, havendo outras razões como termorregulação, vantagens do heterozigoto, ou combinação destes (Kettlewell, 1961a, b; Lees *et al.*, 1973; Lees & Creed, 1975; Bishop *et al.*, 1975; 1978a, b; Steward, 1977).

Outros artrópodes como Psocoptera (Popescu *et al.*, 1978; Popescu, 1979) e algumas espécies de aranhas (Mackie, 1960; 1964; 1965; Arnold & Crocker, 1967) são polimórficas, havendo relação das formas melânicas com camuflagem e poluição.

Vários trabalhos relacionaram a maior freqüência de formas melânicas com poluição (Creed, 1974; Lees *et al.*, 1973). Entretanto, há evidências de que, em muitos casos, este melanismo esteja mais relacionado com condições climáticas: menores temperaturas e menor luminosidade (Benhan *et al.*, 1974; Scalli & Creed, 1975; Bengtson & Hagen, 1977).

Borboletas do gênero *Colias* (Pieridae) sempre são citadas como exemplo de melanismo crescente com altitudes e latitudes maiores (Freeman, 1958; Watt, 1969). Esta variação ao longo do cline é encontrada entre espécies e dentro de espécies (Roland, 1978). O controle da quantidade de melanina tem componentes genéticos e ambientais (Hoffmann, 1978). Indivíduos melânicos têm períodos de vôo e de alimentação maiores que indivíduos mais claros, sob temperaturas e intensidades de luz menores. Voam distâncias maiores e emigram da população em taxas maiores que os mais claros. Sob temperaturas e luminosidades maiores os indivíduos mais claros são mais ativos (Roland, 1982).

Coloração conspícua

Se há vantagens para um indivíduo ser conspícuo, não estão claros quais aspectos do comportamento do predador estão envolvidos (Harvey & Greenwood, 1978). Dentro desta controvérsia, a literatura relata duas questões fundamentais: (i) Por que presas impalatáveis geralmente apresentam coloração conspícua? e; (ii) Como evolui o aposematismo cromático?.

Em relação à primeira questão existem duas hipóteses. Uma diz que é vantajoso para animais impalatáveis parecerem ser tão diferentes quanto possível das formas que os predadores costumam comer (Fischer, 1958). Embora hajam evidências sobre esta hipótese (Shettleworth, 1972), é mais provável que os predadores aprendam a evitar presas conspícuas mais prontamente que presas crípticas (Turner, 1975; Mathews, 1977). Esta hipótese foi testada experimentalmente com pintinhos (Gittleman *et al.*, 1980). Estes aprenderam mais rapidamente que as presas eram impalatáveis quando estas contrastavam com o substrato (Gittleman & Harvey, 1980; Gittleman *et al.*, 1980). Entretanto, alguns autores comentam que alguns insetos aposemáticos parecem crípticos sob certas circunstâncias (Edmunds, 1974; Papageorgis, 1975; Jarvi *et al.*, 1981), indicando que coloração conspícua não é necessariamente vantajosa para uma espécie quimicamente protegida. No besouro polimórfico, *Chelymorpha cribraria* (Chrysomelidae, Cassidinae) o padrão caramelo (rufipennis) e o padrão moldurado (cinctipennis) são considerados aposemáticos, porém em certos substratos parecem crípticos. Especialmente no outono, quando a vegetação começa a exibir tons mais pálidos, havendo no chão várias folhas secas, estes dois padrões são basicamente crípticos (Vasconcellos-Neto, 1987).

Coloração aposemática é contra-selecionada em pequenas populações, havendo uma tendência ao monomorfismo em espécies mais abundantes (Fig. 2). Benson (1972) demonstrou que a taxa de recapturas de *Heliconius erato*, uma espécie aposemática, cujo padrão de coloração foi alterado, foi menor do que o grupo controle, onde apenas houve manipulação e pintura sem alteração da coloração. Este resultado é uma evidência de que predadores visuamente orientados selecionam presas aposemáticas para o momonorfismo.

Predadores aprendem a evitar presas impalatáveis depois de apanhá-las, matando-as ou ferindo um ou alguns indivíduos neste processo (Harvey & Greenwood, 1978). No entanto, se isto sempre ocorresse, formas aposemáticas raras seriam selecionadas contra e o gene para coloração aposemática dificilmente se espalharia numa população (Wiklund & Jarvi, 1982). Presas aposemáticas só seriam selecionadas em relação à tipos crípticos se alcançassem altas freqüências, caso contrário seriam contra-selecionadas (Harvey, 1983). Esta é a razão principal de diversos autores explicarem evolução de coloração aposemática através de seleção de parentesco (Mathews, 1977; Harvey & Greenwood,

1978; Gittleman & Harvey, 1980; Harvey, 1983), pois esta idéia pressupõe a morte da presa ao ser atacada pelo predador. No início, a forma conspícua é mais penalizada, ganhando vantagem posteriormente porque o predador aprende mais rapidamente a evitar estes padrões do que os crípticos (Harvey, 1983).

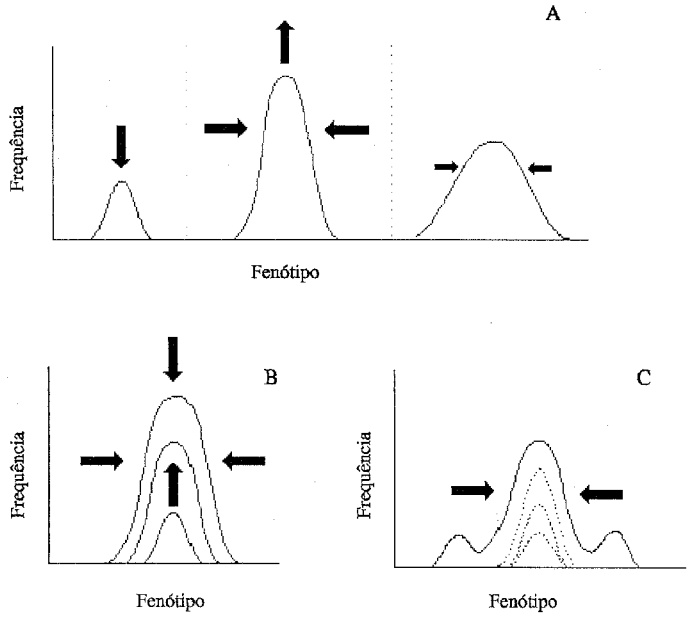

Fig. 2: Curva de seleção sobre animais aposemáticos. (2A-1): Seleção apostática age contra espécies aposemáticas raras pois a densidade não é suficiente para o aprendizado dos predadores visualmente orientados, a menos que as presas pertençam a um anel mimético Müllerianо; (2A-2): Insetos aposemáticos são selecionados para o monomorfismo pois desvios do padrão geral da espécie podem constituir novidades para os predadores, sendo selecionadas contra; (2A-3): Em situações onde há um relaxamento da pressão de predação, as presas aposemáticas podem exibir maior variabilidade de padrões de coloração; (2B): Nos casos de mimetismo Müllerianо, a seleção promove o monomorfismo e aumento da densidade das diversas espécies de co-modelos; (2C): Quando um modelo impalatável (curva contínua) possui vários mímicos (curvas pontilhadas), a seleção favorece o polimorfismo do modelo como escape ao parasitismo dos imitadores.

Presas impalatáveis, entretanto, podem ser capturadas e liberadas sem danos durante o processo de aprendizagem de evitação (Boyden, 1976; Jarvi *et al.*, 1981; Wiklund & Jarvi, 1982; Sillén-Tullberg *et al.*, 1982; Engen *et al.*, 1986). Estes estudos experimentais e teóricos sobre evolução de coloração aposemática através de seleção individual pressupõe que indivíduos aposemáticos solitários tenham vantagem seletiva maior sobre os crípticos (Sillén-Tullberg, 1985).

Na literatura há exemplos de predadores como aranhas (Vasconcellos-Neto & Lewinsohn, 1984), répteis (Boyden 1976; Johki & Hiduka, 1979), aves (Brandon *et al.*, 1979; Jarvi *et al.*, 1981; Sillén-Tullberg *et al.*, 1982; Wiklund & Jarvi, 1982) e mamíferos (Brodie *et al.*, 1979) que liberam presas impalatáveis intactas após experimentá-las. Observou-se na Reserva Florestal de Linhares (ES), por exemplo, o pássaro *Galbula ruficalda* (Galbulidae) capturar e segurar a borboleta *Dryas iulia* (Helicoiinae, Nymphalidae) por alguns segundos, liberando-a viva em seguida. Vasconcellos-Neto (1987), em estudos experimentais, demonstrou que aves como crassídeos e tinamídeos podem liberar besouros cassidíneos intactos, após capturá-los e mandibulá-los. Em alguns casos a presa foi danificada em outros morreu durante a manipulação pelos predadores. Nestes experimentos foi demonstrado que tais predadores podem rejeitar e aprender a evitar presas aposemáticas. Seleção de parentesco e seleção individual podem ocorrer na mesma presa, dependendo do tipo de predador e de sua experiência anterior com ítens aposemáticos. Para estes besouros a seleção individual para aposematismo cromático pode ser preponderante, pois há um conjunto de atributos da presa como comportamento, dureza e formato do corpo, impalatabilidade e coloração de advertência, que são selecionados como um conjunto, permitindo sua sobrevivência ao ataque do predador.

Fisher (1958) comenta: "Poulton informou-me que insetos impalatáveis e com coloração de advertência, mesmo borboletas, tem corpo macio e flexível e podem sobreviver a experimentação por predadores sem sérias injúrias". Guerrazzi & Benson (1985) demonstraram que geralmente borboletas consideradas impalatáveis tem corpo mais resistente e flexível que as palatáveis.

Coloração conspícua pode evoluir em animais palatáveis, especialmente insetos capazes de fugir, como em alguns homoptera saltadores, que apresentam asas com padrões vistosos, contrastrantes com o substrato. Neste caso o predador associa as cores conspícuas com a dificuldade em capturar a presa. Desta forma, o aposematismo está associado a características desagradáveis da presa, e não necessariamente a substâncias tóxicas. Gibson (1980) testou experimentalmente esta hipótese utilizando larvas de *Tenebrio* coloridas com bandas vistosas, com cores conspícuas e larvas comuns como controle. As larvas coloridas eram oferecidas ao predador em uma plataforma que podia ser acionada simulando o salto da presa. O predador aprendeu e associou o padrão de coloração com a dificuldade de capturar a presa, passando a evitá-la. Nesta mesma situação mimetismo pode evoluir.

Coloração conspícua e ambiente

Outra questão fundamental é se há relação entre padrões de coloração e características ambientais envolvendo fatores físicos e biológicos.

O padrão de coloração aposemática, com função de anúncio deve ser a mais apropriada em termos de contraste com o pano de fundo. Desta forma, como há diferenças físicas quanto à disponibilidade de luz, especialmente dos diferentes comprimentos de onda, parece haver relação entre o padrão de coloração e o tipo de ambiente em que os animais vivem.

Dentro da mata, em ambientes mais sombrios há pouco vermelho, pois parte deste comprimento de onda é absorvido pelas folhas no processo de fotossíntese, assim como o azul. Geralmente flores de Bromeliaceae, de locais mais sombrios, que são visitadas por beija-flores, tem em suas inflorescências tons acentuados de amarelo e laranja, enquanto as de áreas abertas, o vermelho pode ser preponderante.

Benson (1985) encontrou relação entre ambientes e o padrão de coloração em espécies de *Heliconius* (Lepidoptera, Nymphalidae). Em áreas mais abertas tipo os das savanas Venezuelanas o padrão vermelho e preto de *H.* erato está presente, enquanto em florestas amazônicas mais densas, o padrão encontrado é o "tigre" (laranja, amarelo e preto) formando anéis miméticos com borboletas itomíineas.

Diferentes anéis miméticos de borboletas de uma florestas tropical tem alturas diferentes de vôo que devem estar relacionadas ao típo e quantidade e luz e ocupação de espaços de aparência distintos onde são mais conspícuos (Papageorgis, 1975; Brown, 1988). Não se sabe ao certo quantos anéis miméticos, ou quantos tipos básicos de padrões de coloração há em uma floresta, nem mesmo se há um limite mínimo e máximo de espécies que convegem em um mesmo anel mimético.

Comportamento de predadores frente a presas conspícuas

Wiklund & Sillén-Tullberg (1985) e Sillén-Tullberg (1985) destacaram o papel do comportamento de predadores como um dos elementos fundamentais à maior sobrevivência de presas aposemáticas que crípticas. Mesmo predadores invertebrados, como o mantídeo *Tenodera ardifolia*, podem aprender e ter aversão a presas aposemáticas baseadas principalmente nos padrões de cores com listras (Bowdish & Bultman, 1993).

As respostas comportamentais de predadores podem ser divididas em três categorias: predação, rejeição e evitação. A rejeição se caracteriza pela gustação e liberação da presa, que em muitos casos não sofre injúria. A evitação ocorre em duas condições. A primeira se manifesta quando o predador, por experiência prévia do aposematismo da presa, recusa esta ou outras presas com o mesmo padrão de coloração, porém preda uma presa controle. Na segunda, o predador "ingênuo" evita a presa sem que tenha experiência anterior com ítens aposemáticos.

As razões podem ser diversas, tais como medo e cautela em relação a ítens alimentares desconhecidos (novidade) ou ainda evitação inata a padrões aposemáticos (Coppinger, 1970; Wiklund & Jarvi, 1982). Para o observador é difícil separar estes dois motivos de evitação e julgar o seu valor em relação a aposematismo e mimetismo.

Para Jarvi *et al.* (1981) há quatro fatores interconectados que interferem na resposta do predador, os quais são definidos como: (1) Tendência/ relutância para provar itens alimentares novos; (2) Experiência prévia com ítens impalatáveis; (3) Estimativa subjetiva de quão impalatável a presa é ou parece ser quando capturada e; (4) nível subjetivo de fome. Como estes fatores interagem, fica difícil interpretar as respostas do predador frente à decisão de apanhar ou não a presa.

Sillén-Tullberg (1985) encontrou três aspectos do comportamento do predador que contribuiram para maior sobrevivência de presas aposemáticas: (1) relutância maior para atacar e (2) aprendizagem de evitação mais rápida (ambos reduzindo o número de ataques) e (3) menor freqüência de mortes nos ataques.

Relutância inicial, em testes com presas aposemáticas foi previamente encontrada por Coppinger (1970), que enfatizou o aspecto da novidade da presa. Wiklund & Jarvi (1982) observaram, no campo e no laboratório, grande cautela de predadores em lidar com presas aposemáticas. Sinais de medo foram descritos em algumas espécies de pássaros, quando encontravam insetos impalatáveis e de coloração de advertência (Rothschild & Lane, 1960; Rothschild & Ford, 1968).

Pássaros jovens de cativeiro, *Acrocephalus scirpaceus* (Silvidae), mostraram evitação inata à primeira vespa oferecida, provavelmente com base na cor, forma e textura da presa (Davies & Green, 1976), embora pássaros jovens possam atacar mais abelhas e vespas que pássaros mais velhos (Mostler, 1935). Segundo Heal (1982) a textura e a cor de abelhas sem ferrão pode eliciar evitação ou lembrar experiência passada.

Pintinhos exibiram cautela e relutância ao bicar os besouros *Chelymorpha cribraria* e *Chelymorpha informis* (Chrysomelidae: Cassidinae). As respostas comportamentais destes predadores foram heterogêneas, denotando variações individuais acentuadas. Em experimentos com pintinhos de 15 dias a rejeição *de C. cribraria* foi alta, provavelmente devido mais a novidade e dificuldade de manipular a presa do que propriamente impalatabilidade da mesma (Vasconcellos-Neto, 1987). À medida que o peixe *Chichlasoma managuense* (Cichlidae) aumenta sua experiência com uma nova presa ("novidade"), torna-se menos hesitante em atacá-la, aumentando também sua eficiência na manipulação (Meyer, 1986).

Larvas e adultos de *Danaus plexippus* e *Papilio machon*, que são aposemáticas, sobrevivem mais que suas pupas (crípticas) ao ataque por pássaros.

Uma possibilidade seria a de que pupas fossem menos tóxicas, mas isto não é verdadeiro, pois estas contém a mesma quantidade de glicosídeos cardíacos que a larva e o adulto. A segunda alternativa é que pássaros hesitam mais e são mais cautelosos quando manipulam insetos coloridos aposematicamente do que quando atacam insetos crípticos. As pupas não foram atacadas com maior freqüência, mas com maior veemência, o que ocasionava sua morte no processo. A terceira possibilidade, que pode ser complementar a segunda, é que a pupa não apresenta movimentos que poderiam ser interpretados como de defesa contra predadores. Sua cutícula é fina quando comparada com a da larva e a da borboleta adulta (Wiklund & Sillén-Tullberg, 1985). Para estes autores, coloração aposemática é encontrada nos estágios capazes de sobreviver à manipulação por predadores e onde a seleção individual possa operar. Segundo Sillén-Tullberg (1985) as formas crípticas do ligeídeo morreram mais na manipulação por pássaros do que a forma aposemática, que foi manipulada com mais cautela.

Pássaros às vezes predam presas impalatáveis e os sinais de sua impalatabilidade são explicitados pelo comportamento do predador. Habitualmente balançam a cabeça quando ingerem insetos aposemáticos (Barrows *et al.*, 1980). Segundo Barrows *et al.* (1980), sabiás jovens (*Mimus polyglottos*, Mimidae) comem insetos impalatáveis, principalmente quando jovens, ocorrendo mudanças na discriminação de presas à medida que se tornam mais maduros. Experimentar e ingerir insetos impalatáveis com efeitos tóxicos talvez seja necessário para os predadores aprenderem a evitá-los.

Alimentação exploratória de novos ítens provavelmente tem alto valor adaptativo para aves onívoras, especialmente durante o período pós abandono do ninho (Alcock, 1973) e durante mudanças sazonais na disponibilidade de alimento (Barrows *et al.*, 1980). Portanto, em aves jovens e jovens adultos, um período probatório de alimento combinado com alguma tolerância a sabores desagradáveis da presa, fornece-lhes familiaridade com diversos possíveis tipos de alimento, capacitando-os a aprender a evitar ítens venenosos (Barrows *et al.*, 1980).

Segundo Herrera (1985), pássaros frugívoros com dietas que incluam altas proporções de espécies de frutos tóxicos tem também maiores porcentagens de insetos aposemáticos em suas fezes. Pássaros frugívoros podem ter desenvolvido tolerância às toxinas presentes em insetos como conseqüência do consumo de frutos com compostos tóxicos. Segundo o autor citado, para pássaros frugívoros os insetos aposemáticos podem corresponder a frutos com seis patas, o que representaria um curto circuito no processo evolutivo.

Este dilema evolutivo talvez possa ser resolvido através da divergência dos insetos em relação aos frutos tóxicos e coloridos que são utilizados por aves. Enquanto muitos desses frutos são amarelos, laranjas ou vermelhos, muitos insetos aposemáticos, especialmente besouros como os crisomelídeos, exi-

bem padrões de coloração com algumas cores tais como amarelo e preto, vermelho e preto com listras ou pintas. Outro possível mecanismo de divergência seria o de produzir ou incorporar substâncias de defesa diferentes daquelas encontradas nos frutos tóxicos.

Polimorfismo Mimético

Mimetismo

Espécies aposemáticas podem ser imitadas em padrão de coloração e/ou outras características por espécies palatáveis (mimetismo Batesiano), ganhando proteção contra predadores visualmente orientados. Em outros casos, espécies com diferentes graus de impalatabilidade formam anéis miméticos Müllerianos (Rettenmeyer, 1970), ou seja apresentam padrões cromáticos semelhantes.

No mimetismo Batesiano o mímico é favorecido por sua semelhança com o modelo aposemático, havendo perdas para o modelo e para o predador. Os mímicos devem ser mais raros que os modelos, pois acima de certas densidades a seleção age contra o modelo e mímicos, podendo gerar divergência de aparência. No mimetismo Mülleriano, os co-modelos beneficiam-se pela redução de mortalidade por erros (consumo de presas desagradáveis) do predador. Presumivelmente também beneficia o predador, pois reduz o trauma associado à erros, por facilitar o aprendizado dos sinais de advertência (Lea & Turner, 1972; Edmunds, 1974).

No mimetismo Batesiano a seleção dependente de freqüência é uma força seletiva importante, favorecendo o polimorfismo do mímico. Por outro lado, ela promove convergência e monomorfismo nos co-modelos de um complexo mimético Mülleriano (Ayala & Campbell, 1974). Seleção aposemática age contra formas raras, conduzindo espécies impalatáveis ao monomorfismo (Benson, 1972).

Borboletas muitas vezes exibem polimorfismo mimético Batesiano, ao passo que abelhas e vespas são mímicos Müllerianos e seus imitadores tendem a ser monomórficos (Ford, 1975).

Polimorfismo mimético batesiano

Mímicos batesianos estão sujeitos a seleção dependente de freqüência, onde suas densidades devem ser menores do que a dos modelos. Neste caso, quando há mais de um possível modelo aposemático a seleção natural favorece a divergência e posterior convergência com outros modelos como forma de es-

capar à seleção contra o aumento em densidade (Fig. 3). Esta é uma das razões da maioria dos exemplos de polimorfismos miméticos serem do tipo Batesiano.

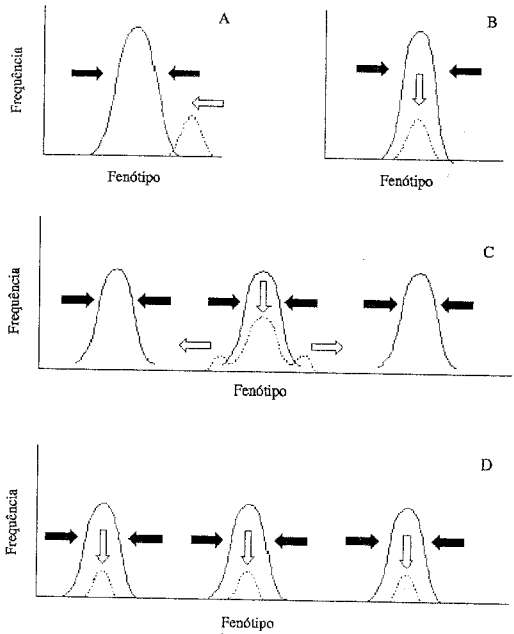

Fig. 3: (3A): Animais aposemáticos são selecionados para o monomorfismo (setas escuras). Quando uma espécie palatável (curva pontilhada) apresenta alguma característica semelhante à espécie aposemática, a seleção favorece a convergência (seta clara), levando a uma relação de mimetismo (3B), onde o mímico está sujeito à seleção dependente de freqüência (seta clara para baixo). O aumento na freqüência do mímico acarretará prejuízos para a relação mimética, aumentando as taxas de mortalidade das duas espécies; (3C): Nesta situação, quando existem na comunidade outras espécies aposemáticas que possam servir como modelos, a seleção favorece a divergência do mímico com posterior tendência à imitação de outros modelos; (3D): Exemplo de uma situação onde a seleção levou ao monomorfismo dos modelos (curvas contínuas) aposemáticos e ao polimorfismo mimético do tipo Batesiano do mímico original (curvas pontilhadas).

Papilio dardanus (Papilionidae) é um dos lepidópteros polimórficos mais conhecidos. Esta espécie, cuja larva alimenta-se de *Citrus* (Rutaceae), está restrita à região Etiópica, havendo oito raças ao longo de sua distribuição. Os machos sempre são preto e amarelo, diferenciando-se apenas em detalhes de raça para raça, com cauda nas asas posteriores, típica do gênero *Papilio*. As fêmeas, por sua vez, são polimórficas miméticas de vários modelos de borboletas aposemáticas e não apresentam a cauda (Sheppard, 1962).

A presença ou ausência de cauda é dada por um gene TT ou TN, e os padrões das diversas raças são dados por uma série de alelos múltiplos (Ford, 1975 e

referências). Nas raças *meriones* de Madagascar e *humbloti* das ilhas Comoras, as fêmeas são semelhantes aos machos. No entanto, nas raças continentais as fêmeas são altamente polimórficas. Só a raça *politrophus* tem 13 formas. Segundo Sheppard (1962), há 31 formas que podem ser agrupadas em 4 ou 5 raças.

Este polimorfismo de *P. dardanus* é interpretado como uma estratégia anti-predatória, pois as diferentes formas são mímicos Batesianos de outras espécies de borboletas simpátricas altamente impalatáveis.

Em *Hypolimnas misippus* (Nymphalidae) a fêmea é polimórfica e mímica batesiana de outros lepidópteros aposemáticos (Ford, 1975), ao passo que em *H. dubius* o polimorfismo mimético ocorre nos dois sexos (Ford, 1975; Vane-Wright *et al.*, 1977).

A variação de coloração em *H. misippus* tem como uma das principais forças seletivas o mimetismo, embora seleção apostática e talvez seleção sexual possam estar operando (Smith, 1976).

Dípteros da família Syrphidae exibem polimorfismos miméticos batesianos. Em *Eristalis tenax* o polimorfismo é obscurecido por fatores poligênicos e ambientais. O polimorfismo nesta espécie é atribuído ao polimorfismo do modelo *Apis mellifera* (Apidae). A semelhança de *E. tenax* com o seu modelo não é completa, pois formas melânicas são mímicos parciais de vespas, além de terem vantagens em termorregulação (Heal, 1982). Em *Eristalis arbustorium* o dimorfismo do padrão de cores de macho e fêmea têm suas bases genéticas e ambientais, assemelhando-se a abelhas e vespas, o que lhes confere proteção contra predação. Nesta espécie a termorregulação é outro fator que influencia o padrão de cor (Heal, 1981). Por sua vez o polimorfismo de *E. intricarius* representa mimetismo de diferentes espécies da mamangava *Bombus* (Heal, 1979b). Segundo Conn (1972), as 34 formas do Sirfídeo *Meredon equestris* correspondem a mímicos Batesianos de diferentes espécies de *Bombus*.

Também foram descritos casos interessantes de polimorfismos miméticos Batesianos para o Mantispídeo *Climaciella brunnea* que imita diferentes espécies de vespas (Opler, 1981) e para os hemípteros *Hyalymenus* spp. que imitam formigas (Oliveira, 1985), tratando apenas das bases ecológicas.

O ortoptero *Scaphura nigra* (Tettigoniidae) também é polimórfico, imitando diferentes espécies de vespas. Há o padrão "pompilídeo-azul", mímico de vespas do gênero *Pepsis* e *Anoplius*; o padrão "pompilídeo-marrom" mímico de vespas do gênero *Entypus*; e o padrão "polistes" (ocre e amarelo) mímico de vespa Polistinae (Del-Claro & Vasconcellos-Neto, 1992).

Polimorfismo mimético mülleriano

Polimorfismos em animais aposemáticos são mais raros porque seleção natural geralmente promove a convergência dos co-modelos. Neste caso a seleção também é dependente de freqüência e favorece o aumento de densidade das espécies envolvidas (Fig. 2). Entretanto, há alguns casos de polimorfismo mimético em insetos aposemáticos.

Zygaena ephialtes (Zygaenidae) é uma mariposa diurna com 4 formas, resultante da combinação do padrão de cor das asas, dado por dois locos: Rr e Pp. As cores são vermelha (R) ou amarela (r), contra um fundo preto das asas e abdômen. Os padrões são dados por: forma *peucedanóide* (P), de asas anteriores com pintas e posteriores coloridas; forma *ephialtóide* (p), de asas anteriores e posteriores com pintas (Bovey, 1966).

As diferentes formas de *Zygaena ephialtes* compõem, ao longo de sua distribuição, desde populações monomórficas até populações polimórficas para os 4 padrões, os quais representam associações miméticas Müllerianas com outras espécies de mariposas impalatáveis. Há tipicamente 2 complexos miméticos: *phegea*, que é amarelo e preto, sendo que *Z. ephialtes* é co-modelo de espécies de mariposas do gênero *Amata* (Ctenuchidae), e o complexo *filipendulae* (complexo vermelho e preto), onde *Z. ephialtes* é co-modelo de outras espécies de *Zygaena* (Turner, 1971; Sbordoni *et al.*, 1979).

Borboletas das subfamílias Ithomiinae e Heliconiinae (Nymphalidae) são exemplos clássicos de espécies pertencentes a anéis miméticos Müllerianos. As diversas espécies e subespécies constituem clines ao longo de sua distribuição na região Neotropical. Brown (1979) apresenta em sua tese estudos bastante amplos destas espécies de borboleta, envolvendo distribuição geográfica, especiação e evolução, além de excelente revisão bibliográfica. As diferentes formas evoluíram em áreas de refúgios quaternários, formando anéis miméticos.

Heliconius melpomene e *H. erato* são espécies cuja genética ecológica vem sendo estudada por diversos autores (Turner, 1971; Emsley, 1964). Estas duas espécies são polimórficas e formam pares miméticos Müllerianos e anéis com outras espécies ao longo de sua distribuição. Estas raças evoluíram em diferentes áreas que poderiam ter sido refúgios no Quaternário (Brown, 1979; Sheppard *et al.*, 1985), ou diferentes comunidades biológicas. Benson (1982) relaciona estes padrões geográficos a fatores ecológicos. Hoje existem áreas de contato e hibridização entre raças adjacentes. Sheppard *et al.* (1985) realizaram estudos detalhados sobre a genética ecológica e o processo evolutivo do polimorfismo mimético Mülleriano de *H. melponune* e *H. erato*.

Heliconius telesiphe e *Podotricha telesiphe* (Nymphalidae) são outros exemplos de polimorfismo mimético provavelmente Mülleriano. Nestas duas espécies, diferentes formas formam pares miméticos na maior parte de suas

áreas de distribuição. *P. telesiphe* parece fracamente impalatável, podendo funcionar como mímico Batesiano (Vane-Wright *et al.*, 1975).

Heliconius numata, embora pertença ao anel mimético Mülleriano "padrão tigre " (preto e laranja), apresenta polimorfismo cromático que é caracterizado por conjuntos de manchas e rearranjos nos padrões de cor. As diferentes formas assemelham-se a diferentes espécies de Ithomiinae que ocorrem em abundâncias diferentes no tempo e no espaço. O polimorfismo de H. numata deve ter surgido e ter sido mantido principalmente pela heterogeneidade temporal e espacial dos modelos (Brown & Benson, 1974; Sheppard *et al.*, 1985).

Duas outras espécies de borboletas, *Danaus chrysippus* e *Acraea encedon* (Nymphalidae), são exemplos de associação mimética e polimórfica do tipo Mülleriano. Cada uma destas espécies apresenta 4 formas miméticas, porém em algumas regiões da África esta associação mimética é quebrada, onde populações de *A. encedon* apresentam formas não miméticas. Nestas áreas *Danaus chrysippus* também é pouco utilizada como modelo por mímicos potenciais. Provavelmente, *D. chrysippus* apresenta impalatabilidade variável ao longo de sua distribuição, sendo pouco utilizada como modelo nas áreas onde seja mais palatável. Esta borboleta é mais polimórfica em locais com maior número de espécies mímicas Batesianas. De posse destes dados, Owen (1970) sugere que o polimorfismo de modelos pode ser gerado em áreas onde haja sobrecarga de imitadores Batesianos, e que este polimorfismo também é afetado pelo espectro de impalatabilidade do modelo ao longo de sua distribuição geográfica.

Mamangavas do gênero *Bombus* (Apidae) são consideradas aposemáticas, havendo convergência de padrão de coloração entre espécies simpátricas e formação de anéis miméticos Müllerianos. *Bombus rufocinctus* tem duas formas, uma pertencente ao anel vermelho e amarelo, outra ao preto, que imitam *B. tenarius* e *B. vagans*, respectivamente. Estas duas espécies, de diferentes anéis, emergem mais cedo que *B. rufocinetus* da hibernação. Este polimorfismo parece ter sido selecionado pela heterogeneidade de modelos nas áreas ocupadas por *B. rufocinetus* (Plowright & Owen, 1980).

Segundo Brakefield (1985), o polimorfismo de *Adalia bipunctata* e *A. decempunctata* (Coccinelidae, Coleoptera) não representa apenas melanismo termal, mas também um polimorfismo mimético Mülleriano com outros besouros ao longo de sua distribuição.

O besouro *Chelymorpha cribraria* (Cassidinae, Chrysomelidae) é polimórfica na região de Campinas, São Paulo. Esta população possui seis "supergenes" que combinados produzem 21 genótipos e oito fenótipos. Destes fenótipos 6 padrões distintos de coloração podem ser identificados os quais formam associações miméticas com outras espécies de Chrysomelidae e Coccinelidae simpátricas. Os diferentes padrões de *C. cribraria* pertencem a seis anéis miméticos Müllerianos. Os indivíduos destas espécies de Coleoptera ou são de impa-

latabilidade moderada ou são altamente impalatáveis. O polimorfismo parece ter sido selecionado por predadores visualmente orientados, aliado a uma série de condições como: baixa densidade da presa, impalatabilidade moderada, e heterogeneidade espacial de modelos aposemáticos (Vasconcellos-Neto, 1987; 1988).

Polimorfismo em animais aposemáticos

Alguns insetos aposemáticos exibem polimorfismo cromático, não do tipo mimético.

A joaninha asiática *Harmonia axyridis* (Coccinelidae) apresenta variações no padrão de cor, determinadas por 5 alelos de um único gene (Tan, 1946). Há variações temporais e espaciais nas freqüências das diferentes formas, não se sabendo exatamente as causas da origem e manutenção deste polimorfismo, embora este seja resultado de seleção natural (Komai, 1954).

A mariposa *Panaxia dominula* (Arctiidae) é polimórfica para o gene *medionigra* (heterozigota) em Cothill, e no restante das áreas de sua distribuição é monomórfica. A freqüência de *medionigra* variou ao longo de diversos anos (1939 a 1972), mostrando aumentos e declínios do valor seletivo deste gene devido a variações nas condições ambientais. Preferência de acasalamento por *medionigra* e a eliminação diferencial de larvas deste padrão podem ajudar a explicar o polimorfismo balanceado nesta espécie. O polimorfismo é produzido por um gene com dois alelos, havendo a forma comum homozigota (*dominula*), a forma rara homozigota (*bimaculata*) e a forma heterozigota (*medionigra*) (Ford, 1975 e referências). Neste caso também faltam informações detalhadas que expliquem este polimorfismo cromático.

O polimorfismo da mariposa *Callimorpha quadripunctaria* (Arctiidae) ocorre nas áreas periféricas de sua distribuição, onde provavelmente há relaxamento da pressão seletiva visual, estabilizadora da coloração de advertência. Nestas áreas há evidências de que a seleção climática possa agir de modo seletivo sobre as diferentes formas. Nas regiões mais frias, a mariposa adulta tem seu comportamento de vôo alterado, ficando menos exposta à predação quando comparada com áreas mais quentes, onde a população é monomórfica e voa em horários de atividade de pássaros predadores (Brakefield & Liebert, 1985).

Polimorfismo em animais com coloração de advertência poderia ser resultado de um balanço entre forças antagônicas como seleção apostática e seleção para aposematismo (Thompson, 1984; Greenwood *et al.*, 1981).

Referências bibliográficas

Alcock, J. 1973. Bird avoidance of distasteful food. *The American Midland Naturalist* 89:307-313.

Allen, J.A. & Clarke, B. 1968. Evidence for apostatic selection by wild passarines. *Nature* 220:501-502.

Arnold, D.A. & Crocker, J. 1967. *Arctosa perita* (Latr.) from colliery spoil heaps in Warwickshire and Leiscestershire. *Bulletin of British Spider Study Group* 35:7-8.

Ayala, F.J. & Campbell, C.A. 1974. Frequency dependent selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 115-138.

Barrows, E.M.; Acquavella, A.P.; Weinstein, P.J.S. & Nosal, R.E. 1980. Response to novel food in captive, juvenile mockingbirds. *Wilson Bulletin* 92:399-402.

Bengtson, S.A. & Hagen, R. 1977. Polymorphism in the two spot ladybird *Adalia bipunctata* in western Norway. *Oikos* 26: 328-331.

Benhan, B.R.; Lonsdale, D. & Muggleton, J. 1974. Is polymorphism in two spot ladybird an example of non industrial melanism? *Nature* 249:179-180.

Benson, W.W. 1972. Natural selection for Mullerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. *Science* 176:936-939.

Benson W.W. 1982. Alternative models for infrageneric diversification in the humid tropics: tests with passion vine butterflies. In: Prance, G.T. (ed.) *Biological diversification in the tropics.* Columbia University Press, New York. PP. 608-640.

Bishop, J.A. & Cook, L.M. 1980. Industrial melanism and the urban environment. *Advances in Ecological Research* 11:373-404.

Bishop, J.A.; Cook, L.M.; Muggleton, J. & Seaward, M.R.D. 1975. Moths, lichens and air pollution along a transect from Manchester to North Wales. *Journal of Applied Evolution* 12: 83-98.

Bishop, J.A.; Cook, L.M. & Muggleton, J. 1978a. The response of two species of moths to industrialization in northwest England. I. Polymorphism for melanism. *Philosophical Transactions.of Royal Society of London B.* 281:489-515.

Bishop, J.A.; Cook, L.M. & Muggleton, J. 1978b. The response of two species of moths to industrialization in northwest England. II. Relative fitness of morphs and population size. *Philosophical Transactions of Royal Society of London B.* 281:517-542.

Bovey, P. 1966. Le probleme des forms orange chez *Zygaena ephialtes*. Revue Suisse Zool. 73: 193-218.

Bowdish, T.I. & Bultman, T.L. 1993. Visual cues used by mantids in Learning aversion to aposematically colored prey. *The American Midland Naturalist* 129(2):215-222.

Boyden, T.C. 1976. Butterfly palatability and mimicry: experiments with *Ameiva* lizards. *Evolution* 30:73-81.

Brakefield, P.M. 1985. Polymorphic Mullerian mimicry and interactions with thermal melanism in ladybird and soldier beetle: a hipothesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 26:243-267.

Brakefield P.M. & Liebert, T.C. 1985. Studies of color polymorphism in some marginal populations of the aposematic jersey tiger moth *Callimorpha quadripunctaria. Biological Journal of the Linnean Society* 26:243-267.

Brandon, R.A.; Labanick, C.M. & Huheey, J.E. 1979. Relative palatability, defensive behavior, and mimetic relationship of red salamanders (*Pseudotriton montanus*), and red efts (*Notophthalmus viridescens*). *Herpetologica* 35:988-994.

Brodie, E.D., Jr.; Nowak, R.T. & Harvey, W.R. 1979. The effectiveness of antipredator secretions and behavior of selected salamanders against shrews. *Copeia* 1979:270-274.

Brower, L.P. & Brower, J.V.Z. 1964. Birds, butterflies, and plant poisons: a study in ecological chemistry. *Zoologica* 49(3):137-158.

Brown, K.S., Jr. 1979. *Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais*. Tese Conc. Livre Docência, Campinas, SP. pp. 265.

Brown, K.S., Jr. 1988. Mimicry, aposematism and crypsis in neotropical lepidoptera: the importance of dual signals. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 113(1):83-101.

Brown, K.S., Jr. & Benson, W.W. 1974. Adaptative polymorphism associated with multiple Mullerian mimicry in *Heliconius numata* (Lep., Nymph.). *Biotropica* 6:205-228.

Cain, A.J. & Sheppard, P.M. 1954. Natural selection in *Cepae*. *Genetics* 39:89-116.

Chandra, S. & Williams, G. 1983. Frequency-dependent selection in the grazing behaviour of the desert locust Schistocera gregarai. *Ecological Entomology* 8:13-21.

Clarke, B. 1960. Divergent effects of antural selection in mixed populations of two polymorphic snails. *Heredity* 24:347-352.

Clarke, B. 1962a. Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species. In: Nichols, D (ed.) *Taxonomy and geography*. Syst. Ass. Publ. 4, Oxford.

Clarke, B. 1962b. Natural selection in mixed populations of two polymorphic snails. *Heredity* 17:319-345.

Clarke, B. 1969. The evidence for apostatic selection. *Heredity* 24:347-352.

Colton, T.F. 1987. Extending functional response models to include a second prey type: an experimental test. *Ecology* 68: 900-912

Conn, D.L.T. 1972. The genetics of mimetic colour polymorphism in the large narcissus bulb fly, *Merodon equestris* Fab. (Diptera: Syphidae). *Philosophical Transactions of Royal Society of London* 264:353-402.

Coppinger, R.P. 1970. The effect of experience and novelty on avian feeding behavior with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. II. Reaction of naive birds to novel insects. *The American Naturalist* 106-323-334.

Cothran, M.L. & Thorp, J.H. 1985. Test of prey preference and switching behaviour of the dragonfly *Celithemis fasciata*. *Oikos* 44:350-355.

Cott, H.B. 1940. *Adaptative coloration in animals*. Methuen & Co. Ltd., London. 508 p.

Creed, E. R. 1974. Two spot ladybird as indicators of intense local air pollution. *Nature* 249: 390-392.

Davies, N.B. & Green, R.E. 1976. The development and ecological significance of feeding techniques in the rred warbler (*Acrocephalus scirpaceus*). *Animal Behaviour* 24:213-229.

Dawkins, M. 1971. Perceptual chances in chicks: another look at the 'search image' concept. *Animal Behaviour* 19:566-574.

Del-Claro, K. & Vasconcellos-Neto, J. 1992. Os padrões de coloração animal: exemplos na Serra do Japi. In: L.P.C. Morellato (ed.). História Natural da Serra do Japi - Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Ed. Unicamp, Campinas - SP. Brasil.

Dukas, R. & Ellner, S. 1993. Information processing and prey detection. *Ecology* (TEMPE) 74(5):1337-1346.

Edmunds, M. 1974. *Defense in animals*. Longman, Essex.

Emsley, M.G. 1964. The geographical distribution of the color-pattern components of *Heliconius erato* and *Heliconius melpomene* with genetical evidence for systematic relationships between the two species. *Zoologica* 49:254-286.

Endler, J.A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology* 11:319-364.

Endler, J.A. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34:76-91.

Endler, J.A. 1982. Convergence and divergence effects of natural selection on color patterns in two fish faunas . *Evolution* 36(1): 178-188.

Endler, J.A. 1985. Natural and sexual selection on color patterns im poiciliid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 9:173-190.

Engen, S.; Jarvi, T. & Wiklund, C. 1986. The evolution of aposematic coloration by individual selection: a life-span survival model. *Oikos* 46:397-403.

Eterovick, P.C.; Figueira, J.E.C. & Vasconcellos-Neto, J. 1997. Cryptic coloration and choice of escape microhabitats by grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) *Biological Journal of Linnean Society* 61(4):485-499.

Figueira J.E.C.; Bedê, L.C.; Souza, A.L.T. & Prado, P.I.K.L. 1993. The morphological space of a Brasilian cerrado moth community. *Ciência e Cultura* 45(2):112-115.

Fisher, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon, Oxford.

Fisher, R.A. 1958. *The genetical theory of natural selection*. 2nd rev. ed., Dover Publications, Inc., New York. xiv+291 pp.

Ford, E.B. 1975. *Ecological Genetics*. Chapman & Hall, London. 442 pp.

Freeman, T.N. 1958. The distribution of Artic and Subartic butterflies. *Proceedings of 10th Congress of Entomology* 1:659-672.

Gendron, R.P. & Staddon, J.E.R. 1983. Searching for cryptic prey: The effect of search rate. *The Americam Naturalist* 121(2):172-186.

Gibson, D.O. 1980. The role of escape in mimicry and polymorphism: I. The response of captive birds to artificial prey. *Biological Journal of Linnean Society* 14:201-214.

Gittleman, J.L. & Harvey, P.H. 1980. Why are distasteful prey not cryptic? *Nature (Lond.)* 286:149-150.

Gittleman, J.L.; Harvey, P.H. & Greenwood, P.J. 1980. The evolution of conspicuous coloration: some experiments in bad taste. *Animal Behaviour* 28:879-899.

Goss-Custard, J.D. 1977. Optimal foraging and the size selection of worms by redshank, *Tringa totanus*, in the field. *Animal Behaviour* 25:10-29.

Greeenwood, J.J.D. 1969. Apostatic selection and population density. *Heredity* 24:157-161.

Greenwood, J.J.D., Wood, E.M. & Batchelor, S. 1981. Apostatic selection of distasteful prey. *Heredity* 47:27-34.

Greenwood, J.J.D. 1984. The functional basis of frequency-dependent predation. *Biological Journal of Linnean Society* 23:177-199.

Guerrazzi, M.Z. & Benson, W.W. 1985. Associação entre palatabilidade e resistência a danos mecânicos em borboletas. Resumos do XII Congresso Brasileiro de Zoologia 156-157.

Guilford, T.C. & Dawkins, M.S. 1987. Search images not proven: a reappraisal of recent evidence. *Animal Behaviour* 35:1838-1845.

Hagen, D.W.; Moodie, G.E.E. & Moodie, P.F. 1980. Polymorphism for breeding colors in *Gasterosteus aculeatus*. II. Reproductive success as a result of convergence for a threat display. *Evolution* 34:1050-1059.

Haldane, J.B.S. 1955. On the biochemistry of heterosis, and the stabilization of polymorphism. *Proceedings of Royal Society of London B.* 144:217-220.

Harvey, P.H. 1983. Why do some insects look pretty nasty? *New Scientist* 97:26-27.

Harvey, P.H. & Greenwood, P.J. 1978. Anti-predator defense strategies: some evolutionary problems. pp.129-151. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). *Behavioural ecology: an evolutionary approach.* Blackwell, Oxford.

Heal, J.R. 1979. Colour patterns of Syrphidae: II. *Eristalis intrincarius. Heredity* 43:229-238.

Heal, J.R. 1981. Colour patterns of Syrphidae: III. Sexual dimorphism in *Eristalis arbustorum. Ecological Entomologist* 6:119-127.

Heal, J.R. 1982. Colour patterns of Syrphidae. IV. Mimicry and variation in natural populations of *Eristalis tenax. Heredity* 49:95-109.

Herrera, C.M. 1985. Aposematic insects as six-legged fruits: incidental short-circuiting of teir defense by frugivorous birds. *The American Naturalist* 126:286-293.

Hoffman, R.J. 1978. Environmental uncertainty and evolution of physiological adaptation in *Colias* butterflies. *The American Naturalist* 112:999-1015

Horsley, D.T.; Lynch, B.M.; Greenwood, J.J.D.; Hardman, B. & Mosely, S. 1979. Frequency dependent selection by birds when the density of prey is high. *Journal of Animal Ecology* 48:483-490.

Jarvi, T.; Sillén-Tullberg, B. & Wiklund, C. 1981. The cost of being aposematic: an experimental study of predation on larvae of *Papilio machaon* by the great tit *Parus major. Oikos* 36:267-272.

Johki, Y. & Hiduka, T. 1974. Function of the warning coloration in larvae of a diurnal moth, Payeria sinica, Moore (Lepidoptera: Zygaenidae). *Applied Entomology and Zoology* 14: 164-172.

Kettlewell, H.B.D. 1955. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity* 9: 323-342.

Kettlewell, H.B.D. 1961a. The phenomenon of industrial melanism in the Lepidoptera. *Annual Review of Entomologist* 6:245-262.

Kettlewell, H.B.D. 1961b. Geographical melanism in the lepidoptera of Shetland. *Heredity* 16:393-402.

Komai, T. 1954. An actual instance of microevolution observed in an insect population. *Proceedings of Japan Academy* 30:970-975.

Lea, R.G. & Turner, J.R.C. 1972. Experiments on mimicry: II. The effect of a Batesian mimic on its model. *Behaviour* 38:131-151.

Lees, D.R. 1971. The distributions of melanism in the pale brindled beauty moth *Phigalia pedaria*, in Great Britain. In: Creed, E.R. *Ecological genetics and Evolution*. pp.152-174, Blackwell, Oxford.

Lees, D.R. & Creed, E.R. 1975. Industrial melanism in *Biston betularia*: the role of selective predation. *Journal of Animal Ecology* 44:67-83.

Lees, D.R.; Creed, E.R. & Duckett, J.G. 1973. Atmospheric pollution and industrial melanism. *Heredity* 30:227-232.

Li, C.C. 1962. On "reflexive selection". *Science* 136: 1055-1056.

Mackie, D.W. 1960. Ostearius melanopygius (O.P.C.). *Bulletin of British Spider Study Group* 8:3-4.

Mackie D.W. 1964. A melanic form of Salticus scenicus (Clerck). *Bulletin of British Spider Study Group* 24:4.

Mackie D.W. 1965. An enquiry into the habits of Drapetisca socialis (Sund.). *Bulletin of British Spider Study Group* 27:4-6.

Majerus, M.E.N. 1981. The inheritance and maintenance of the melanic form nigrescens of *Pachynemia hippocastanaria* (Lepidoptera: Ennominae). *Ecological Entomologist* 6:417-422.

Mathews, C.K. 1977. Signal based frequency dependent defense strategies and the evolution of mimicry. *The American Naturalist* 111:213-222.

Meyer, A. 1986. Changes in behavior with increasing experience with a novel prey in fry of Central American cichlid, *Cichlasoma managuense* (Teleostei: Cichlidae). *Behaviour* 98:145-167.

Moment, O.B. 1962. Reflexive selection: a possible answer to an old puzzle. *Science* 136:262-263.

Moodie, G.E.E. 1972. Predation, natural selection and adaptation in an unusual threespine stickleback. *Heredity* 28:155-167.

Mostler, G. 1935. Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry. *Z. Morph. Oekol. Tiere* 29:381-454.

Oliveira, P.S. 1985. On the mimetic association between nymphs of *Hyalymenus* spp. (Hemiptera: Alydidae) and ants. *Zoological Journal of Linnean Society* 83:371-384.

Opler, P.A. 1981. Polymorphic mimicry of polistine wasps by neotropical neuropteran. *Biotropica* 13:165-176.

Owen, D.F. 1961. Industrial melanism in North American moths. *The American Naturalist* 95:227-233.

Owen, D.F. 1962. Parallel evolution in European and North American populations of a geometrid moth. *Nature* 195:830.

Owen, D.F. 1963. Polymorphism and population density in the african snail *Limicolaria martensiana*. *Science* 140: 617.

Owen, D.F. 1965a. Density effects in polymorphic land snails. *Heredity* 20:312-315.

Owen, D.F. 1965b. A population study of equatorial land snail, *Limicolaria martensiana* (Achantinidae). *Proceedings of Zoological Society of London* 144:361-381.

Owen, D.F. 1966. *Animal Ecology in Tropical Africa*. San Francisco, W.H. Freeman.

Owen, D.F. & Weigert, R.G. 1962. Balanced polymorphism in the meadow spittlebug, *Philaenus spumarius*. *The American Naturalist* 96:353-359.

Owen, D.F. 1970. Mimetic polymorphism and the palatability spectrum. *Oikos* 21:333-336.

Papageorgis, C. 1975. Mimicry in Neotropical butterflies. *American Scientist* 63:522-532.

Plaisted, K.C. & Mackintosh, N.J. 1995. Visual search for cryptic stimuli in pigeons: implications for the search image and search rate hypotheses. *Animal Behavior* 50:1219-1232.

Plowright, R.C. & Owen, R.E. 1980. The evolutionary significance of bumble bee color patterns: a mimetic interpretation. *Evolution* 34:622-637.

Popescu, C. 1979. Natural selection in the industrial melanic psocid *Mesopsocus unipunctatus* (Mull.) (Insecta: Psocoptera) in nothern England. *Heredity*, 42(2):133-142.

Popescu, C.; Broadhead, E & Shorrocks, B. 1978. Industrial melanism in *Mesopsocus unipunctatus* (Mull.) (Psocoptera) in northern England. *Ecological Entomologist* 3:209-219.

Popham, E.J. 1941. The variation in the color of certain species of *Arctocoisa* (Hemiptera: Corixidae) and its significance. *Proceedings of Zoological Society of London A*. 111:135-172.

Popham, E.J. 1942. Further experimental studies on the selective action of predators. *Proceedings of Zoological Society of London A. 1*12:105-117.

Poulton E.B. 1884. Notes upon, or suggested by, the colours, markings and protective attitudes of certain lepidopterous larvae and pupae, and of a phytophagous hymenopterous larva. *Transactions of the Entomological Society of London* (1884):27-60.

Rand, A.S. 1967. Predator prey interactions and evolution of aspect diversity. *Atas do Simpósio Sobre a Biota Amazônica* 55:73-83.

Ricklefs, R.E. & O'Rourke, K. 1975. Aspect diversity in moths: a temperate-tropical comparison. *Evolution* 29:313-324.

Rettenmeyer, C.W. 1970. Insect mimicry. *Annual Review of Entomology* 15:43-74.

Roland, J. 1978. Variation in spectral reflectance of alpine and artic *Colias* (Lepidoptera: Pleridae). *Canadian Journal of Zoology* 56:1447-1453.

Roland, J. 1982. Melanism and activity of Alpine *Colias* (Lepidoptera: Pieridae). *Oecologia (Berl.)* 53:214-221.

Rothschild, M. & Kellett, D. 1972. Reations of various predators to insects storing heart poisons. *Journal of Entomology* A 46:103-110.

Rothschild, M. & Lane, C. 1960. Warning and alarm signals by birds seizing aposematic insects. *Ibis* 102:328-330.

Rothschild, M. & Ford, E.B. 1968. Warning signals from a starling (*Sturnus vulgaris*) observing a bird rejecting impalatable prey. *Ibis* 110:104-105.

Sargent, T.D. 1971. Melanism in *Phigalia titea* Cramer (Lepidoptera: Geometridae). *Journal of New York Entomological Society* 79:122-129.

Sbordoni, V.; Bullini, L.; Scarpelli, G. Forestiero, S & Rampini, M.1979. Mimicry in the burnet moth *Zygaena ephialtes*: population studies and evidence of a Batesian Mullerian situation. *Ecological Entomology* 4:83-93.

Scalli, V. & Creed, E.R. 1975. The influence of climate on melanism in the two spot ladybird, *Adalia bipunctata*, in central Italy. *Transations of Royal Entomological Society of London* 127:163-169.

Sheppard, P.M. 1962. Some aspects of geography, genetics and taxonomy of a butterfly. In: Kennedy, J.S. (ed.) *Insect polymorphism*. pp. 20-29. Symposia of Royal Entomological Society of London. 1.

Sheppard, P.M.; Turner, J.R.G.; Brown, K.S., Jr.; Benson, W.W. & Singer, M.C. 1985. Genetics and the evolution of Mullerian mimicry in *Heliconius* butterflies. *Philosophical Transactions of Royal Entomological Society of London* 308:433-613.

Sherratt, T.N. & Harvey, I.F. 1993. Frequency-dependent food selection by arthopods: a review. *Biological Journal of Linnean Society* 48:167-186.

Shettleworth, S.J. 1972. The role of novelty in learned avoidance of unpalatable "prey" by domestic chicks (*Gallus gallus*). *Animal Behaviour* 20:29-35.

Sillén-Tullberg, B. 1985. Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia* 67:411-415.

Sillén-Tullberg, B.; Wiklund, C. & Jarvi, T. 1982. Aposematic coloration in adults and larvae of *Lygaeus equestris* and its bearing on Müllerian mimicry: an experimental study on predation on living bugs by the great tit *Parus major* . *Oikos* 39:131-136.

Smith, D.A.S. 1971. Polymorphism and population density in *Donax rugosus* (Lamellibranchiata: Donacidae). *Journal of Zoology* 164:429-442.

Smith, J.N.M. 1974. The food searching behaviour of two European thrushes. II. The adaptiveness of the search patterns. *Behaviour* 49:1-61.

Smith, D.A.S. 1976. Phenotypic diversity, mimicry and natural selection in the african butterfly Hypolimnas misippus L. (Lepdoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of Linnean Society* 8:183-204.

Stiles, E.W. 1979. Evolution of color patterns and pubescence characteristics in male bumblebees: automimicry vs. thermoregulation. *Evolution* 33:941-957.

Steward, R.C. 1976. Experiments on resting side selection by typical and melanic forms of the moth *Allophyes oxyacantae* (Caradrinidae). *Journal of Zoology Lond.* 176:107-115.

Steward R.C. 1977. Melanism and seletive predation in three species of moth. *Journal of Animal Ecology 46*:483-496.

Tan, C.C. 1946. Mosaic dominance in the inheritance of color-patterns in the ladybird beetle Harmonia axyridis. *Genetics* 31:195-210.

Thompson, V. 1984. Polymorphism under apostatic and aposematic selection. *Heredity* 53(3): 677-686.

Tinbergen, L. 1960. The natural control of insects in pine woods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Arch. Néerl. Zool. 13*:265-343.

Turner, J.R.G. 1971. Two thousand generations of hybridization in a *Heliconius* butterfly. *Evolution* 25:471-482.

Turner, J.R.G. 1975. A tale of two butterflies. *Natural History* 84:28-37.

Vane-Wright, R.I.; Ackery, P.R. & Smiles, R.L. 1975. The distribution and mimicry of Heliconius telesiphe (Doubleday) and three species of Podotricha Michener (Lepidoptera: Heliconiinae). *Transactions of Royal Entomological Society of London* 126:611-636.

Vane-Wright, R.I.; Ackery, P.R. & Smiles, R.L. 1977. The polimorphism, mimicry, and host plant relationships of Hypolimnas butterflies. *Biological Journal of Linnean Society* 9:285-295.

Vasconcellos-Neto, J. 1987. Genética Ecológica de *Chelymorpha cribaria* F. 1775 (Cassidinae, Chrysomelidae). Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP. 254 pp.

Vasconcellos-Neto, J. 1988. Genetics of *Chelymorpha cribraria*, Cassidinae: colour patterns and their ecological meanings. pp-215-230. In: P. Jolivet, E. Petitpierre and T. H. Hsiao (eds.). *Biology of Chrysomelidae*. Klwer Academic Publishers, Dordrecht Holland.

Vasconcellos-Neto, J. & Lewinsohn, T.M. 1984. Discrimination and release of impalatable butterflies by Nephila clavipes, a Neotropical orb-weaving spider. *Ecological Entomology* 9:337-344.

Watt, W.B. 1969. Adaptive significance of pigment polymorphism in Colias butterflies. II. Thermorregulation and photoperiodically controlled melanin variation in *Colias eurytheme. Proceedings of Natural Academy of Science* 63:767-774.

Wickler, W. 1968. *Mimicry in plants and animals.* World University Library, London.

Wiklund, C. 1975. Pupal color polymorphism in *Papilio machon* L. and survival in the field of cryptic versus non-cryptic pupae. *Transactions of Royal Entomological Society of London* 127:73-84.

Wiklund, C. & Jarvi, T. 1982. Survival of distasteful insects after being attacked by naive birds; a reappraisal of the theory of aposematic coloration evolving through individual selection. *Evolution 36*: 998-1002.

Wiklund, C. & Sillén-Tullberg, B. 1985. Why distasteful butterflies have aposematic larvae and adults, but criptic pupae: evidence from predation experiments on monarch and European Swallowtail. *Evolution* 39:1155-1158.

Endereço

JOÃO VASCONCELLOS - NETO
MARCELO DE OLIVEIRA GONZAGA
Departamento de Zoologia, IB,UNICAMP, CP 6109, Campinas-SP, Brasil
CEP 13083-970.
e-mail: mgonzaga@unicamp.br