

JOKO VASCONCELLOS-NETO

GENÉTICA ECOLÓGICA DE *Chelymorpha cribraria*
F. 1775 (Cassidinae, Chrysomelidae)

Tese de Doutorado em Ciências Biológicas
Ecologia

Instituto de Biologia - UNICAMP
26 de junho de 1987

Este exemplar corresponde a redação final da Tese
defendida pelo candidato João Vasconcellos Neto e
aprovada pela comissão julgadora.
Woodruff W. Benson
26 de junho de 1987

GENÉTICA ECOLÓGICA DE *Chelymorpha cribraria* F. 1775
(Cassidinae, Chrysomelidae).

João Vasconcellos Neto

Tese apresentada ao Curso de
Pós-Graduação em Ecologia,
Instituto de Biologia,
UNICAMP, para obtenção do
Título de Doutor em Ciências
Biológicas, área de
Ecologia.

Orientador: Woodruff Whitman Benson

Campinas, SP

1987

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Ao meu filho João Henrique pela
pureza de seus sentimentos, ao meu
pai pela sua simplicidade, e ao meu
avo Tomas, que com seus 93 anos de
idade, ainda tem muito amor à vida !

AGRADECIMENTOS

Sou grato ao Dr. Woodruff Whitman Benson pela sua orientação e apoio; aos membros da Pré-banca Profs. Drs. Pierre Jolivet, Ivan Sazima, Miguel Petreri Jr., Aquiles Eugénico Piedrabuena e Keith S. Brown Jr., pelos comentários e sugestões sobre o manuscrito; aos membros da Banca Examinadora; ao Prof. Dr. Zundir José Buzzi pela identificação das espécies de Cassidinae; ao Prof. Dr. Luis Otávio Marcondes Machado pelo empréstimo de pássaros para alguns ensaios sobre palatabilidade de presas; aos funcionários Carlos Eduardo Pilleggi de Souza e Telma Elita Sebastiana Pedro Cândido e à estagiária Regina H. Hespanhol pelo apoio técnico na criação dos besouros; a Lúcia M. Paleari pela ajuda na manutenção dos besouros durante o período de férias e discussão durante o trabalho; à Sra. Esmeralda Zanchetta Borghi pelo auxílio na preparação dos desenhos; à Granja ITO por oferecer pintinhos para testes experimentais; aos funcionários Antônio Lopes de Souza Filho e Joaquim Zacarias Pinto pela preparação e encadernação de cópias da Tese.

Sou especialmente grato à Família D'Anqieri, Sr. Nelson e Dona Odila e filhos Alessandro e Rossano, que tão gentilmente me receberam em sua casa, onde, além de tomar um cafezinho com bolo, pude realizar a série de experimentos com Cracidae, Tinamidae e outras aves.

Agradeço especialmente ainda ao Gilson Paulo Manfio e Maeve Brito de Mello pela datilografia e diagramação da Tese, e ao amigo Thomas Michael Lewinsohn pelo apoio e montagem de fotografia; e aos amigos que me apoiaram. Finalmente, agradeço minha Família, Marina e João Henrique, pela compreensão e apoio nas horas difíceis.

INDICE

I. INTRODUÇÃO

1. Genética Ecológica	1
1. Genética Ecológica e Polimorfismo	1
2. Predação e Polimorfismo	3
3. Seleção Apostática	7
4. Polimorfismo para Camuflagem	12
5. Melanismo	15
6. Polimorfismo Mimético	
1. Mimetismo	17
2. Polimorfismo Mimético Batesiano	20
3. Polimorfismo Mimético Mulleriano	23
7. Polimorfismo em Animais Aposemáticos	26
2. Subfamília Cassidinae	28
3. Objetivos	31

II. MATERIAIS E MÉTODOS

1. Definição do Trabalho	33
2. Procedimento para Estudos Genéticos	34
3. Dados Biológicos	37
4. Experimentos de Palatabilidade e Mimetismo	39
1. Experimento com Aranhas	39
2. Experimento com Aves	41
1. Experimentos com Phagjanidae	41
1. Experimentos com <i>Gallus gallus</i>	46
2. Experimentos com Falsão	49

2. Experimentos com Cracidae e Tinamidae	49
1. Experimentos com Cracidae	50
2. Experimentos com Tinamidae	51
3. Experimentos com Eurypyqidae	52

III. RESULTADOS

1. Aspectos Sistemáticos	53
1. Padrão <i>cribraria</i>	57
2. Padrão <i>alternans</i>	58
3. Padrão <i>multiquittata</i>	58
4. Padrão <i>ruficeps</i>	59
5. Padrão <i>rufipennis</i>	59
6. Padrões Cromáticos Próximos	60
7. Padrão <i>cinctipennis</i>	61
8. Padrão <i>inclusa</i>	61
9. Outros Padrões	62
10. Prováveis Sinónimos	63
2. Estudos Genéticos de <i>Chelymorpha cribraria</i>	65
1. Genética dos Diferentes Padrões	65
2. Outras Diferenças	119
3. História Natural	134
2. Frequência no Campo	135
4. Experimentos de Palatabilidade e Mimetismo	143
1. Experimentos com aranhas	143
1. <i>Argiope argentata</i>	143
2. <i>Nephila clavipes</i>	144
2. Experimentos de Predação com Aves	145

1. Testes Preliminares	145
2. Experimento Preliminar com <i>Callus gallus</i>	147
3. Experimento com <i>C. gallus</i> de 15 Dias	147
4. Experimento de Predação de <i>Epilachna cacica</i>	149
5. Experimentos com Cassidíneas do Padrão Laranja ..	151
6. 5º Experimento com <i>C. gallus</i>	154
7. Experimento com <i>Phasianus cholchicus</i>	156
3. Experimentos com Cracidae	157
1. Experimento com <i>Hitu Hitu</i>	157
2. Experimento com <i>Penelope superciliaris</i>	159
3. Experimento com <i>Penelope pileata</i>	159
4. Experimento com <i>Pipile jacutinga</i>	160
4. Experimentos com Tinamídeos	161
1. Experimento com <i>Tinamus solitarius</i>	161
2. Experimento com <i>Crypturelus obsoletus</i>	162
3. Experimento com <i>Rhynchotus rufecens</i>	165
4. Experimento com <i>Crypturelus undulatus</i>	166
5. Experimento com <i>Eurypyga helias</i>	166

IV. DISCUSSÃO

1. As Bases Genéticas	171
2. Mecanismos de Defesa	184
1. Defesa Química	184
2. Outras Defesas	190
3. Coloração de Advertência	192
3. Comportamento dos Predadores	196
4. Mimetismo	204

5. Evolução do Polimorfismo Mimético	210
V. CONCLUSÕES	213
VI. RESUMO	217
2. SUMMARY	219
VII. REFERÊNCIAS	221

TABELAS

Tabela 1) Aves utilizadas nos diversos experimentos	42
Tabela 2) Padrões Cromáticos de <i>Chelymorpha cribraria</i>	64
Tabela 3. a) Cruzamentos genéticos: <i>ruficeps</i> X <i>multiguttata</i> ...	69
Tabela 3. b) Cruzamentos genéticos: <i>ruficeps</i> X <i>multiguttata</i>	70
Tabela 4. a) Cruzamentos <i>rufipennis</i> listado X <i>parummaculata</i>	72
Tabela 4. b) Cruzamentos <i>rufipennis</i> listado X <i>parummaculata</i>	73
Tabela 5. a) Cruzamentos <i>rufipennis</i> listado X <i>ruficeps</i>	75
Tabela 5. b) Cruzamentos <i>rufipennis</i> listado X <i>ruficeps</i>	76
Tabela 6. a) Cruzamentos <i>rufipennis</i> listado X <i>multiguttata</i>	77
Tabela 6. b) Cruzamentos <i>rufipennis</i> listado X <i>multiguttata</i>	78
Tabela 7. a) Cruzamentos <i>parummaculata</i> X <i>ruficeps</i>	80
Tabela 7. b) Cruzamentos <i>parummaculata</i> X <i>ruficeps</i>	81
Tabela 8. a) Cruzamentos <i>parummaculata</i> X <i>multiguttata</i>	82
Tabela 8. b) Cruzamentos <i>parummaculata</i> X <i>multiguttata</i>	83
Tabela 9. a) Cruzamentos <i>inclusa</i> X <i>rufipennis</i> listado	85
Tabela 9. b) Cruzamentos <i>inclusa</i> X <i>rufipennis</i> listado	86
Tabela 10. a) Cruzamentos <i>inclusa</i> X <i>parummaculata</i>	88
Tabela 10. b) Cruzamentos <i>inclusa</i> X <i>parummaculata</i>	89
Tabela 11. a) Cruzamentos <i>inclusa</i> X <i>ruficeps</i>	90
Tabela 11. b) Cruzamentos <i>inclusa</i> X <i>ruficeps</i>	91
Tabela 12. a) Cruzamentos <i>inclusa</i> X <i>multiguttata</i>	93
Tabela 12. b) Cruzamentos <i>inclusa</i> X <i>multiguttata</i>	94
Tabela 13) Progenies de <i>cinctipennis</i> / <i>virose</i>	95
Tabela 14. a) Cruzamentos <i>cribraria</i> X <i>alternans</i>	97
Tabela 14. b) Cruzamentos <i>cribraria</i> X <i>alternans</i>	98

Tabela 15. a)	Cruzamentos <i>rufipennis</i> listado X <i>cribraria</i>	99
Tabela 15. b)	Cruzamentos <i>rufipennis</i> listado X <i>cribraria</i>	100
Tabela 16. a)	Cruzamentos <i>rufipennis</i> listado X <i>alternans</i>	101
Tabela 16. b)	Cruzamentos <i>rufipennis</i> listado X <i>alternans</i>	102
Tabela 17. a)	Cruzamentos <i>parummaculata</i> X <i>cribraria</i>	103
Tabela 17. b)	Cruzamentos <i>parummaculata</i> X <i>cribraria</i>	104
Tabela 18. a)	Cruzamentos <i>inclusa</i> X <i>cribraria</i>	105
Tabela 18. b)	Cruzamentos <i>inclusa</i> X <i>cribraria</i>	106
Tabela 19. a)	Cruzamentos <i>inclusa</i> X <i>alternans</i>	107
Tabela 19. b)	Cruzamentos <i>inclusa</i> X <i>alternans</i>	108
Tabela 20. a)	Cruzamentos <i>multiguttata</i> X <i>cribraria</i>	109
Tabela 20. b)	Cruzamentos <i>multiguttata</i> X <i>cribraria</i>	110
Tabela 21. a)	Cruzamentos <i>multiguttata</i> X <i>alternans</i>	111
Tabela 21. a)	Cruzamentos <i>multiguttata</i> X <i>alternans</i>	112
Tabela 22. a)	Cruzamentos <i>ruficeps</i> X <i>cribraria</i>	113
Tabela 22. b)	Cruzamentos <i>ruficeps</i> X <i>cribraria</i>	114
Tabela 23. a)	Cruzamentos <i>ruficeps</i> X <i>alternans</i>	115
Tabela 23. b)	Cruzamentos <i>ruficeps</i> X <i>alternans</i>	116
Tabela 24)	Fenótipos esperados nas populações de Campinas.....	120
Tabela 25)	Número de ovos por fêmea	122
Tabela 26)	Análise de variância do nº de ovos por fêmea	123
Tabela 27)	Teste SNK do nº de ovos por fêmea	124
Tabela 28)	Porcentagem de eclosão de ovos	125
Tabela 29)	Comparações múltiplas da % de eclosão de ovos	126
Tabela 30)	Teste de Kruskal-Wallis/comp. múlt.% eclosão ovos .	127
Tabela 31)	Porcentagem de sobrevivência	128
Tabela 32)	Comparações múltiplas da sobrevivência	129

Tabela 33)	Teste de Kruskal Wallis/comp. múlt. sobrevivência	. 130
Tabela 34)	Período de desenvolvimento 131
Tabela 35)	Análise de variância do período de desenvolv. 132
Tabela 36)	Teste SNK do período de desenvolvimento 133
Tabela 37)	Características dos anéis miméticos 138
Tabela 38)	Espécies de Coleópteros/anéis miméticos e defesa	.. 141
Tabela 39)	Experimentos com pás. frug/inset e gran/inset 146
Tabela 40)	Experimento com <i>G. gallus</i> de 15 dias 148
Tabela 41)	Experimento com <i>G. gallus</i> de 20 dias / <i>Epilachna</i> ...	150
Tabela 42)	Exp. Cassidíneos padrão laranja/ <i>G. gallus</i> 20 dias	. 152
Tabela 43)	2º Experimento com <i>G. gallus</i> 33 dias 153
Tabela 44)	Exp. <i>G. gallus</i> 33 dias / mimetismo <i>Epilachna</i> / <i>cinctipennis</i> ; <i>Cryptostetha</i> / <i>ruficeps</i>155
Tabela 45)	Experimentos com Cracídeos 158
Tabela 46)	Experimento com <i>Tinamus solitarius</i> 163
Tabela 47)	Experimento com <i>Cripturelus obsoletus</i> 164
Tabela 48)	Experimento com <i>Cripturelus undulatus</i> 167
Tabela 49)	Experimento com <i>Eurypyga helias</i> 170

FIGURAS

- Figura 1) Variações na pigmentação do pronoto 67
- Figura 2) Frequência dos padrões de *C. cribraria* 136
- Figura 3) Polimorfismo mimético Mulleriano de *C. cribraria* ... 139
- Figura 4) Modelo da herança genética de *C. cribraria* 177

1 - INTRODUÇÃO

1.1. Genética Ecológica

1.1.2. Genética Ecológica e Polimorfismo

O termo "genética ecológica" descreve estudos experimentais, combinando observações e trabalhos de campo detalhados com estudos genéticos de laboratório. Consequentemente lida com o ajustamento e adaptações de populações selvagens a seus ambientes, através de uma visão evolutiva, investigando o processo real de evolução que está ocorrendo no presente. Desta forma, genética ecológica não é sinônimo de genética evolutiva nem de genética de populações (FORD, 1975). PRICE (1975) define genética ecológica como o estudo de influências ambientais sobre a genética de populações.

Abordagens recentes a respeito de genética ecológica tratam de aspectos evolutivos e de genética de populações selvagens, sendo difícil estabelecer limites entre estas áreas, a não ser por enfoques principais. Boa visão sobre o assunto pode ser obtida em CREED (1971), DOBZHANSKY (1973), RICKLEFS (1973), FORD (1975), BROSSARD (1978) e MERRELL (1981).

Quando se constata diferentes formas em populações adjacentes ou diferenças em abundância relativa de diferentes formas de uma ou mais populações, tem-se um excelente material para investigar quais fatores estão agindo sobre estas. Polimorfismo genético é

a ocorrência conjunta numa mesma população de duas ou mais formas discretas de uma espécie, em proporções maiores do que a mantida por mutação recorrente sozinha (RICHARDS, 1961; FORD, 1975). Polimorfismo no seu sentido mais amplo não se manifesta apenas como características externas, ocorrendo polimorfismo cromossômico e polimorfismo gênico. Há excelentes revisões sobre genética ecológica de *Drosophila* (Diptera) abordando polimorfismo cromossômico (PARSONS & MCKENZIE, 1972) e polimorfismo enzimático (JOHNSON, 1973, 1974; SELANDER & JOHNSON, 1973).

Polimorfismos de padrões de cores ocorrem numa diversidade grande de animais, desde crustáceos até mamíferos (MAYR, 1963). Vários trabalhos apenas descrevem o polimorfismo, outros dão as bases genéticas do tipo de herança, alguns tratam ainda das frequências das diferentes formas numa ou mais populações, sem apresentar evidências experimentais de laboratório e de campo que expliquem a origem e manutenção do polimorfismo. Há trabalhos, ainda, que descrevem o polimorfismo, apresentando evidências dos agentes seletivos, no entanto não abordam aspectos genéticos de herança e frequência gênica.

Apenas em alguns grupos de animais os padrões de cores são analisados com base no tipo de herança, sua frequência gênica e seu significado adaptativo frente a fatores ambientais. Como exemplo pode-se citar alguns trabalhos como os em insetos (FORD, 1975), caramujos (MURRAY, 1975; JONES *et al.*, 1977; CLARKE, 1978; CLARKE *et al.*, 1978), pererecas (NEVO, 1973; MILSTEAD *et al.*, 1974), salamandras (WILLIAMS *et al.*, 1968) e mamíferos (GERSHENSON, 1945).

O padrão de cor de um animal tem três finalidades principais: termorregulação, comunicação intra e interespecífica e evasão à predação (ENDLER, 1978). Em diversos grupos, o compromisso entre duas ou mais forças seletivas antagônicas, com ponderações diferentes ao longo da distribuição da espécie pode gerar polimorfismo (TURNER, 1977; ENDLER, 1978; STILES, 1979; HAGEN *et al.*, 1980; HEAL, 1982; BRAKEFIELD, 1985).

1.1.2. Predação e Polimorfismo

Predação é uma força seletiva importante na evolução e manutenção de caracteres morfológicos externos de suas presas, sejam eles estruturais ou de coloração. PALMER (1979) apresentou evidências experimentais e geográficas de que a evolução da escultura de conchas de gastrópodos marinhos está relacionada com a predação por peixes. Maiores proporções de espécies de moluscos com espinhos e nódulos em suas conchas tendem a ocorrer em áreas onde há maior número de espécies de peixes quebradores de conchas. Espinhos e nódulos reduzem as chances da concha ser esmagada pelo predador.

No peixe *Gasterosteus aculeatus* (esgana-gata), Gasterosteidae, há populações diferenciadas em cor e morfologia, que estão relacionadas com a presença ou ausência de predadores. Nesta espécie são conhecidas duas formas. A forma preta exibe corpo maior, espinhos pélvicos maiores, em média sete placas laterais e, frequentemente, está ausente a pigmentação vermelha da garganta em machos sexualmente maduros. A forma *leirus* é menor e tem espinhos

menores, cinco placas laterais em média e pigmentação vermelha na garganta dos machos sexualmente maduros. Estas características da forma preta parecem ter evoluído como resultado de seleção por predadores. Na ausência destes, a forma preta é substituída por *leirus* (MOODIE, 1972). Machos de *G. aculeatus* têm normalmente na fase reprodutiva cor vermelha brilhante ventralmente. Isto seria esperado porque esta cor é objeto de seleção sexual pelas fêmeas desta espécie; também porque funciona como exibição ("display") de ameaça para defesa e manutenção do ninho de sua prole. A maioria das populações de Washington (EUA) é monomórfica para vermelho, mas há outras, onde os machos são todos pretos. Há uma correlação estreita entre a distribuição de machos pretos de *Gasterosteus* e a do peixe predador endêmico *Novumbra hubbsi* (Umbridae). Entre as populações monomórficas de *Gasterosteus*, há ao longo da distribuição das populações polimórficas um cline em frequência de machos pretos. A medida que se aproxima da área de distribuição de *Novumbra*, a frequência de machos pretos chega a 100% (HAGEN & MOODIE, 1979). Através de experimentos de laboratório, McPHAIL (1969) mostrou que filhotes de ninhadas de machos vermelhos eram mais predados por *Novumbra* que os de machos pretos. Portanto, nas áreas de simpatria destes dois peixes, a forma preta seria selecionada por ser menos vistosa. Mais tarde, HAGEN *et al.* (1980) apresentaram evidências contraditórias à proposta de McPHAIL (1969). HAGEN *et al.* (1980) demonstraram, experimentalmente, que a cor preta representa convergência de exibição de ameaça entre estas duas espécies, onde *Gasterosteus* estaria imitando o "display" de *Novumbra*. Ao lado disto, *Novumbra* não preda os filhotes de *Gasterosteus* na natureza.

Quando as duas espécies são simpátricas, a forma preta do esganagata é mais eficiente no "display" de ameaça, conferindo maior proteção a seu território reprodutivo e sua prole. Nos locais onde não há o competidor por território reprodutivo, ocorre seleção sexual para a forma vermelha pelas fêmeas. A forma vermelha, além de ser mais eficiente no display de ameaça intraespecífica, defende um território maior do que a forma preta.

Em outras duas espécies de peixes, *Notobranchius guantheri* (Cyprinodontidae) e *Cichlasoma citrinellum* (Cichlidae) a frequência de padrões de cores está correlacionada com a presença ou ausência de predadores visualmente orientados (BARLOW, 1976; BARLOW & BALLIN, 1976; HAAS, 1976a, b; MCKAYE & BARLOW, 1976).

Duas "espécies irmãs" de pererecas do gênero *Acris* (Hylidae) são polimórficas na cor da lista dorsal vertebral. Ao longo de suas distribuições geográficas há 4 fenótipos: cinza, vermelho, verde e vermelho-verde. Todas as populações de *A. gryllus* e uma central de *A. creptans* que habitam ambientes mais variados são trimórficas. O polimorfismo destas espécies parece ser mantido por vários fatores ecofisiológicos. Entre estes pode-se citar pelo menos: a) predação visual seletiva, onde a variabilidade de substrato é importante; b) seleção climática e, possivelmente, (c) seleção para imunidade. Neste último caso a forma cinza era mais resistente que a vermelha quando contraiu doença em laboratório (NEVO, 1973). MILSTEAD *et al.* (1974) sugerem que o polimorfismo desta espécie funciona como um mecanismo anti-predatório, onde o comportamento de fuga aliado ao padrão críptico da cor evoluíram em resposta à seleção apostática.

Predadores visualmente orientados são tidos como responsáveis diretos ou indiretos pelo polimorfismo cromático em grupos de animais como: gafanhotos (BYRNE, 1967a, b; CILL, 1979; SCHULTZ, 1981; DEARN, 1981), lepidópteros (FORD, 1975), cobras (CAMIN & EHRLICH, 1958; BEATSON, 1976; ANDRÉN & NILSON, 1981), lagartos (SCHOENER & SCHOENER, 1976), ratos e cricetos (GERSHENSON, 1945; CILL, 1977). Em vários destes exemplos, predação não é a única força seletiva responsável pelo polimorfismo, podendo haver combinações, como, por exemplo, a seleção de cor como caráter fisiológico combinado com substrato e pressão de predação.

Desde a descrição do polimorfismo na cigarrinha *Philaenus spumarius* (HALKKA, 1962) vários trabalhos têm sido feitos (veja referências em HARPER & WHITTAKER, 1976; THOMPSON, 1984a) indicando seleção apostática e predação, bem como fatores ambientais, como responsáveis pelo polimorfismo desta espécie. Na Inglaterra, o polimorfismo deste homóptero está relacionado com um díptero parasitóide *Verrallia aucta* (Pipunculidae) que parasita diferencialmente as diversas formas do hospedeiro (HARPER & WHITTAKER, 1976). Fenômeno semelhante ocorre em outras duas espécies de *Eupteryx* (Homoptera, Cicadellidae). O díptero *Chalarus* (Pipunculidae) parasita preferencialmente as formas pretas (STILINC, 1980).

Um caso bastante interessante é o polimorfismo do caramujo gigante africano *Achatina achatina* (Achatinidae), onde o homem tem função na manutenção diferencial dos padrões de cores de conchas e corpos. O fenótipo de corpo branco está confinado a ambientes urbanos, enquanto a forma de corpo preto só é encontrada em florestas. Os caramujos são utilizados como alimento pelo homem, havendo

evidências, pelo menos na Nigéria, de que pessoas evitam coletar a forma branca por razões culturais e medicinais (OWEN & REID, 1986).

Polimorfismo de padrões de cores em animais tem sido interpretado como aspecto defensivo contra predação. Neste sentido são conhecidos 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 Mulleriano e polimorfismo de animais aposemáticos. Dentro destas categorias destaca-se, o melanismo, que pode ser selecionado para camuflagem, termorregulação ou combinação destes.

1.1.3. Seleção Apostática

Predadores visualmente orientados podem preda proporcionalmente mais as formas mais comuns de uma população, favorecendo as mais raras. Este processo, denominado seleção apostática (CLARKE, 1962a, b) ou reflexiva (MOMENT, 1962; LI, 1962), pode ser responsável pela manutenção de polimorfismos balanceados em populações animais, independentemente de serem para camuflagem ou mimetismo.

POULTON (1884) foi o primeiro a preannunciar a idéia de que predadores seriam capazes de manter polimorfismo de cor em suas presas. Segundo FISHER (1930), genótipos raros podem ser mantidos por serem seletivamente mais vantajosos que os mais comuns, simplesmente pela virtude de sua raridade.

Outros autores lançaram mão destas idéias preliminares para explicar o polimorfismo de presas. POPHAM (1941, 1942) demonstrou experimentalmente que o peixe *Scardinus eryththalmus* (Cyprinidae) predou desproporcionalmente mais as formas mais 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 apostática. Evidências de que este processo realmente ocorria em populações naturais surgiram em 1962. CLARKE (1962b) verificou que predadores matavam desproporcionalmente um número maior das formas mais comuns e menor das formas mais raras de *Cepaea nemoralis* e *C. hortensis*. Nestas populações mistas, seleção visual age para camuflagem e apostasia, além da ação de seleção não visual. Nestas colônias mistas havia correlação negativa entre as frequências de fenótipos visualmente semelhantes, a qual foi atribuída ao efeito de seleção apostática (CLARKE, 1969).

O ofiuróide *Ophiopholis aculeata* e o mexilhão *Donax variabilis* exibem polimorfismo cromático, o qual deve ser produzido por peixes e pássaros através de seleção reflexiva (= seleção apostática) (MOMENT, 1962). OWEN & WEICERT (1962) também explicaram o polimorfismo de *Philaenus spumarius* (Homoptera, Cercopidae) por seleção apostática. Mais tarde, OWEN (1963, 1965a, b, 1966) estudando o caramujo *Limicolaria martensiana* descreveu 4 padrões de conchas que variavam em frequência em diferentes locais. Populações mais densas eram mais polimórficas que as menos densas. Este autor propôs que seleção apostática por predadores visualmente orientados fosse responsável pelo polimorfismo.

A partir de então, vários trabalhos experimentais e teóricos foram desenvolvidos. Passaros 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, demonstram que seleção apostática por pássaros poderia manter polimorfismos de presas (ALLEN & CLARKE, 1968).

GREENWOOD (1969) discutiu e analisou os dados de OWEN (1965a, b; 1966), mostrando que seleção apostática pode ser responsável pela manutenção de polimorfismos. Ele calculou um "índice de polimorfismo", demonstrando a relação entre este e densidade da presa. No entanto, pelo seu modelo, presas tendem a ser monomórficas quando estão em altas ou baixas densidades. Isto se explica por seleção apostática estar baseada no comportamento de formação de imagem de procura do predador (TINBERGEN, 1960), relativa à formação do "S" da curva sigmóide de predação descrita por HOLLING (1965). Vários outros experimentos demonstraram o comportamento de imagem de procura de predadores visualmente orientados (MOOK *et al.*, 1960; CROZE, 1970; MUELLER, 1971; MURTON, 1971; ALLEN, 1974; BANTOCK & HARVEY, 1974). Em altas e baixas densidades, a seleção passa a ser independente da densidade. Portanto, seleção apostática e polimorfismo operam sob densidades intermediárias; principalmente na faixa de ascensão e início da estabilização da curva sigmóide de predação "versus" densidade de presa (GREENWOOD, 1969).

ALLEN (1972) demonstrou experimentalmente, utilizando iscas marrons e verdes, que seleção por uma espécie de tordo (*Turdus*

merula, Turdidae) parece ser estabilizadora quando as iscas estão em altas densidades; e apostática quando estão em baixas densidades. Em densidades muito altas de presa, o predador tende a formar imagem de procura para as formas mais raras, porque ou elas se destacam do substrato ou são estranhas. Nesta situação, a presa tende a ser monomórfica. Em baixas densidades de presa, a predação pode ser aleatória. Os conceitos de densidades "muito alta", "baixa" e "muito baixa" de presa são relativos e dependem do ambiente, do predador e da presa.

Seleção apostática é tida como forte em densidades intermediárias de presa, pois em baixas e altas densidades, imagem de procura não é utilizada pelo predador (CLARKE, 1960; TINBERGEN, 1960; OWEN, 1963; GREENWOOD, 1969; SMITH, 1971). Em densidades muito altas é possível que passaros concentrem-se sobre as iscas mais raras (ALLEN, 1972), mas esta evidência é controvertida, podendo ser um artefato de técnica (HARVEY *et al.*, 1974).

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 frequência para iscas marrons e mais seleção dependente de frequência 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 tenderá a levar a espécie ao monomorfismo, quando esta viver em agregados.

Outros trabalhos teóricos e experimentais sobre seleção apostática foram desenvolvidos por CLARKE & O'DONALD (1964),

MURDOCH (1969), ELTON & GREENWOOD (1970), MANLY *et al.* (1972), MANLY (1973, 1974), MURDOCH & MARKS (1973), LAWTON *et al.* (1974), MURDOCH & OATEN (1975), ALLEN, (1976), COOK & MILLER (1977), FULLICK & GREENWOOD (1979), GREENWOOD & ELTON (1979), WILLIS *et al.* (1980), GREENWOOD *et al.* (1981), HUBBARD *et al.* (1982), THOMPSON (1984b).

A maioria dos trabalhos de seleção apostática trata de polimorfismo balanceado da presa produzido pela ação de predadores visualmente orientados. Entretanto, há dois casos onde o agente seletivo é a presa ou o hospedeiro.

PAULSON (1973), estudando o polimorfismo de aves predadoras, principalmente Falconiformes, encontrou uma série de evidências a favor de seleção apostática. Todas as espécies polimórficas de falcões alimentam-se de aves e mamíferos. Estes dois tipos de presa são os únicos que possuem a combinação de inteligência necessária para formação de imagem de procura e de visão adequada para agir como agente seletivo para polimorfismo do predador. O polimorfismo em falcões é quase sempre característica da superfície ventral. Esta superfície é a que a presa provavelmente mais vê quando o falcão está próximo. *Terathopius ecaudatus*, que se alimenta de cadáveres, exhibe polimorfismo dorsal e não ventral. As formas mais raras de um predador devem ser menos familiares a uma presa individual potencial, portanto, as chances dela ser capturada são maiores uma vez que ela não reconhece as formas raras do predador como um perigo. Esta ligeira vantagem das formas mais raras poderia levar a polimorfismo balanceado na população do predador.

O polimorfismo e o grau de variação incomum de plumagem são adaptações importantes em cucos parasitas, as quais reduzem a probabilidade de reconhecimento pelos pássaros hospedeiros. Polimorfismo em *Cuculus canorus* e outros Cuculídeos parasitas é considerado como resultado de seleção apostática efetuada pelos pássaros hospedeiros (PAYNE, 1967).

Seleção apostática pode gerar polimorfismo numa espécie (CLARKE, 1962a, b), assim como diversidade de aspecto em presas de uma comunidade (RAND, 1967; RICKLEFS & O'ROURKE, 1975).

1.1.4. Polimorfismo para Camuflagem

O polimorfismo do padrão de cor 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 percebidos somente em certas partes do substrato, então a frequência de formas será proporcional à frequência dos elementos que compõe o padrão do substrato aos quais estão associadas (ENDLER, 1978).

A borboleta *Papilio machaon* (Papilionidae) 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).

Em *Cepaea nemoralis* (Gastropoda) o polimorfismo é mantido por predação diferencial sobre as diferentes formas, que ao longo das estações do ano, têm valores crípticos diferentes (CAIN & SHEPPARD, 1950, 1954; CAIN, 1953; SHEPPARD, 1951, 1952b; CLARKE, 1962b). Nesta espécie o padrão de coloração é muito importante como camuflagem contra predadores visualmente orientados. Estes caramujos habitualmente são predados por aves, que quebram suas conchas sobre pedra ou tronco antes de ingeri-los. No início da primavera, cerca de 40% das conchas predadas são de padrão amarelo, enquanto que estes indivíduos constituem uma quarta parte da população natural. A medida que a estação progride e cresce mais vegetação verde no solo das florestas, as proporções de formas amarelas predadas diminuem, chegando a faixas de 9 a 15% no início de junho. Estas observações sugerem que o padrão amarelo confere maior proteção em fundo com vegetação verde do que sobre o substrato marrom da serapilheira (SHEPPARD, 1951). Nesta espécie há um gene com alelos condicionando as cores amarela, rosa e marrom de conchas; e outro gene com alelos para presença ou ausência de bandas. Os genes "amarelo" e "bandas" e os genes "marrom" e "sem bandas" estão ligados, formando supergenes, os quais conferem maior valor críptico a estes fenótipos. Entretanto, verifica-se 2,25% de recombinação (CAIN *et al.*, 1960; FORD, 1975). Em determinados ambientes e ao longo de anos os recombinantes podem ter maior valor adaptativo às condições climáticas e à predação (FORD, 1975; JONES *et al.*, 1977). Ligações estreitas entre locos que determinam cor e padrão de conchas ocorrem em várias espécies de caramujos, como *Arianta arbustorum* (COOK & KING, 1966), *Cepaea nemoralis* e *C. hortensis* (veja revisão de

MURRAY, 1975), *Cochlicella acuata* (LEWIS, 1975, 1977), *Partula taeniata* (MURRAY & CLARKE, 1976), *Limicolaria flammulata* e *L. aurora* (BARKER, 1968, 1969), e *Bradybaena similaris* (KOMAI & EMURA, 1955).

Em *Cepaea nemoralis* predação não é o único fator a determinar o polimorfismo, havendo também fatores climáticos. Segundo JONES et al. (1977) há pelo menos oito forças seletivas que influem no polimorfismo da concha de *Cepaea*, alguns agindo até em comum. Outros estudos indicaram a relação de habitat e pressão seletiva por predadores visualmente orientados como nos casos de *Cepaea hortensis* (CLARKE, 1960; CARTER, 1968), *Acmaea digitalis* (GIESEL, 1970), *Arianta arbustorum* (PARKIN, 1971, 1972, 1973), *Hygromia striolata* (JONES et al., 1974), *Cochlicella acuta* (LEWIS, 1977, 1979), *Theodoxus jordani* (HELLER, 1979), *Xeropicta vestalis* (HELLER & VOLOKITA, 1981) e *Theba pisana* (HELLER, 1981).

Excelentes revisões sobre genética ecológica de caramujos foram feitas por MURRAY (1975), JONES et al. (1977), CLARKE et al. (1978) e CLARKE (1978).

Os estudos mais interessantes foram desenvolvidos com peixes, tanto no campo como no laboratório, demonstrando como a seleção natural age produzindo polimorfismo cromático. O guaru *Poecilia reticulata* (Poeciliidae) exibe um complexo polimorfismo de padrão 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 estruturais, que refletem fortemente, para cores predominantemente de pigmentos. Em locais onde não há predador

res 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. Seleção natural parece agir de modo convergente sobre o polimorfismo cromático de *Poecilia reticulata* e *Phalloceros caudimaculatus*, embora neste último o polimorfismo se manifeste tanto em machos como em fêmeas (ENDLER, 1982, 1985).

1.1.5. 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 formas melânicas de várias espécies de artrópodes (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, estão sendo selecionados e espalhados na população até tornar reduzido o alelo normal (KETTLEWELL, 1955, 1961, veja também FORD, 1975 e re-

ferências 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).

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, 1977b; BISHOP & COOK, 1980; MAJERUS, 1981). Entretanto as frequências 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, 1977a, c).

Outros artrópodos 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.

Borboletas do gênero *Colias* (Pieridae) sempre são citadas como exemplo de melanismo crescente com altitudes e latitudes maiores (FREEMAN, 1958; WATT, 1968, 1969). Esta variação ao longo do cline é encontrada entre espécies e dentro de espécies (WATT, 1968; ROLAND, 1978). O controle da quantidade de melanina tem componentes genéticos e ambientais (HOFFMANN, 1978). Indivíduos melânicos têm períodos de voo 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).

Adalia bipunctata (Coccinellidae) tem três formas principais: a forma vermelha típica, e as formas melânicas *sexpunctulata* e *quadrinaculata* (CREED, 1966, 1971b, c). Embora algumas espécies de pássaros possam predação esta joaninha (MUGGLETON, 1978), ela é impalatável a vários predadores (FRAZER & ROTHSCHILD, 1960; ROTHSCHILD, 1961). Em algumas áreas da distribuição desta espécie, predação pode ser um dos fatores responsáveis pelo seu polimorfismo (MUGGLETON, 1978).

Vários trabalhos relacionaram a maior frequência de formas melânicas com poluição (CREED, 1971b, c; 1974; LEES *et al.*, 1973). Entretanto, há evidências de que este melanismo esteja mais relacionado com condições climáticas: menores temperaturas e menor luminosidade (BENHIAN *et al.*, 1974; MUGGLETON *et al.*, 1975; SCALI & CREED, 1975; BENCTSON & HACEN, 1975, 1977).

O polimorfismo das joaninhas *Adalia bipunctata* e *A. decempunctata*, ao longo de suas distribuições, é determinado por vários fatores como melanismo termal e predação, onde estas espécies formam associações miméticas com outras espécies de besouro impalatáveis (DRAKEFIELD, 1985).

1.1.6. Polimorfismo Mimético

1.1.6.1. Mimetismo

O padrão de coloração de um animal, seja ele predador ou presa, retrata um pouco de sua estratégia de vida. Diversas espé-

cles apresentam coloração críptica, passando despercebidas de seus predadores ou de suas presas. Entretanto, algumas espécies são vistosamente coloridas, podendo ter também propriedades tóxicas ou sabor desagradável a predadores. Esta coloração tem, em vários casos, papel de advertência. Aspectos defensivos de coloração em animais têm sido amplamente discutidos por COTT (1940), WICKLER (1968) e EDMUNDS (1974).

Desde as proposições clássicas feitas por DATES (1862) e MULLER (1878, 1879) para explicar a convergência do padrão de coloração de várias espécies de borboletas vistosamente coloridas, diversos estudos experimentais têm sido feitos envolvendo insetos e predadores vertebrados (BROWER & BROWER, 1964 e referências contidas nesta revisão, EDMUNDS, 1974). Larvas de algumas espécies de lepidóptero podem incorporar, de suas plantas hospedeiras, toxinas que são utilizadas como defesa contra predadores. Estes insetos, quando adultos, habitualmente apresentam coloração vistosa com combinações de cores preto, amarelo, vermelho, laranja e branco. Predadores visualmente orientados e com capacidade de aprendizagem habitualmente associam a experiência desagradável com o padrão de coloração conspícuo da presa, passando a evitá-las. Estes insetos de cores vistosas e com propriedades desagradáveis são chamados aposemáticos (BROWER & BROWER, 1964; ROTHSCHILD, 1964, 1972a, b, c; ROTHSCHILD *et al.*, 1970; ROTHSCHILD & KELLETT, 1972; WICKLER, 1968; EDMUNDS, 1974). Aposematismo visual é o mais estudado, podendo ocorrer outros tipos como sonoro, estrutural e olfativo (ROTHSCHILD, 1961, 1984; EDMUNDS, 1974; FORD, 1975; EISNER & GRANT, 1981).

Espécies aposemáticas podem ser imitadas em padrão de coloração e/ou outras características por espécies palatáveis (mimetismo Batesiano), ganhando proteção contra predadores vertebrados. Em outros casos, espécies de diferentes graus de impalatabilidade formam anéis miméticos Mullerianos (RETTEENMEYER, 1970). Vários estudos experimentais de laboratório e de campo têm sido realizados para testar as teorias de mimetismo Batesiano e Mulleriano (e.g. BROWER, 1958a, b, c, 1960, 1963; BROWER & BROWER, 1962, 1964; BROWER *et al.*, 1963; 1967; COOK *et al.*, 1969; MORRELL & TURNER, 1970; PLATT *et al.*, 1971; BENSON, 1972; WALDBAUER & STERNBURG, 1974; BOYDEN, 1976; JEFFORDS *et al.*, 1979).

Mimetismo envolve uma série de definições, algumas vezes controversas, as quais têm sido discutidas por vários autores. (e.g. WICKLER, 1968; RETTENMEYER, 1970; EDMUNDS, 1974, 1981; VANE WRIGHT, 1976, 1980, 1981; BERRY, 1981; CLOUDSLEY THOMPSON, 1981; ROBINSON, 1981; ENDLER, 1981).

Mimetismo Batesiano e Mulleriano são considerados extremos de um espectro de palatabilidade, não havendo linhas divisórias nítidas entre eles. Diversos trabalhos têm sido desenvolvidos, analisando esta idéia sob aspectos evolutivos de modo prático e teórico (DIXEY, 1908; DARLINGTON, 1938; FISHER, 1958; HUNEEY, 1961, 1964, 1976, 1980; BROWER & BROWER, 1964; BROWER *et al.*, 1968; 1970; POUCH *et al.*, 1973; BENSON, 1977; SHEPPARD & TURNER, 1977).

No mimetismo Batesiano o mímico beneficia-se assemelhando-se ao 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 do modelo. No mimetismo Mulleriano, os co-modelos beneficiam-se pela redução de mortalidade por erros do predador. Presumivelmente também beneficia o predador, pois reduz o trauma associado com erros por aprender os vários sinais de advertência (NUR, 1970; LEA & TURNER, 1972; EDMUNDS, 1974).

No mimetismo Batesiano a seleção dependente de frequência 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 Mulleriano (AYALA & CAMPBELL, 1974). Seleção aposemática age contra formas raras, conduzindo espécies impalatáveis ao monomorfismo (BENSON, 1972).

Dorboletas muitas vezes exibem polimorfismo mimético Batesiano, ao passo que abelhas e vespas são mímicos Mullerianos em seus imitadores tendem a ser monomórficos (FORD, 1975).

Na literatura são relatados exemplos de polimorfismos genéticos miméticos dos dois tipos (CREED, 1971a; FORD, 1975).

1.1.6.2. Polimorfismo Mimético Batesiano

Papilio dardanus (Papilionidae) é um dos lepidópteros polimórficos mais conhecidos. A maioria dos estudos, especialmente de genética das diferentes formas, foram realizados por CLARKE & SHEPPARD (1959a, b, c, 1960a, b, c, d, 1962, 1963), FORD (1936) e SHEPPARD (1961, 1962).

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.

A presença ou ausência de cauda é dada por um gene $T\bar{T}$ ou TN , e os padrões das diversas raças são dados por uma série de alelos múltiplos (FORD, 1975 e referências). Nas raças *meriones* em Madagascar e *humbloti* nas 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 mimícos Batesianos de outras espécies de borboletas simpátricas altamente impalatáveis.

Há outros casos de polimorfismo genético envolvendo polimorfismo batesiano. *Papilio memnon* (CLARKE *et al.*, 1968; CLARKE & SHEPPARD, 1971) e *P. polytes* (SHEPPARD, 1969; CLARKE & SHEPPARD, 1972) são exemplos onde as diversas formas imitam outras espécies impalatáveis, e o controle genético do mimetismo ocorre de modo semelhante ao do *Papilio dardanus*, através de super genes.

Em *Hypolimnas misippus* (Nymphalidae) a fêmea é polimórfica e mímica batesiana de outros lepidópteros aposemáticos (EDMUNDS, 1969; FORD, 1953, 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. missippus* 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, 1979a, 1982). Em *Eristalis arbustorum* 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*.

Recentemente foram descritos casos interessantes de polimorfismos miméticos Batesianos para o Mantispidéo *Elimaciella 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.

1.1.6.3. Polimorfismo Mimético Mulleriano

Seleção natural tende a produzir monomorfismo em espécies aposemáticas. Entretanto, há alguns casos de polimorfismo mimético em insetos aposemáticos com histórias evolutivas diferentes.

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 abdômem. 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. Esta espécie tem sido objeto de estudos genéticos de padrão de coloração de asas (BOVEY, 1941, 1942, 1948, 1950, 1966; DRYJA, 1955), além da adaptação destas morfoss a diferentes condições climáticas (REICHL, 1958, 1959).

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 Mullerianas 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* (BULLINI, SBORDONI & RAGAZZINI, 1969; SBORDONI & BULLINI, 1971; TURNER, 1971; SBORDONI *et al.*, 1979).

Borboletas das subfamílias Ithomiinae e Heliconiinae (Nymphalidae) são exemplos clássicos de espécies pertencentes a

anéis miméticos Mullerianos. 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 melipomene e *H. erato* são espécies cuja genética ecológica vem sendo estudada por diversos autores (TURNER & CRANE, 1962; TURNER, 1963, 1965, 1971a, b, 1972; EMSLEY, 1964). Estas duas espécies são polimórficas e formam pares miméticos Mullerianos 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 Mulleriano de *H. meliponina* e *H. erato*.

Heliconius telesiphe e *Podotricha telesiphe* (Nymphalidae) são outros exemplos de polimorfismo mimético provavelmente Mulleriano. 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 Mulleriano "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 Mulleriano. 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 Mullerianos. *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. rufocinctus* da hibernação. Este polimorfismo parece ter sido selecionado pela heterogeneidade de modelos nas áreas ocupadas por *B. rufocinctus* (FLOWRIGHT & OWEN, 1980).

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

1.1.7. Polimorfismo em Animais Aposemáticos

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

A joaninha asiática *Harmonia axyridis* (Coccinellidae) apresenta variações no padrão de cor, determinadas por 5 alelos de um único gene (HOSINO, 1940; TAN, 1946). Há variações temporais e espaciais nas frequências das diferentes formas, não se sabendo exatamente as causas da origem e manutenção deste polimorfismo, embora este seja resultado de seleção natural (DOBZHANSKY, 1933; KOMAI *et al.*, 1950; KOMAI & HOSINO, 1951; 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 frequência 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 expli-

car 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 os diferentes formas. Nas regiões mais frias, a mariposa adulta tem seu comportamento de voo 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 (EDMUNDS, 1969; THOMPSON, 1972, 1974, 1984b; GREENWOOD *et al.*, 1981).

1.2. A Subfamília Cassidinae

Cassidinae é uma das subfamílias de Chrysomelidae (Coleoptera) com características morfológicas, biológicas e ecológicas bastante peculiares.

Tem corpo de contorno oval ou sub-circular, chato ventralmente e convexo ou mesmo giboso na parte dorsal dos élitros, com as margens deste e do pronoto achatadas e dilatadas. Estas características lhes conferem o formato de capacete ou escudo de metal, de onde advém o nome da subfamília (*cassis*, *idis*) Cassidinae. São denominados "tortoise", "turtle" ou "shield beetles" pelos ingleses e norte-americanos e "Schildkäfer" pelos alemães, devido a seu formato característico. As larvas geralmente são ovais, largas e mais ou menos achatadas, com espinhos laterais. No 8º urotergito há dois processos fuciformes onde ficam presas as exúvias (LIMA, 1955). Algumas espécies adicionam fezes às exúvias, formando um escudo (MUIR & SHARP, 1904; FRERS, 1922, 1925; TAKIZAWA, 1980).

Este grupo de besouros distribui-se por todo o mundo, com maior diversidade nas regiões tropicais, especialmente da América do Sul. São registradas 3.040 espécies no mundo, destacando-se 107 gêneros Neotropicais, dos quais 96 são endêmicos. Trata-se de um grupo dominante no Novo Mundo, porém com poucos representantes na região Neártica. Não há gêneros comuns ao Novo e Velho Mundo, sem qualquer evidência de distribuição holártica (CRESSITT, 1952). Considerando-se os gêneros Neotropicais, há cerca de 2.000 espécies de Cassidinae para o Novo Mundo (BLACKWELDER, 1946; FREIRE, 1982).

Segundo CRESSITT (1952), a distribuição das espécies de Cassidinae está correlacionada com a distribuição de suas plantas hospedeiras, uma vez que possuem estreita faixa de preferência alimentar. São muito limitados a certas espécies de algumas famílias de dicotiledôneas simpétalas herbáceas que crescem em campos abertos e picadas em matas. Todos os Cassidíneos Paleárticos vivem sobre algumas poucas famílias de plantas como: Compositae, Labiatae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae e Convolvulaceae (KOSIOR, 1975).

No Brasil, adultos e larvas de Cassidinae têm como planta hospedeira, espécies de Palmae, Leguminosae, Convolvulaceae, Compositae, Boraginaceae, Cucurbitaceae, Labiatae, Bignoniaceae e Solanaceae. São também conhecidos registros em Passifloraceae, Malvaceae, Rutaceae, Rubiaceae, Myrtaceae (LIMA, 1955; SILVA *et al.*, 1968).

Espécies de Cassidinae parecem ser besouros especializados em sua dieta. No entanto, não há estudos da interação entre estes insetos e suas plantas hospedeiras evidenciando a sua radiação adaptativa.

Estes besouros têm sido pouco estudados, sendo que a maioria dos trabalhos trata de aspectos sistemáticos, como os de BOHEMAN (1850-1862, 1856), os de SPAETH, que pesquisou e publicou por mais de 40 anos, sobre Cassidinae (veja como exemplo as referências em LIMA, 1955), e os de HINCKS (1950, 1952). Outros trabalhos correspondem a estudos biológicos envolvendo descrições de estágios imaturos, ciclos de vida, inimigos naturais, comportamentos de defesa e relações com suas plantas hospedeiras (e.g. FIEBRIG, 1910; LIMA, 1914; ARAVENA & MATTA, 1926; BONDAR, 1922, 1926, 1929; FRERS, 1922,

1925; MARQUES, 1932; MONTE, 1932; MUIR & SHARP, 1904; RABAUD, 1920; DE SANTIS, 1949; WEYENBERG, 1874; CARROL, 1977, 1978; BARROWS, 1979; CRESSITT, 1952; MANSON, 1929; ROLSTON et al., 1965; SIEBERT, 1975; TAKIZAWA, 1980; EISNER, VAN TASSEL & CARREL, 1967; HADIB & VASCONCELLOS NETO, 1979; MAW, 1976; BUZZI, 1975a, b, 1976a, b, c, 1977, 1980; BRUCH, 1938; WARD & PIENKOWSKI, 1978a, b; RAWAT & MODI, 1972.

Trabalhos mais recentes relatam sobre número de cromossomos e mecanismos de determinação do sexo de besouros Cassidíneos (e.g. DASGUPTA & CHAKRAVARTI, 1972; MANNA & LAHIRI, 1972; TAKENOUCI & SHIITSU, 1972; VAIO & POSTOLIONI, 1974; YADAV & PILLAI, 1975; PETITPIERRE, 1977, 1985).

São raríssimas as informações sobre ecologia destes besouros analisando longevidade, proporção sexual, variações populacionais e fatores determinantes destas oscilações (KOSIOR, 1975).

Biologia e ecologia de várias espécies de *Cassida* foram estudadas no Parque Nacional de Djcow, na Rússia, por KOSIOR (1975). Outros dois trabalhos foram desenvolvidos no Brasil com *Gratiana spadicea* (Cassidinae) analisando flutuações na abundância e distribuição deste besouro (FREIRE, 1982) e natalidade e mortalidade no estágio de ovo (FRIERO-COSTA, 1984).

Com respeito a genética ecológica de Cassidinae nada foi feito. Há dois artigos que tratam da genética do polimorfismo de *Chelymorpha variabilis*, descrevendo simplesmente as bases genéticas da herança (ZOLESSI, 1968; VAIO et al., 1975). O significado adaptativo deste polimorfismo é desconhecido.

O gênero *Chelymorphe* foi descrito por BOHEMEN (1854), redefinido por SPAETH (1909), sendo um gênero típico do Novo Mundo (BLACKWELDER, 1946). Além dos trabalhos taxonômicos, há poucas informações sobre a biologia deste gênero de besouros, destacando-se os trabalhos de MARQUES (1932), CHITTENDEN (1924) e ZOLLESSI (1968) sobre biologia e genética.

No presente trabalho foram estudados alguns aspectos da genética ecológica de *Chelymorphe cribraria* (F., 1775), que exibe polimorfismo cromático.

1.3. Objetivos

O presente trabalho teve como objetivo principal estudar as bases genéticas e o significado adaptativo do polimorfismo cromático de *Chelymorphe cribraria*, na região de Campinas, Estado de São Paulo (BR). Neste trabalho buscou-se:

- 1) Descrever o polimorfismo cromático deste Cassidíneo;
- 2) Rever a posição sistemática da espécie e suas sinonímias;
- 3) Estudar os mecanismos de herança dos padrões cromáticos;
- 4) Averiguar possíveis heteroses e diferenças genotípicas analisando-se: número de ovos por fêmea (no 1º mês), percentagem de eclosão de ovos, percentagem de sobrevivência de larvas e tempo de desenvolvimento de alguns genótipos;

- 5) Verificar as frequências dos diferentes padrões em populações do campo;
- 6) Comentar sobre a história natural desta espécie;
- 7) Identificar possíveis associações miméticas de *C. cribraria* com outras espécies de besouros;
- 8) Evidenciar e discutir mecanismos de defesa dos besouros que compõem estas associações miméticas;
- 9) Verificar palatabilidade e mimetismo das diferentes espécies de besouros e dos diferentes padrões de *C. cribraria* que compõem estas associações frente a diferentes predadores;
- 10) Propor um modelo dos mecanismos responsáveis pela origem e manutenção do polimorfismo de *C. cribraria*.

II. MATERIAIS E MÉTODOS

II.1. Definição do Trabalho

Neste trabalho foram estudados aspectos da genética ecológica de *Chelymorpha cribraria* na região de Campinas, São Paulo. A maior parte do trabalho consistiu de observações e experimentos de laboratório; e alguns ensaios e observações de campo. A maioria dos dados, assim como os espécimes coletados no campo, eram de áreas ruderais ao Campus da Universidade Estadual de Campinas (SP). Apenas 2 espécimes de *C. cribraria* padrão "*cribraria*" utilizados nos experimentos para avaliação de diferenças na capacidade reprodutiva eram provenientes de Joaquim Egídio, distrito de Campinas (SP). Este ponto de coleta distava cerca de 20 Km da população de *C. cribraria* do Campus.

Em 1979 o Campus da UNICAMP permaneceu sem a jardinagem costumeira. Com isto ocorreu a invasão e o desenvolvimento de ervas, arbustos e trepadeiras típicas de áreas em sucessão. A população de *Ipomoea cairica* (Convolvulaceae), planta hospedeira deste Cassidíneo, era bastante grande.

Em dezembro de 1979, quando estava redigindo um artigo sobre hibridização entre duas espécies de borboletas miméticas (*Mechanitis polymnia* e *M. lysimnia*), fiz uma pausa para tomar um cafezinho. No caminho encontrei dois Cassidíneos em cópula, uma fêmea vermelha e preta e um macho laranja com pintas pretas no caso *Chelymorpha ruficeps* e *C. cribraria*. Inicialmente exclamei: "Mais um caso de hibridização interespecífica!"

A identificação das espécies de Cassidinae deste trabalho foi feita pelo Professor Dr. Zundir José Buzzi, da Universidade Federal do Paraná. Segundo Buzzi, cada um dos padrões de coloração de *Chelymorpha cribraria* corresponde, na literatura, a espécie distinta. Portanto, fazem-se necessárias algumas considerações preliminares sobre a sistemática destas espécies.

Através de resultados de cruzamentos e estudos das bases de herança genética dos padrões de coloração de *C. cribraria*, foi verificado tratar-se de uma espécie polimórfica e não de espécies distintas como descrito na literatura. As sinônimas foram estabelecidas por comparações entre as descrições originais e foto-tipo das espécies de *Chelymorpha* (de posse do Dr. Z.J. BUZZI) e dos diferentes padrões de *C. cribraria* encontrados em Campinas (SP). Verifiquei nas coleções de Cassidinae do Museu Nacional do Rio de Janeiro e Museu do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, que há outras variações nos padrões de coloração de *C. cribraria*, as quais reforçam a idéia do polimorfismo desta espécie.

11.2 Procedimento para estudos genéticos

Foram coletados no campo vários indivíduos dos diversos padrões de *Chelymorpha cribraria*, até então descritos como espécies biologicamente distintas. No laboratório foram realizados cruzamentos preliminares e seleção de linhagens homozígotas para uma primeira compreensão dos caracteres envolvidos, e formulação de hipótese sobre a herança genética desses caracteres. Dessas linhagens

homozigotas foram separados machos e fêmeas após 1 ou 2 dias da eclosão, o que garante indivíduos virgens, pois a maturação sexual ocorre dentro de 1 a 2 semanas.

Foram feitos cruzamentos entre as linhagens homozigotas, intercruzamentos da F1 e retrocruzamentos com padrões parentais homozigotos, de preferência os que envolviam caracteres recessivos. Nestes cruzamentos os casais ficaram individualizados, utilizando-se ora o macho ora a fêmea de um determinado genótipo. Este procedimento foi adotado para verificar se os caracteres estudados estavam ou não ligados ao sexo.

Cada casal foi colocado num vidro de 600 ml (tipo embalagem de palmito ou "maionese"), contendo no fundo uma tira de jornal velho dobrada ao meio e um pequeno frasco contendo água e duas a quatro folhas de *Ipomoea cairica*, cujos pecíolos eram seccionados obliquamente para as folhas não murcharem. A boca deste frasquinho era fechada com algodão hidrófilo para que os besouros não caíssem dentro. A tira de jornal servia de substrato para os besouros se deslocarem e colocarem seus ovos. O frasco maior era fechado com jornal velho e preso com elástico. Cada casal era vistoriado a cada dois dias, sendo removidas as desovas e substituído o alimento. As desovas eram individualizadas em frascos de vidro de 20 ml, fechados com algodão. Do lado de fora de cada frasco eram anotados, sobre fita adesiva, as datas de retirada da desova e sua procedência (casais de origem).

Todos os frascos pequenos com desova foram guardados em prateleiras, por ordem de retirada. Logo que as larvas de 1º estadio começavam a eclodir, era colocada dentro do frasco uma folha de *I.*

cairica como alimento. Nos dias consecutivos, retirava-se o grupo de larvas que normalmente estava num dos folíolos da folha velha, limpava-se o frasco, recolocava-se apenas a porção da folha velha com as larvas dentro do frasco, adicionando-se folha nova, fechando-se em seguida com algodão. Este procedimento foi repetido até que as larvas atingissem o início do 3º estadio, sendo então transferidas para vidros bem maiores, com volumes de 300 ou 600 ml, dependendo do tamanho do grupo de larvas. Estes frascos eram vedados com jornal velho preso com elástico. Toda manhã eram oferecidas folhas frescas, sendo removidas as velhas mais as fezes das larvas. Uma maneira prática de não perturbar as larvas era oferecer uma a duas folhas frescas, esperar em torno de 40 minutos para que elas se deslocassem para o alimento fresco e em seguida retirar os restos de fezes e folhas velhas, adicionando mais folhas frescas de *I. cairica*.

Quando as larvas estão no último estadio, prestes ao estágio de pré pupa, perdem o escudo dorsal preso à fúrcula, o qual é formado por exúvias e fezes secas. Nesta fase adicionou-se uma tira larga de jornal por dentro em torno do vidro. Este substrato é bom para as larvas empuparem. Do contrário empupariam nos restos de folhas velhas que, quando secas, dificultariam a emergência dos adultos, provocando muitas vezes deformações nos élitros e abdômen.

Quando os adultos emergem, exibem coloração caramelo claro nos élitros e pronoto, e aos poucos vão se definindo os pontos de pigmentação preta. As cores vermelho ou laranja dos élitros só se definem depois de alguns dias. Portanto, o primeiro passo foi separar machos e fêmeas para não copularem, e somente depois de 1 a 2 semanas verificar os fenótipos produzidos em cada cruzamento.

Depois desta fase, os descendentes foram transferidos para caixas maiores de madeira e tela de náilon, onde eram mantidos separados por genótipo e sexo.

Como foram coletados apenas alguns indivíduos de genótipos menos frequentes, estes foram multiplicados em laboratório através de cruzamentos e retrocruzamentos diversos. Procurou-se evitar altos graus de endocruzamento neste trabalho.

Todos os cruzamentos foram realizados em laboratório onde temperatura, umidade e fotoperíodo não podiam ser controlados, seguindo as variações diárias ao longo do ano.

Dos diferentes genótipos, (Figura 4) foram escolhidos 6 para obter indicações de possíveis diferenças quanto à capacidade reprodutiva e sobrevivência diferencial, medida através da percentagem de eclosão dos ovos e percentagem de sobrevivência das larvas.. As análises estatísticas foram feitas através de análise de variância e comparações múltiplas pelo teste de Kruskal-Wallis (HOLLANDER & WOLFE, 1973).

11.3. Dados Biológicos

Informações gerais sobre história natural de *Chelymorphe cribraria* foram fundamentadas com observações de campo e de laboratório. Foram realizadas sessões de observação e coleta no campo para verificação das plantas hospedeiras. Embora não tenham sido feitas amostragens sistematizadas ao longo do ano, foi possível estimar a frequência dos diferentes padrões de *C. cribraria* com base em

algumas amostras no período de verão, aliada aos registros de indivíduos sobre *Ipomoea cairica*, nos dias de coleta de alimento para as larvas e adultos do laboratório.

Todos os dias, quando eram coletadas folhas de *Ipomoea cairica*, estas eram examinadas, sendo registrada a presença de ovos, larvas e adultos de *C. cribraria*. Estas observações foram feitas em diferentes áreas ruderais ao longo do estudo, podendo-se com base nestes dados ter-se uma idéia da abundância desse cassidíneo ao longo do ano.

Foram feitos levantamentos e coletas de outras espécies de coleóptero com padrões de coloração semelhantes aos vários padrões cromáticos de *C. cribraria*. Registraram-se suas co-ocorrências, suas plantas hospedeiras, assim como seus mecanismos de defesa contra predadores no campo e no laboratório.

Estes mecanismos foram inferidos através de evidências diretas ou indiretas, tais como: secreções glandulares, odores fortes, auto-hemorragia, aspectos comportamentais deste grupo de besouros, todos aliados a experimentos de palatabilidade. Com base nestas evidências foram postulados possíveis anéis miméticos entre estes besouros, os quais foram utilizados em ensaios com aranhas e aves, como predadores.

II.4. Experimentos de Palatabilidade e Nimetismo

II.4.1. Experimento com Aranhas

Como alguns dos Cassidíneos estudados não apresentavam sinais visíveis ou olfativos de secreções perceptíveis aos sentidos humanos, foram usadas duas espécies de aranha em testes preliminares de predação.

Aranhas apresentam órgãos sensitivos em suas patas, capazes de detectar secreções líquidas ou odores da presa, discriminando tais substâncias (SAVORY, 1970).

Argiope argentata (Araneidae) constroi telas geométricas, perpendiculares ao solo, presas à vegetação. Habitualmente são encontradas em áreas abertas, ruderais, capoeiras, ou mesmo clareiras, caminhos e borda de mata; sempre com suas telas distando até 1 metro do solo (ROBINSON, 1969). Diversas vezes foram encontradas telas de *Argiope* armadas junto ou sobre *Ipomoea cairica* (Convolvulaceae), planta hospedeira de *Chelymorpha cribraria*. Portanto, essa aranha foi utilizada em alguns testes de palatabilidade deste besouro e de outros do mesmo local por ser predador potencial. Foram feitos alguns testes com esta aranha em áreas ruderais no município de Campinas (S.P.). Os besouros foram coletados no campo próximo às aranhas e, em seguida, lançados em suas telas. Para cada teste foram usados indivíduos distintos de *Argiope argentata*, evitando repetições.

Nephila clavipes, também constroi telas geométricas, habitualmente oblíquas, em alturas variáveis de até 5 metros do solo,

em corredores, caminhos ou pequenas clareiras dentro da mata (ROBINSON & MIRICK, 1971). Embora seja pouco provável que esta aranha possa ser predador potencial de *Chelymorphe cribraria*, ela foi utilizada por duas razões: discrimina presas impalatáveis como borboletas Ithomiinae (Nymphalidae) (VASCONCELLOS NETO & LEWINSOHN, 1984) e seu comportamento é característico e de fácil observação (veja ROBINSON & MIRICK, 1971; ROBINSON & ROBINSON, 1973).

Os testes de predação com *Nephila clavipes* foram conduzidos em laboratório numa estufa de 4,6 x 3,0 x 3,35 metros. Diariamente a aranha recebia pequenos gafanhotos, baratas ou besouros (*Lagria vilosa*, Lagriidae) como alimento. Os testes de palatabilidade das presas foram feitos após *Nephila* ter se alimentado pela manhã. Fome poderia alterar o limiar de aceitação de presas impalatáveis. A presa a ser testada era lançada na tela e registrado o comportamento da aranha.

Sempre que ocorreu rejeição de um dado tipo de presa pelas duas espécies de aranhas, foi oferecido em seguida gafanhoto ou outro coleóptero (*Tenebrio molitor* ou *Lagria vilosa*) como controle. Esta verificação é importante, pois a rejeição pode se dar por saciação do predador.

11.4.2. Experimentos com Aves

A finalidade desses experimentos foi verificar a palatabilidade de *Chelymorpha cribraria* e suas relações miméticas com outros besouros.

Foram utilizadas diversas espécies de aves nos testes de palatabilidade de *C. cribraria* e de outras espécies de besouro com padrão de coloração semelhantes. Os experimentos foram feitos em viveiros e galolas de diversos tamanhos, utilizando-se aves de origem selvagem e de cativeiro (Tabela 1).

Em todos os experimentos e testes foi utilizado *Palembus dermestoides* (Col., Cantharidae) como controle de saciação do predador, pois esta presa não poderia ser utilizada como controle experimental por ser bem menor e de consistência inferior à de várias espécies de besouro utilizadas nos testes de palatabilidade e mimetismo. Os besouros controle foram utilizados para verificar se a rejeição da presa anteriormente oferecida foi por outras causas que não saciação. Sempre foram oferecidas três a quatro *P. dermestoides* de cada vez, em cada teste. Nos experimentos com aves, cada teste ou série de testes era iniciada oferecendo o "controle" e depois a "presa a ser testada". Portanto, a sequência foi: controle, presa, controle, ...etc, encerrando-se com o oferecimento do controle (*Palembus dermestoides*). Este tipo de experimento caracteriza os experimentos de palatabilidade de presas (vide como exemplo Tabela 40).

Os experimentos de mimetismo envolveram outros procedimentos além da caracterização e compreensão das respostas comportamentais dos predadores frente às presas experimentais.

Tabela 1) Aves utilizadas nos experimentos de palatabilidade e mimetismo de besouros. Estas aves pertencem às famílias: Emberizidae (E), Icteridae (I), Phasianidae (P), Eurypygidae (Eu), Cracidae (C) e Tinamidae (T), sendo estas de origem (O) selvagem (s) ou criadas em cativeiro (c). Foram utilizados vários indivíduos (N) de diversas idades, em experimentos em viveiros de dimensões variadas (C x L x A).

Nome Científico e Família	Nome Popular	N	Idade (e sexo)	O.	Dimensão Viveiros
<i>Thraupis ornata</i> (E)	Sanhaço do Encontro	1	adulto	s	4,6 x 3,0 x 3,35 m
<i>Coryphospingus cuculatus</i> (E)	Tico-tico-rei	3	adulto	s	52,0 x 20,0 x 30,0 cm
<i>C. pileatus</i> (E)	Cravina	3	adulto	s	52,0 x 20,0 x 30,0 cm
<i>Gnorimopsar chopi</i> (I)	Pássaro Preto	1	adulto (macho)	s	50,0 x 30,0 x 60,0 cm
<i>Gallus gallus</i> (P)	Pinto	2	12 dias	c	30,0 x 14,0 x 15,0 cm
		10	15 dias	c	idem
		12	20 dias	c	25,0 x 24,0 x 26,0 cm
		10	30 dias	c	idem
		3	33 dias	c	idem
<i>Phasianus colchicus mongolicus</i> (P)	Faisão	1	adulto (macho)	c	1,5 x 1,0 x 1,5 m
<i>Eurypyga helias</i> (Eu)	Pavozinho do Pará	1	adulto (fêmea)	s	quintal, semi-cat.
<i>Mitu mitu tomentosa</i> (C)	Mutum-cavalo	1	casal	s	4,5 x 1,5 x 3,0 m
<i>Pipile jacutinga</i> (C)	Jacutinga	1	adulto (fêmea)	c	4,5 x 1,5 x 3,0 m
<i>Penelope superciliosus</i> (C)	Jacu	1	adulto (macho)	c	4,5 x 1,5 x 3,0 m
<i>Penelope pileata</i> (C)	Jacu	2	adulto (casal)	s	4,5 x 1,5 x 3,0 m
<i>Tinamus solitarius</i> (T)	Macuco	3	jovem (3 meses)	c	1,5 x 1,0 x 1,5 m
		5	jovem (5 meses)	c	4,6 x 2,0 x 2,0 m
		2	adulto (fêmea *)	c	4,6 x 2,0 x 2,0 m
		1	adulto (fêmea **)	c	4,6 x 2,0 x 2,0 m
<i>Crypturellus undulatus vermiculatus</i> (T)	Jau	2	adulto	s	4,6 x 2,0 x 2,0 m
		2	adulto	c	4,6 x 2,0 x 2,0 m
<i>C. obsoletus obsoletus</i> (T)	Inhambuaguçu	7	adulto (jovem)	c	2,0 x 1,5 x 1,4 m
<i>Rhynchotus rufescens</i> (T)	Perdiz	2	adulto (macho)	c	2,0 x 1,5 x 1,4 m
		1	adulto (fêmea)	c	idem

* 18 meses de idade; ** fêmea com mais de 8 anos de idade.

As respostas comportamentais dos predadores utilizados foram classificadas em três categorias:

- a) Predação - a ave bica e ingere prontamente a presa.
- b) Rejeição - o predador bica, mandibula, toca com a língua, deixando em seguida cair a presa. Em alguns casos a rejeição é drástica, pois o predador ao tocar a língua em secreção da presa, balança rapidamente a cabeça, arremessando prontamente a presa.
- c) Evitação - ocorre em duas condições. A primeira se manifesta quando o predador, por experiência anterior do aposematismo da presa detecta visualmente e recusa esta ou outras presas com o mesmo padrão de coloração, porém sempre preda a presa controle. Nesta categoria predadores podem bicar de leve a presa, porém não ocorre mandibulação. A bicada leve auxilia na identificação da presa, sendo esta prontamente evitada. No segundo caso ocorre evitação sem que o predador ("ingênuo") tenha tido experiência anterior com itens impalatáveis, porém preda as presas controle.

Nestes experimentos os predadores exibiram outros comportamentos, como o de medo, cautela e precipitação. O predador precipitado é aquele que tão logo detecta a presa, bica-a prontamente tentando ingeri-la. Outros indivíduos são mais cautelosos, pois ao detectar a presa, observam-na por alguns segundos antes de bicar e mandibular. Neste último caso, esta sequência comportamental ocorre suavemente e não bruscamente como no caso anterior. O predador que exhibe sinais de medo evita a presa oferecida. Após detectá-la, habitualmente aproxima-se e afasta-se, ou recua em relação à presa. Este comportamento pode ser verificado em predadores com experiência prévia com presas aposemáticas ou em predadores ingênuos (os quais não tiveram experiência prévia), sendo a aversão neste caso provavelmente inata.

Os experimentos de palatabilidade e mimetismo das espécies de besouros estudadas neste trabalho foram conduzidos do seguinte modo: inicialmente era oferecida a presa controle e depois a presa a ser testada como modelo aposemático seguido pela presa controle. Esta sequência foi repetida sucessivamente até que a presa testada fosse evitada. A partir da primeira evitação era oferecida o controle e depois o imitador (outra espécie de besouro com o mesmo padrão de coloração da primeira), depois o controle novamente. Se o mímico fosse evitado e o controle predado, então, havia evidências de aprendizagem, onde o predador associou a experiência desagradável (rejeição - impalatabilidade) com o padrão de coloração da presa (vide como exemplo Tabelas 41, 44).

Em função das respostas apresentadas pelos predadores, as presas eram classificadas em: palatáveis, de impalatabilidade mode-

rada e altamente impalatável. Presas palatáveis são aquelas prontamente predadas, não se observando nenhuma outra reação do predador. Presas de impalatabilidade moderada são aquelas que após serem predadas desencadeiam no predador algum tipo de resposta comportamental associada à impalatabilidade, como: balançar a cabeça, limpar várias vezes o bico, e/ou beber muita água. Este tipo de presa pode inicialmente ser predada, passando a ser em seguida rejeitada e até mesmo evitada. Este tipo de presa pode ser predada ou rejeitada dependendo de características individuais das espécies de predadores. Presas altamente impalatáveis são aquelas prontamente rejeitadas, as quais exibem secreções glandulares ou sangramentos reflexos, com odor forte ao olfato humano. Esta classificação foi utilizada durante a discussão de mecanismos de defesa das espécies de besouros deste trabalho.

Foram feitos testes preliminares da palatabilidade de *C. cribraria* com sanhaço (*Thraupis ornata*), tico-tico-rei (*Coryphospingus curculatus*), cravina (*C. pilatus*) e pássaro preto (*Gnorimopsar chopi*).

11.4.2.1. Experimentos com Phasianidae

11.4.2.1.1. Experimentos com *Gallus gallus*

Nos próximos experimentos foram utilizados pintinhos machos, *Gallus gallus* (Phasianidae), variedade comercial "Hy-line ITO", procedentes da granja ITO, Campinas (SP). Foram realizados testes preliminares com pintinhos de 12 dias e cinco experimentos com grupos de pintinhos de idades diferentes. Como as presas a serem oferecidas diferiam em tamanho e consistência foram usados predadores de 12, 15, 20, 30 e 33 dias de idade. A razão principal foi verificar se os casos de rejeição ou desistência eram devidos a impalatabilidade ou incapacidade e dificuldade em apanhar e comer a presa.

Os pintinhos de 12 e 15 dias foram mantidos em gaiolas de metal, separadas umas das outras por folhas de papelão. O assoalho da gaiola era forrado com jornal, trocado diariamente pela manhã. No fundo da gaiola eram colocados um frasco com água e outro com ração, renovados diariamente (veja BEGOSSI, 1984). Além disso, eram oferecidos *P. dermestoides* numa placa branca medindo 4,5 cm de diâmetro por 1,0 cm de altura. Este procedimento foi adotado para acostumar os pintinhos com presas vivas. A placa branca foi utilizada para que as presas ficassem mais aparentes aos predadores. Os experimentos foram feitos sempre após as 12:00 horas, tendo os pintinhos sempre sido alimentados antes para descartar a possibilidade de fome exagerada, que altera o limiar de aceitação de presas impalatáveis, como já comentado por HOLLING (1965).

Os pintinhos de 20 e 30 dias foram mantidos agrupados nos primeiros 10 dias, quando eram oferecidos ração, água e besouros controle. A partir do 11º dia foram individualizados em gaiolas de madeira, com fundo e tampa de madeira e demais faces com tela de nylon branca. As gaiolas eram forradas com folhas de jornal, trocadas diariamente. Todas as manhãs eram oferecidos água, ração e besouros controle conforme descrito anteriormente. Todas as presas a serem testadas foram colocadas na placa de cor branca.

O 1º experimento foi conduzido com 10 pintinhos de 15 dias de idade, para verificar a palatabilidade de *Chelymorpha cribraria* (formas: *ruficeps*, *rufipennis* e *multiguttata*) (Tabela 40).

O padrão de coloração semelhante de *Epilachna cacica* (Coccinellidae) com *C. cribraria inclusa* e *C. cribraria cinctipennis* (formas homozigotas e heterozigotas) sugeriram um segundo experimento para verificar a palatabilidade e mimetismo destas espécies de besouro. Foram utilizados 12 pintinhos de 20 dias de idade, mantidos em viveiros como descritos anteriormente. Cada série de testes foi conduzido oferecendo-se inicialmente o controle, depois *Epilachna*, depois controle. A 2ª presa a ser testada na maioria das vezes foi *Epilachna* e nas outras *C. cribraria cinctipennis*. Na série de testes, *Epilachna* ou as formas *inclusa* e *cinctipennis* de *C. cribraria* (Tabela 41) foram oferecidas em sequência não padronizada para cada predador.

Como *Epilachna cacica* apresenta auto-hemorragia nas patas, cujo cheiro é bastante forte ao olfato humano, foi utilizada esta presa inicialmente como modelo e *C. cribraria inclusa* e *C. cribraria cinctipennis* como mímicos. O inverso não foi experimenta-

do, pois as respostas dos pintinhos frente a *C. cribraria* foram muito variáveis em ensaios preliminares, assim como no 1º e 3º experimentos.

O 3º e o 4º experimentos com pintinhos foram realizados para verificar se as espécies *Chelymorpha informis* e *C. cribraria cribraria* e *Metriona sexpunctata* (estado laranja), com padrões de coloração semelhantes são palatáveis e se há mimetismo entre elas. A sequência de oferecimento de presas e as respostas do predador encontram-se nas Tabelas 42 e 43 dos resultados. No 3º experimento foram utilizados pintos de 30 dias de idades, pois *C. informis* era muito grande para predadores mais jovens. Como houve muita variação nas respostas dos pintos em relação às presas, foi montado o 4º experimento, utilizando-se indivíduos do grupo experimental anterior. Nos três dias consecutivos ofereceu-se um Escarabeídeo ligeiramente maior que *C. informis* e de dureza semelhante. Neste experimento, foram utilizados pintos que consumiram o Escarabeídeo. Na série de testes, *Palembus dermestoides* foi mais uma vez utilizado como controle de saciação.

O último experimento, com *Gallus gallus*, foi realizado com três pintos de 33 dias de idade pertencentes ao grupo de predadores utilizados no 3º experimento. Estes pintinhos haviam predado Escarabeídeos em dias anteriores. Este besouro era maior ou de tamanho semelhante ao das espécies de besouro utilizados neste experimento. Foram feitos testes cruzados procurando demonstrar a impalatabilidade de *Cryptostetha notatifrons* e *Epilachna cacica* e o mimetismo das formas *ruficeps* e *cinctipennis* de *C. cribraria* respectivamente. A ordem de oferecimento das presas e as respostas dos predadores encontram-se na Tabela 44.

11.4.2.1.2. Experimento com Falsão

Outro Phasianidae, *Phasianus colchicus*, foi utilizado para verificar palatabilidade de *Botanochara impressa* e o mimetismo de *C. cribraria multiguttata* por esta primeira espécie de Cassidíneo. Inicialmente foi oferecida a presa controle, depois um *B. impressa*, depois o controle e em seguida um indivíduo do padrão *multiguttata* de *C. cribraria*. Este teste foi encerrado com o oferecimento da presa controle.

11.4.2.1.3. Experimentos com Cracidae e Tinamidae

Como as respostas dos pintos foram heterogêneas, procurou-se diversificar as espécies de predadores utilizados nos testes de palatabilidade e mimetismo. Nesta segunda fase de experimentação, foram usadas aves como Cracídeos e Tinamídeos pelas seguintes razões:

a) são aves de maior porte que os pintos e com bicos proporcionalmente bem maiores que as presas oferecidas, reduzindo assim a probabilidade de rejeição por dificuldade de mandibulação;

b) são criadas e estudadas em cativeiro pelo Sr. Atílio Nelson D'Angieri e filhos Alessandro e Rosano, e graças a seu consentimento e apoio logístico, puderam ser realizados esses experimentos;

c) por essas aves serem muito mansas e a maioria nascida e criada em cativeiro (predadores "ingênuos");

d) por receberem diariamente uma dieta bastante diversificada e balanceada, constituída por: ração balanceada de pássaros, quirera de milho, milho em grão, alpiste, painço, aveia em grão, almeirão, couve, pedaço de carne e pão molhado ao leite. Uma vez por semana recebem larvas de *Tenebrio molitor* e outros besouros. Exporadicamente recebem sementes de girassol. Esta alimentação é muito importante, pois fome exagerada ou deficiências poderiam abaixar o limiar de aceitação de presas impalatáveis como já comentado por HOLLING (1965);

e) pelo habitat e hábito alimentar dos Cracídeos e Tinamídeos podem ser considerados como predadores potenciais das espécies de besouros aqui estudadas. Cracídeos como mutum e jacu são onívoros, comendo sementes e insetos no chão da mata, áreas mais abertas como capoeiras e campos marginais. Jacutinga, por sua vez, é encontrada mais no estrato arbóreo. Do mesmo modo Tinamídeos são onívoros que vivem no chão de matas, capoeiras e campos (SCHUBART *et al.*, 1965; SICK, 1985).

11.4.2.1.3.1. Experimentos com Cracídae

Mitu mitu, popularmente conhecido como mutum cavalo, tem porte grande, e bico bastante robusto, sendo esta última característica mais acentuada no macho. Proporcionalmente, o bico desta ave é bem maior que as espécies de besouros utilizadas nos experimentos. Durante todo o experimento, o casal de mutum permaneceu junto, sempre um olhando o que o outro estava bicando. Segundo observação pessoal de Alessandro D'Angieri, o macho habitualmente apanha itens alimentares, oferecendo-os à fêmea.

O casal de *Penelope pileata* também permaneceu junto, enquanto que no outro casal de jacu só o macho foi utilizado. No caso da jacutinga, só a fêmea foi utilizada nos testes de predação.

Foram feitos experimentos com essas aves para verificar palatabilidade e mimetismo de besouros com padrões de coloração vermelho pintado e vermelho liso. A ordem de oferecimento das presas encontra-se entre parênteses na Tabela 45. Em todos os testes foram oferecidos indivíduos de *P. dermestoides* antes e depois de cada presa.

II.4.2.1.3.2. Experimentos com Tinamidae

Foram realizados vários experimentos de palatabilidade e mimetismo envolvendo como presas *Chelymorpha cribraria* (formas *cribraria*, *ruficeps* e *multiguttata*) e outras espécies de besouros dos mesmos padrões de coloração (vermelho, vermelho pintado, laranja pintado) e como predadores macuco, inhambu, perdiz e jacó.

Macucos de diferentes idades, jovens e adultos, foram utilizados nestes experimentos. Tanto os jovens de 3 meses como os de 5 estavam agrupados em viveiros diferentes, enquanto as fêmeas adultas individualizadas (Tabela 46).

Testes de palatabilidade de *Chelymorpha cribraria* foram conduzidos com 8 adultos jovens de inhambu-guaçu que estavam num mesmo viveiro (Tabela 47). Perdizes adultas, agrupadas em outro viveiro, também foram utilizadas como experimento de palatabilidade e mimetismo de *Chelymorpha cribraria ruficeps* e *Cryptostetha notatifrons*.

Por sua vez, duas fêmeas de jaó estavam individualizadas em diferentes viveiros e um casal agrupado. Estas aves foram utilizadas no experimento de palatabilidade de *Chelymorpha cribraria* formas *rufipennis* e *ruficeps* e do mimetismo desta última com *Cryptostetha notatifrons* (Tabela 48).

11.4.2.1.3.3. Experimentos com Eurypygidae

Eurypyga helias, popularmente conhecida como pavãozinho do Pará, é uma espécie de ave essencialmente insetívora, sendo encontrada ao longo de igarapés na região Amazônica e no Centro-Oeste (Mato Grosso).

Uma fêmea desta espécie, vivendo solta em um quintal junto a um pequeno tanque de água, foi utilizada nos experimentos de palatabilidade e mimetismo das espécies de besouros de cor metálica, incluindo *Chelymorpha cribraria alternans*. Numa segunda fase esta mesma ave foi utilizada em testes semelhantes envolvendo *Chelymorpha cribraria ruficeps* e *Cycloneda sanguinea*, ambas de cor vermelha e preta. Em todos os testes foram oferecidos inicialmente o besouro controle, *Palaemonetes pugio*, depois as presa e em seguida o controle novamente (Tabela 49).

III. RESULTADOS

III.1. Aspectos Sistemáticos

O gênero *Chelymorpha*, que foi aproveitado do Chevrolet Dej. Cat. (ed. 3, p 369), foi criado por BOHEMAN em 1854, no segundo volume de sua monografia. Segundo SPAETH (1909) os caracteres mencionados por BOHEMAN (1854, p. 1-2) não eram suficientes para definir o gênero, pois algumas espécies incluídas por BOHEMAN e outros, não possuíam as características do gênero.

Segundo SPAETH (1909), *Chelymorpha* Bohem. pode ser definida pelos seguintes caracteres:

"Antenas relativamente curtas, alcançando até os ângulos posteriores do pronoto, do primeiro ao quinto artículo, lisos, cilíndricos, brilhantes; o segundo artículo sempre mais curto que o primeiro e o terceiro, mais ou menos esférico; o quinto artículo dilatado em direção à ponta; do 6º ao 11º artículo, pubescentes, foscos, fortemente dilatados, achatados, mais largos que grossos, de seção elíptica. A cabeça não é retraída embaixo de pronoto, e sim geralmente visível por cima ou, no máximo, encoberto pela margem anterior extrema do pronoto; ela está num tubo cuja extremidade inferior é muito mais curta do que a superior e é formada pela margem anterior do prosterno; a parte superior deste tubo forma o abaulamento mediano do pronoto; este último é mais fortemente abaulado no meio, geralmente emarginado, só raras vezes inteiramente arredondado, nos lados arredondados sem formação de ângulos fortes, a base profundamente bi-sinuada a cada lado, os ângulos posteriores

são agudamente projetados para trás, e em machos robustos englobam inclusive os ângulos umerais; a face ventral é espessada em ambos os lados da cabeça e termina abruptamente em um canto junto à cabeça de modo que esta fica englobada com suas partes latero dorsais; este espessamento faz parte do tubo mencionado acima. Entre o canto e o prosterno forma-se geralmente um sulco profundo, às vezes superficial, onde os artículos basais das antenas se encaixam em posição de repouso, enquanto que para encostar os artículos terminais serve uma superfície recurvada contra os ângulos posteriores da parede, lisa e brilhante, interior e ventral do protórax. Élitros encostam com sua base no pronoto ou são englobados pelos ângulos posteriores (principalmente nos machos de certas espécies). Porém nunca são mais largos na base do que a margem posterior do pronoto; os úmeros não são emarginados para receber as abas do pronoto; o disco nunca é separado da aba por uma linha de pontuação; falta uma ponte da aba.

A sutura é acompanhada na metade posterior por uma faixa estreita, esta geralmente delimitada externamente por uma linha fina e entalhada.

O prosterno é constituído na maioria das espécies de duas carenas altas e estreitas, separadas entre si por um sulco estreito e profundo, que não alcançam inteiramente a margem anterior e não englobam posteriormente uma depressão alargada. Em algumas poucas espécies o sulco mediano é menos profundo, e anteriormente obsoleto, terminando atrás em uma depressão rasa. A margem anterior do prosterno é muito levemente emarginada no meio, nunca projetada lateralmente em ângulos. As garras possuem um dente basal forte em

ângulo reto ou agudo. Portanto as características essenciais do gênero *Chelymorphe* são: a cabeça não totalmente escondida sob o pronoto; a conformação de sulcos antenais e a do lado ventral do pronoto junto a estes; a conformação da base do pronoto; o dente das garras e a falta de uma linha de pontuações separando a aba do disco. A estranha conformação do prosterno não pode ser considerada como característica essencial do gênero porque existem modificações (variações) em algumas espécies assim como indivíduos."

Chelymorphe contém 101 espécies descritas, todas do Novo Mundo. São encontradas desde a Patagônia, na Argentina, até o Canadá (BLACKWELDER, 1946). Em muitos casos, os principais caracteres utilizados na separação das espécies foram coloração e pequenas variações no tamanho. As espécies deste gênero são muito pouco conhecidas, não havendo trabalhos sistemáticos envolvendo estudos de genitália, cariótipo, biologia, zoogeografia e ecologia.

Algumas das espécies descritas como distintas, na realidade são variações cromáticas, constituindo-se assim em polimorfismo cromático. Este é o caso de *Chelymorphe cribraria* F., 1775.

Neste trabalho considera-se como sinônimos de *C. cribraria* as seguintes espécies:

a) Padrões cromáticos de Campinas, São Paulo, Brasil

Chelymorpha puncticollis Boh., 1854

C. alternans Boh., 1854

C. lasciva Boh., 1862

C. multiguttata Boh., 1854

C. ruficeps Boh., 1854

C. rufipennis Boh., 1854

C. adnata Boh., 1854

C. infirma Boh., 1854

C. columbica Wiese, 1921

C. parummaculata Boh., 1854

C. cictipennis Boh., 1854

C. inclusa Boh., 1854

b) Padrões cromáticos da Argentina e Paraguai

C. testaceomarginata Boh., 1854

C. scitula Boh., 1854

C. disconotata Boh., 1854

Estas espécies foram agrupadas utilizando-se os seguintes critérios: *C. cribraria* na região de Campinas, São Paulo, é polimórfica e suas formas cromáticas co-ocorrem; utilizam as mesmas

plantas hospedeiras; acasalam-se no campo e no laboratório deixando descendentes férteis. Estas formas cromáticas enquadram-se perfeitamente nas descrições das espécies citadas acima. Além das descrições originais, foram comparadas também as diversas formas aqui estudadas com "fototipos" destas espécies nominais (Vide tabela 2).

III.1.1. Padrão *cribraria*

Chelymorpha cribraria padrão *cribraria* (Figura 3 h,n) apresenta pronoto e élitros de coloração alaranjada. O pronoto pode apresentar 2 a 4 pintas pretas, às vezes 6 maiores como em *C. variabilis*. Algumas vezes estas manchas se fundem formando manchas maiores, dando a impressão de que o pronoto é acastanhado com manchas alaranjadas. Os élitros contêm muitas pintas pretas pequeninas. A densidade e o tamanho das pintas são variáveis. Em alguns espécimes tem-se a impressão que estas estão ausentes, pois são poucas e de leve pigmentação. No Rio de Janeiro há populações onde indivíduos são ora como *cribraria* típica, ora com pintas minúsculas, ora quase imperceptíveis. Estes dois últimos padrões enquadram-se nas descrições de *C. puncticollis* Boh., 1854 e *C. variabilis* Boh., 1854.

III.1.2. Padrão *alternans*

Há outro padrão cromático, próximo de *cribraria*, que difere deste pela presença de duas faixas douradas confluentes em cada élitro (Figura 3 : g, m). Nestas faixas, as pintas pretas são menos evidentes. Quando fixados a seco, os élitros perdem o dourado passando a amarelado. Comparando-se estes espécimes com diapositivos do tipo de *Chelymorphe alternans* e a descrição desta espécie, não há como separá-los. Portanto, "*alternans*" deve ser mais uma forma cromática de *C. cribraria*.

III.1.3. Padrão *multiguttata*

Outro padrão de coloração de *C. cribraria* é pronoto preto, élitros vermelhos sanguíneos com pintas pretas. Do mesmo modo densidade e tamanho de pintas variam. Em alguns indivíduos heterozigotos para a forma *cribraria* (laranja pintado) as pintas podem ser menores e mais espalhadas; e na forma homozigota para vermelho pintado são mais densas e maiores. Na literatura, *Chelymorphe lasciva* e *C. multiguttata* separam-se principalmente pelo tamanho e densidade dessas pequenas pintas nos élitros; o que também foi verificado nos tipos através de diapositivos. Este padrão vermelho pintado de *C. cribraria* corresponde às espécies descritas como *C. lasciva* e *C. multiguttata*. Neste trabalho este padrão de coloração será denominado "*multiguttata*" (Figura 3 : l, o).

III.1.4. Padrão *ruficeps*

C. ruficeps difere de *C. lasciva* e *C. multiguttata* pela ausência de pintas pretas, que é dada por um gene. Portanto, a forma "*ruficeps*" se caracteriza pelo pronoto preto, às vezes com pequena mancha ferrugínea na região da cabeça; e os élitros vermelho-sanguíneos normais (sem pintas). Não há como separar adultos jovens da forma *ruficeps* e adultos de *C. rufipennis*, pois ambos têm pronoto preto e élitros caramelos. Somente depois de 4 a 5 dias a pigmentação vermelha começa a ser depositada nos élitros da forma "*ruficeps*" (Figura 3 - j).

III.1.5. Padrão *rufipennis*

Casais de *C. rufipennis* sempre segregam *C. ruficeps* e *C. multiguttata*. *C. rufipennis* é uma outra forma cujo pronoto preto é dividido ao meio por uma lista estreita caramelo que depois margeia frontalmente o pronoto listado; os élitros sempre são caramelos.

Alguns indivíduos de *C. rufipennis* obtidos em laboratório apresentam duas pequenas manchas de cor caramelo no pronoto, na região marginal, sobre a cabeça. Na literatura, este padrão corresponde à descrição de *C. adnata*. Boheman comenta que este padrão é mais facilmente verificado no macho, sendo a fêmea desta espécie praticamente igual à de *C. rufipennis*.

Na realidade, estas duas espécies correspondem a formas cromáticas de *C. cribraria*: padrão "*rufipennis*" (Figura 3 - p) e padrão "*adnata*" (Figura 1 - 16).

III.1.6. Padrões Cromáticos

Próximos: *parummaculata*,*columbica* e *infirmis*

Quando se cruza, no laboratório, machos e fêmeas da forma cromática cujo pronoto é listado e os élitros caramelos lisos, o resultado é uma F1 com o mesmo padrão de coloração dos pais, havendo em alguns casos variações na intensidade e regiões de pigmentação do pronoto. Gerações sucessivas podem apresentar uma gama maior de variação na pigmentação do pronoto, indo desde todo caramelo até preto com lista caramelo no meio (Figura 1 e 3). A forma extrema com pronoto todo claro (caramelo) ou com 2 a 4 pequenas pintas pretas enquadra-se na descrição de *C. parummaculata*. *C. columbica*, por sua vez difere desta última espécie por apresentar manchas irregulares no pronoto, com formato de acento circunflexo. *C. infirma* apresenta esta pigmentação mais acentuada, correspondendo a uma faixa preta com projeções na forma de picos. Estas três espécies têm élitros de cor caramelo e, portanto, devem corresponder a formas cromáticas de *C. cribraria*, cujas diferenças repousam na variação de pigmentação do pronoto. Como esta variação é grande, e como não se conseguiu diapositivos dos tipos de todas as espécies de *Chelymorphe*, há possibilidade de outras espécies descritas corresponderem também a formas *C. cribraria* tratadas aqui.

III.1.7. Padrão *cinctipennis*

C. cinctipennis caracteriza-se pelo pronoto preto, élitros caramelos, tendendo para queimado, com faixa preta estreita circundando todo élitro. Esta faixa pode ser mais estreita, dando a impressão de estar interrompida em um ou dois pontos; ou mais larga formando um anel ovalado cujo interior é de cor castanho escuro (Figura 3 - l).

III.1.8. Padrão *inclusa*

A F1 de cruzamentos de machos e fêmeas de *C. cinctipennis* é composta por: *C. ruficeps* ou *C. multiguttata*, *C. cinctipennis* e um padrão homozigoto muito parecido com *C. cinctipennis* (padrão *inclusa*, figura 3 - r). Difere por apresentar pronoto preto com lista caramelo mediana, que depois o margeia frontalmente. Em alguns espécimes esta lista mediana do pronoto praticamente não existe ou é muito estreita, sendo ela perceptível somente no adulto jovem. Em alguns adultos mais velhos a pigmentação preta é intensa, mascarando este caráter. Os élitros são caramelo, porém de difícil observação, pois um gene para ornamentação confere um anel ovalado largo e de cor preta. O interior deste anel é marrom escuro, às vezes praticamente preto. Na realidade o que resta de caramelo nos élitros é a margem. Espécimes com este padrão cromático são conhecidos como *C. inclusa* (Figura 3 - r, x). *C. cinctipennis* corresponde à forma heterozigota entre este padrão cromático e o padrão "ruficeps" ou "multiguttata".

III.1.9. Outros Padrões

Na Argentina são encontradas *Chelymorphe testaceomarginata*, cujo pronoto é caramelo com duas pintas pretas e élitros caramelos com duas manchas pretas maiores e alongadas, e *C. scitula* que difere da primeira por apresentar as pintas do pronoto bem maiores e as manchas pretas dos élitros como faixas mais estreitas. Uma terceira espécie, *C. disconotata*, do Paraguai, apresenta pronoto caramelo com duas pequenas manchas pretas (pouca pigmentação) lembrando um acento circunflexo. Cada élitro, de cor caramelo, contém uma faixa preta alongada. Mais uma vez estas diferenças devem corresponder a variações de pigmentação do pronoto e as faixas pretas de diferentes espessuras parecem corresponder a um achatamento do anel preto do élitro de *C. cinctipennis* e deposição completa de pigmento preto no seu interior. Características semelhantes foram obtidas por cruzamento em laboratório, selecionando-se *C. inclusa* (forma homozigota) com élitros quase todo preto e margens caramelo. O passo seguinte seria o estreitamento desta mancha preta (o que não foi obtido por seleção no laboratório).

Foram obtidas, por cruzamentos e retrocruzamentos de *C. cribraria inclusa* (forma homozigota) com *C. cribraria cribraria*, indivíduos com pronoto exibindo variação na intensidade e tamanho das duas manchas pretas do pronoto a exemplo da variação do pronoto de *C. testaceomarginata*, *C. scitula* e *C. disconotata*. Embora não tenha sido estudada a genética destas três espécies elas podem ser derivadas de *C. cribraria* forma *inclusa* (homozigota). Por coocorrerem com *C. ruficeps* e terem sido encontradas em cópula, devem tam-

corresponder a formas cromáticas de *C. cribraria* (Tabela 2).

III.1.10. Prováveis Sinônimos

C. variabilis Boh. 1854 foi descrita a partir de material proveniente de Buenos Aires e Corrientes (Argentina) e Rio de Janeiro (Brasil). Espécimes com este padrão de coloração (pronoto laranja com 2 a 6 pequenas pintas pretas e élitros com várias pintas pequeninas de cor preta) foram encontradas em Ubatuba e Cubatão, Estado de São Paulo (Brasil). Provavelmente esta é a mesma espécie encontrada no Rio de Janeiro. Esta espécie da região litorânea na Mata Atlântica é *C. cribraria*. Portanto, há grandes chances de *C. variabilis* e *C. cribraria* serem sinônimos. Segundo FRERS (1922), de VAIO *et al.* (1975) e ZOLESSI (1968) *C. crucifera* é forma cromática de *C. variabilis*. *C. crucifera* tem pronoto caramelo com uma mancha preta central e duas laterais, e os élitros são caramelos com uma cruz de malta sobre eles (Vide figura 3, p.38, ZOLESSI, 1968).

Para resolver o problema taxonômico deste grupo de Cassidíneos, além dos estudos de biologia reprodutiva e genética mendeliana, há necessidade de estudos de genitália dos tipos, de cariótipo, zoogeografia e ecologia.

Tabela 2) Padrões cromáticos de *Chelymorpha cribraria* (* = vermelho sanguíneo; Ho = homozigota; Ht = heterozigota; ? = desconhecida)

Padrões cromáticos	Tipo de pronoto	Cor de élitro	Ornamentação principal/adicional		Linhagens
Padrões em Campinas					
<i>cribraria</i>	P1	laranja	pintado	normal	Ho/Ht
<i>puncticollis</i>	P1	laranja	pintado	normal	Ho/Ht
<i>alternans</i>	P2	laranja	pintado	metálico	Ho
<i>multiguttata</i> e <i>lasciva</i>	P13	vermelho*	pintado	normal	Ho/Ht
<i>ruficeps</i>	P13	vermelho*	normal	normal	Ho/Ht
<i>rufipennis</i>	P13	caramelo	normal	normal	Ht
<i>rufipennis list.</i>	P11	caramelo	normal	normal	Ho/Ht
<i>adnata</i>	P12	caramelo	normal	normal	Ht
?	P4	caramelo	normal	normal	Ho/Ht
<i>infirma</i>	P6	caramelo	normal	normal	Ho/Ht
<i>columbica</i>	P3	caramelo	normal	normal	Ho/Ht
<i>parummaculata</i>	P1	caramelo	normal	normal	Ho/Ht
<i>cinctipennis</i>	P13	caramelo	moldurado	normal	Ht
<i>inclusa</i>	P11	caramelo	moldurado	normal	Ho
Padrões da Argentina e Paraguai					
<i>testaceomarginata</i>	P4	caramelo	mancha preta alongada	normal	?
<i>scitula</i>	P10	caramelo	>>	normal	?
<i>disconotata</i>	P1 ou 3	caramelo	>>	normal	?

III.2. Estudos genéticos de *Chelymorphe cribraria*

III.2.1. Genética dos Diferentes Padrões

Em dezembro de 1979 foram encontrados no campo uma fêmea de *Chelymorphe ruficeps* e um macho de *Chelymorphe cribraria* em cópula. No laboratório a F1 deste cruzamento era constituída pelas duas espécies. Fêmeas de *C. multiguttata*, coletadas no campo, produziram como descendentes: *C. multiguttata* e *C. cribraria*, ou *C. ruficeps*, ou *C. rufipennis*. Esta última espécie por sua vez, quando cruzada entre si, produzia *C. ruficeps* ou *C. multiguttata*, *C. rufipennis* (típica) e um outro padrão cromático semelhante a *C. rufipennis*, porém com pronoto listado.

Dois meses mais tarde foi coletada uma fêmea de *C. cinctipennis* que segregou *C. ruficeps* e *C. cinctipennis*. Um grupo de larvas irmãs, encontradas no campo, metamorfoseou *C. multiguttata* e *C. alternans*.

A partir deste conjunto de informações, era quase certo tratar-se de uma espécie de Cassidíneo polimórfico com diferentes padrões de coloração.

Estes padrões de coloração são dados por combinações de caracteres como cor do pronoto e cor e ornamentação dos élitros.

O pronoto pode ser de cor preta (B) ou variegado (b). Este último caráter compreende uma gama de variação de pontos de pigmentação preta indo desde listado até todo claro: (P1 a P11) (Figura 11); neste caso a cor de fundo do pronoto é a mesma dos élitros (caramelo ou laranja).

O pronoto pode ser de cor preta (B) ou variegado (b). Este último carácter compreende uma gama de variação de pontos de pigmentação preta indo desde listado até todo claro: (P1 a P11); neste caso a cor de fundo do pronoto é a mesma dos élitros (caramelo ou laranja) (Figura 1).

Os élitros podem ser de cor: caramelo, vermelho sanguíneo ou laranja. A ornamentação é dada pela presença ou não de pigmentação preta em determinados pontos dos élitros. Neste caso verifica-se três tipos de élitros:

- a) moldurado: faixa estreita de cor preta próxima à margem dos élitros, formando um anel ovalado.
- b) normal: sem nenhum ponto de pigmentação.
- c) pintado: várias pintas pretas pequenas espalhadas nos élitros.

Além destas características os élitros podem ter ornamentação adicional que lhes confere aspecto metálico dourado. Neste caso há duas faixas metálicas confluentes em cada élitro, além de tons metálicos no pronoto.

Os epítetos específicos das *Chelymorphæ* sinónimas de *C. cribraria* serão utilizados para caracterizar os diferentes padrões de coloração desta espécie. Tanto no campo como no laboratório estes padrões correspondem a formas homozigotas e/ou heterozigotas. (Tabela 2).

Foram seleccionados em laboratório linhagens homozigotas dos diferentes padrões cromáticos por três gerações consecutivas. A partir destas linhagens foram feitos os diversos cruzamentos parentais, obtendo-se a F1 e F2, além de alguns retrocruzamentos.

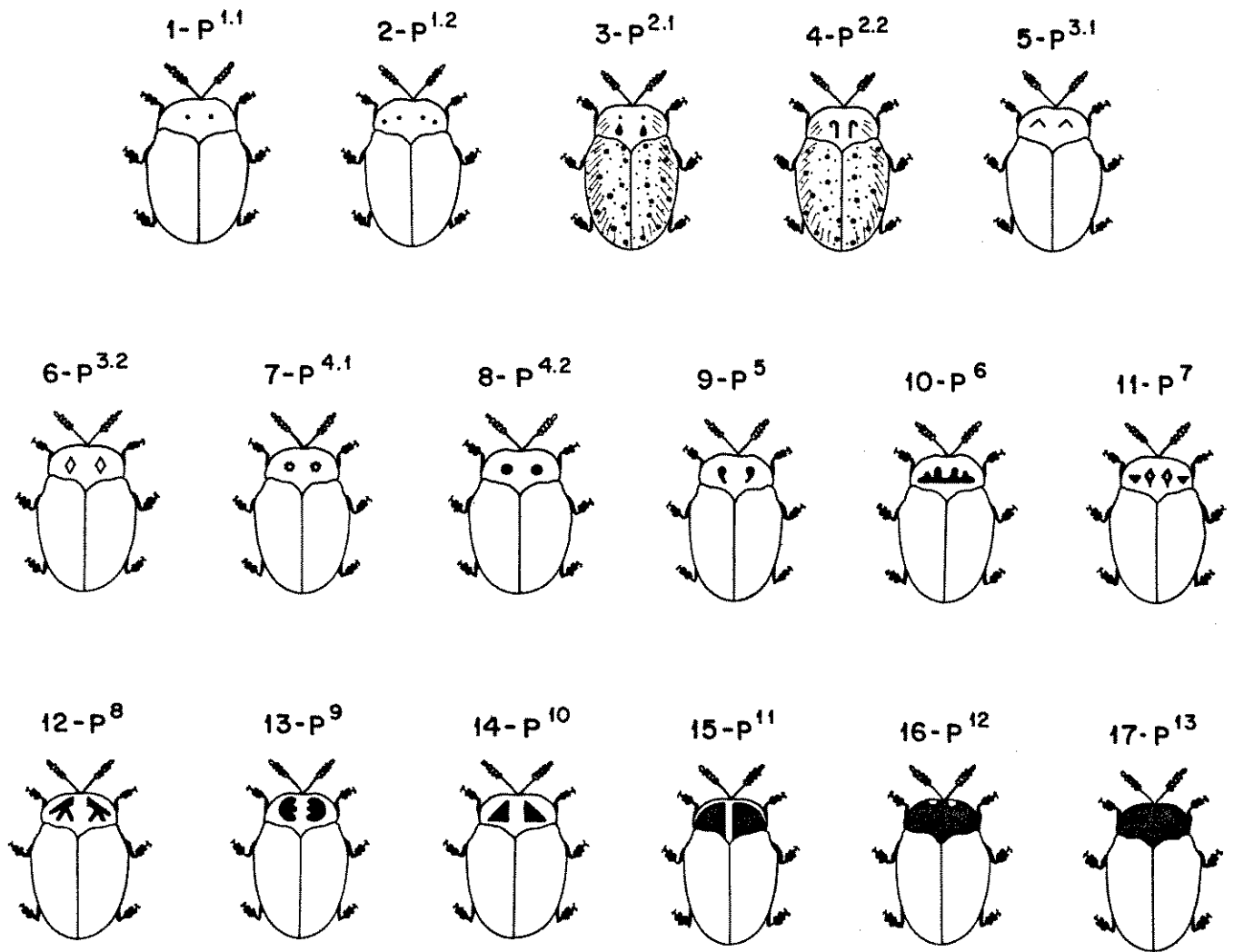


Figura 1) Variações na pigmentação do pronoto (P1 a P11), que vai desde todo claro (caramelo), típico de *Chelymorpha cribraria parummaculata* (fig. 1.1 e 1.2), com acento circunflexo (*C. cribraria columbica*), listado (*C. cribraria rufipennis* forma listada, fig. 1.15); até todo preto (*C. cribraria rufipennis*). *C. cribraria adnata* tem pronoto preto com 2 manchas marginais frontais (fig. 1.16) e *C. cribraria infirma* tem faixa preta com elevações (fig. 1.10). A figura 1.3 é típica de *C. cribraria alternans*, cujos élitros são laranja pintado metálico. Este caráter variegado do pronoto (fig. 1.3) deve ser dado por uma série de genes, que para efeitos práticos serão representados por P1 a P11. Pronotos P1.2, raras vezes P7 e P5, ocorrem em *C. cribraria cribraria*.

Os padrões *multiguttata* e *ruficeps* diferem pela presença ou ausência de pintas nos élitros. Quando foram cruzadas linhagens homozigotas de *ruficeps* com *multiguttata* a F1 foi toda *ruficeps*, e a F2 resultante do intercruzamento da F1 era composta por *ruficeps* e *multiguttata* na proporção de 3:1. Portanto o caráter normal é dominante sobre o pintado (Tabela 3).

O padrão *rufipennis* (típico) tem pronoto preto e élitros caramelo normais. Cruzamentos de *rufipennis* com *rufipennis* produziram *ruficeps* ou *multiguttata*, *rufipennis* (típico) e um outro padrão muito semelhante a *rufipennis* porém com pronoto listado (P11). Este último padrão proveniente deste cruzamento era sempre homozigoto, sendo denominado neste trabalho e "*rufipennis* listado".

A F1 de "*rufipennis* listado" (homozigota) era constituída tipicamente por "*rufipennis* listado", podendo aparecer alguns indivíduos com pronoto mais claro, contendo duas pintas pretas grandes. Cruzando-se indivíduos deste tipo entre si, foram obtidos os padrões "*columbica*" e "*parummaculata*". Estes fenótipos representam besouros todo caramelo com quatro pintas pretas pequeninas no pronoto (P1) ou duas manchas lembrando acento circunflexo (P3) (Figura 1).

Tabela 3a) Progenies dos inter cruzamentos de ruficeps (homozigota) e de multigtuttata (homozigota) e dos cruzamentos entre ruficeps (homozigota) e multigtuttata (homozigota) e dos inter cruzamentos de F1 ruficeps (heterozigoto). (T1, T2, etc..., total de cada forma; Tp, total parcial).

nº cruzamentos	ruficeps		multigtuttata		Tp
	Q/O	T1	Q/O	T2	
1.1 ruficeps X ruficeps	41/75	116	0/0	0	116
1.2 ruficeps X ruficeps	163/163	326	0/0	0	326
Total	204/238	442	0/0	0	442
2.1 multigtuttata X multigtuttata	0/0	0	81/84	165	165
2.2 multigtuttata X multigtuttata	0/0	0	22/22	44	44
Total	0/0	0	153/176	329	329
3.1 Q ruficeps X O multigtuttata	92/110	202	0/0	0	202
3.2 O ruficeps X Q multigtuttata	57/60	117	0/0	0	117
Total	149/170	319	0/0	0	319
4.1 ruficeps (het) X ruficeps (het)	64/79	143	28/24	52	195
Total geral					1285

Tabela 3b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos inter cruzamentos de ruficeps e de multigtattata, dos cruzamentos entre estes dois padrões e do inter cruzamento de sua F1 utilizando-se o χ^2 composto. (gl, grau de liberdade; esp., razão fenotípica esperada).

nº	cruzamentos	gl	razão sexual		razão fenotípica
			ruficeps	multigtattata	
1.1	ruficeps X ruficeps	1	9,9655 *	-	-
1.2	ruficeps X ruficeps	1	0,0000 ns	-	-
	Conjunto	1	2,6154 ns	-	-
	Heterogeneidade	1	2,3501 *	-	-
	Total	2	9,9655 *	-	-
2.1	multigtattata X multigtattata	1	-	0,0545 ns	-
2.2	multigtattata X multigtattata	1	-	2,4320 ns	-
	Conjunto	1	-	1,6079 ns	-
	Heterogeneidade	1	-	0,8856 ns	-
	Total	2	-	2,4935 ns	-
3.1	♀ ruficeps X ♂ ruficeps	1	1,6039 ns	-	-
3.2	♂ ruficeps X ♀ ruficeps	1	0,0762 ns	-	-
	Conjunto	1	1,3824 ns	-	-
	Heterogeneidade	1	0,2281 ns	-	-
	Total	2	1,6808 ns	-	-
4.1	ruficeps (het) X ruficeps (het)	1	1,5734 ns	0,3077 ns	esp. 3:1 0,2889 ns

Em cruzamentos adicionais de *parummaculata* com *columbica* e de *parummaculata* com *parummaculata* a F1 exibiu o mesmo fenótipo dos pais. *parummaculata* versus *rufipennis* listado produziu um fenótipo cujo pronoto era intermediário entre as formas parentais. A F2 segregou quase toda gama de variação de pigmentação do pronoto, indo desde listado até todo claro (Tabela 4). Este caráter variegado do pronoto pode ser dado por uma série de genes ou alelos que combinados produzem fenótipos variados. Toda esta variação cromática do pronoto também foi encontrada no campo.

O passo seguinte foi elucidar a natureza da cor do pronoto (preto x variegado), e se este caráter é dado por um gene com vários alelos ou por genes distintos. Para responder esta questão foram feitos cruzamentos entre *ruficeps* ou *multiguttata* versus *rufipennis* listado ou *parummaculata*. (Tabelas 5, 6, 7 e 8).

Cruzamentos entre *rufipennis* listado (homozigoto) e *ruficeps* (homozigoto) produziram só descendentes do tipo *rufipennis* (típico). A F2 segregou as duas formas parentais e *rufipennis* (típico) nas proporções de 1:1:2. Este resultado mostrou que pronoto preto é dominante sobre listado, e que a cor caramelo dos élitros é dominante sobre a vermelha. Se estes caracteres estivessem em cromossomos distintos a F2 seria constituída por quatro fenótipos nas proporções de 9:3:3:1. No entanto, os dados mostraram que estes caracteres estão fortemente ligados no mesmo cromossomo. Não foi observado recombinações produzindo outros fenótipos. Portanto a cor preta do pronoto esta ligada ao caráter cor vermelha dos élitros e o caráter listado do pronoto à cor caramelo (Tabela 5).

Tabela 4a) Progenies dos inter cruzamentos de rufipennis listado, de parummaculata, de cruzamentos entre parummaculata e columbica; de rufipennis listado com parummaculata e do inter cruzamento da F1 deste último.

nº	cruzamentos	rufipennis listado				columbica parummaculata				Tp			
		P11 Q/O	T1 Q/O	P9 Q/O	T2 Q/O	P4 Q/O	T3 Q/O	P3 Q/O	T4 Q/O		P1 Q/O	T5 Q/O	
5.1	rufipennis listado X rufipennis listado	-	100	-	0	-	0	-	0	-	0	-	100
5.2	rufipennis listado X rufipennis listado	-	9	-	0	-	1	-	0	-	0	-	10
5.3	rufipennis listado X rufipennis listado	-	6	-	0	-	1	-	0	-	0	-	07
5.4	rufipennis listado X rufipennis listado	-	11	-	0	-	0	-	0	-	0	-	11
5.5	rufipennis listado X rufipennis listado	-	16	-	0	-	1	-	0	-	0	-	17
5.6	rufipennis listado X rufipennis listado	-	25	-	0	-	1	-	0	-	0	-	26
5.7	rufipennis listado X rufipennis listado	-	84	-	0	-	0	-	0	-	0	-	84
5.8	rufipennis listado X rufipennis listado	-	59	-	0	-	1	-	0	-	0	-	60
5.9	rufipennis listado X rufipennis listado	44/37	81	-	0	3/19	22	-	0	-	0	-	102
	Total		391		0		27		0		0		418
6.1	parummaculata X parummaculata	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	27/26	51
7.1	Q parummaculata X O columbica	-	0	-	0	37/38	75	40/42	82	41/59	100	118/139	257
8.1	Q rufipennis listado X O parummaculata	-	0	-	0	-	17	-	0	-	0	-	17
8.2	O rufipennis listado X Q parummaculata	-	0	-	0	-	32	-	0	-	0	-	32
	Total						56						56
(F2)													
9.1	F1 (P4) X F1 (P4)	0/2	2	1/0	1	5/6	11	5/8	13	5/8	13	16/24	40
9.2	F1 (P11) X F1 (P11)	4/6	10	19/22	41	36/33	69	21/25	46	11/8	19	91/94	185
9.3	F1 (P4) X F1 (P11)	1/3	4	5/8	13	13/14	22	13/19	32	8/11	12	40/55	95
	Total		16		55		107		91		51	147/173	320
	Total geral												1102

Tabela 4b) Análises de estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos intercruzamentos de rufipennis listado, de parummaculata; dos cruzamentos entre parummaculata e columbica; dos intercruzamentos da F1 de rufipennis listado com parummaculata, utilizando-se χ^2 composto.

nº	cruzamentos	gl	razão sexual 1 : 1
5.1	rufipennis listado X rufipennis listado	-	-
5.2	rufipennis listado X rufipennis listado	-	-
5.3	rufipennis listado X rufipennis listado	-	-
5.4	rufipennis listado X rufipennis listado	-	-
5.5	rufipennis listado X rufipennis listado	-	-
5.6	rufipennis listado X rufipennis listado	-	-
5.7	rufipennis listado X rufipennis listado	-	-
5.8	rufipennis listado X rufipennis listado	-	-
5.9	rufipennis listado X rufipennis listado	1	0,7864
6.1	parummaculata X parummaculata	1	0,0196 ns
7.1	parummaculata X columbica	1	1,7160 ns
8.1	rufipennis listado X parummaculata	-	-
8.2	rufipennis listado X parummaculata	-	-
9.1	F1 (P4) X F1 (P4)	1	1,6000 ns
9.2	F1 (P11) X F1 (P11)	1	0,0486 ns
9.3	F1 (P4) X F1 (P11)	1	2,3684 ns
	Conjunto	1	2,1125 ns
	Heterogeneidade	2	1,9045 ns
	Total	3	4,0170 ns

Igualmente, cruzamentos entre *rufipennis* listado e *multiguttata* produziram somente *rufipennis* (típico). Neste caso três caracteres estão envolvidos, sendo o pronoto preto dominante sobre o listado, a cor caramelo dominante sobre a vermelha e o caráter élitros normais dominante sobre o pintado. Mais uma vez, se estes caracteres fossem independentes haveria na F2 segregação de oito fenótipos nas proporções de 27:9:9:9:3:3:3:1. No entanto, foram observados apenas três fenótipos: *multiguttata*, *rufipennis* e *rufipennis* listado nas proporções de 1:2:1. No retrocruzamento entre a F1 e a forma parental *multiguttata* seriam esperados quatro fenótipos nas proporções de 1:1:1:1. Entretanto foram observados apenas dois na proporção de 1:1, mostrando mais uma vez a ligação entre estes caracteres. Os caracteres cor do pronoto, cor de élitro e ornamentação dos élitros estão fortemente ligados. Estes últimos resultados (Tabela 6) mostraram que os caracteres para pronoto preto, élitro vermelho e pintado estão ligados, assim como pronoto listado e élitros caramelos e normais também. Deste modo fica evidente que as formas homocigotas de *ruficeps*, ou *multiguttata* e *rufipennis* listado são as formas parentais de *rufipennis* (típico) que sempre correspondem a um genótipo heterocigoto (Tabelas 5 e 6).

Tabela 5a) Progenies dos cruzamentos entre rufipennis listado (homozigoto) e ruficeps; dos inter cruzamentos da F1 e do retrocruzamento da F1 com ruficeps.

nº cruzamentos	ruficeps		rufipennis		rufipennis listado		Tp
	♀/0	T1	♀/0	T2	♀/0	T3	
10.1 0 rufipennis listado X 0 ruficeps	0/0	0	46/55	101	0/0	0	101
10.2 0 rufipennis listado X 0 ruficeps	0/0	0	106/93	192	0/0	0	192
Total			152/148	300			300
11.1 rufipennis X rufipennis	14/17	31	18/36	54	06/07	13	98
11.2 rufipennis X rufipennis	23/10	33	28/31	59	21/24	45	137
11.3 rufipennis X rufipennis	05/03	08	08/15	23	08/08	16	42
Total	42/30	72	54/82	136	35/39	74	282
12.1 rufipennis X ruficeps	12/15	27	16/12	28	0/0	0	55
Total geral							637

Tabela 5b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre rufipennis listado e ruficeps, da F2 e do retrocruzamentos, utilizando-se χ^2 .

nº	cruzamentos	razão sexual		razão fenotípica	
		rufipennis	ruficeps	rufipennis list. 91	91
10.1	rufipennis listado X ruficeps	0,8020 ns	-	-	-
10.2	rufipennis listado X ruficeps	0,8492 ns	-	-	-
	Conjunto	0,0533 ns	-	-	-
	Heterogeneidade	1,5272 ns	-	-	-
	Total	1,6512 ns	-	-	-
11.1	rufipennis X rufipennis	6,0000 *	0,2903 ns	0,0769 ns	2
11.2	rufipennis X rufipennis	0,1525 ns	5,1212 *	0,2000 ns	2
11.3	rufipennis X rufipennis	2,1304 ns	- ns	0,0000 ns	2
	Conjunto	5,7647 *	1,5625 ns	0,2162 ns	2
	Heterogeneidade	2,5182 ns	3,8420 ns	0,0607 ns	4
	Total	8,2829 *	5,4115 ns	0,2769 ns	6
12.1	rufipennis X ruficeps	0,5714 ns	0,3337 ns	-	-

esp. 1:2:1

esp. 1:1

Tabela 6a) Progenies dos cruzamentos entre rufipennis listado (homozigoto) e multigtattata (homozigoto); dos intercruzamentos da F1 com multigtattata.

nº	cruzamentos	multigtattata		rufipennis		rufipennis listado					Tp	
		Q/O	T	Q/O	T	P11	P5	P4	P3	T		
13.1	Q rufipennis listado X O multigtattata	0/0	0	67/82	149	0/0	0/0	0/0	0/0	-	-	149
13.2	O rufipennis listado X Q multigtattata	0/0	0	16/02	25	0/0	0/0	0/0	0/0	-	-	25
	Total			73/91	174	0/0	0/0	0/0	0/0	-	-	174
14.1	rufipennis (F1) X rufipennis (F1)	16/26	42	40/30	70	02/02	12/02	12/11	-	26/15	-	153
14.2	rufipennis (F1) X rufipennis (F1)	18/17	35	22/31	53	02/07	04/03	05/03	-	11/13	-	112
14.3	rufipennis (F1) X rufipennis (F1)	10/08	18	08/17	25	03/09	01/01	-	-	04/10	-	57
14.4	rufipennis (F1) X rufipennis (F1)	0/02	02	02/08	14	-	0/02	01/01	0/02	01/05	-	24
	Total	44/53	97	78/86	164					42/43		346
15.1	Q rufipennis X O multigtattata	33/65	98	53/65	118	0/0	0/0	0/0	0/0	-	-	216
15.2	Q rufipennis X O multigtattata	39/52	91	51/39	90	0/0	0/0	0/0	0/0	-	-	181
15.3	O rufipennis X Q multigtattata	04/02	06	01/06	07	0/0	0/0	0/0	0/0	-	-	13
15.4	O rufipennis X Q multigtattata	26/24	60	52/56	108	0/0	0/0	0/0	0/0	-	-	168
	Total	102/153	255	157/166	323	0/0	0/0	0/0	0/0	-	-	578
	Total geral											1078

Tabela 6b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre *rufipennis* listado e multigtattata, dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com multigtattata, utilizando-se χ^2 .

nº	cruzamentos	gl	razão sexual		razão fenotípica
			multigtattata	<i>rufipennis</i>	
13.1	<i>rufipennis</i> listado X multigtattata	1	-	1,5101 ns	-
13.2	<i>rufipennis</i> listado X multigtattata	1	-	1,2600 ns	-
	Conjunto	1	-	1,8621 ns	-
	Heterogeneidade	1	-	1,6080 ns	-
	Total	2	-	3,4701 ns	-
14.1	<i>rufipennis</i> X <i>rufipennis</i>	1	2,3810 ns	1,4286 ns	1 2,9512 ns
14.2	<i>rufipennis</i> X <i>rufipennis</i>	1	0,0286 ns	1,5283 ns	1 0,1687 ns
14.3	<i>rufipennis</i> X <i>rufipennis</i>	1	0,2222 ns	3,2400 ns	- ns
14.4	<i>rufipennis</i> X <i>rufipennis</i>	1	- ns	0,0000 ns	- ns
	Conjunto	1	0,8351 ns	0,3902 ns	1 1,2462 ns
	Heterogeneidade	3	1,2262 ns	5,8062 ns	1 1,8732 ns
	Total	4	2,6318 ns	6,1969 ns	2 3,1199 ns
					esp. 1:2:1
					1,1176 ns
					2,4821 ns
					1,4211 ns
					- ns
					3,6894 ns
					1,3314 ns
					5,0208 ns
					esp. 1:1
15.1	<i>rufipennis</i> X multigtattata	1	10,4490 *	1,2203 ns	1 1,8519 ns
15.2	<i>rufipennis</i> X multigtattata	1	1,8571 ns	1,6000 ns	1 0,0055 ns
15.3	<i>rufipennis</i> X multigtattata	-	- ns	3,5714 ns	1 0,0769 ns
15.4	<i>rufipennis</i> X multigtattata	1	1,0662 ns	0,1281 ns	1 13,7112 **
	Conjunto	1	11,2811 *	0,0506 ns	1 8,0000 **
	Heterogeneidade	2	2,0212 ns	2,2128 ns	3 7,6486 ns
	Total	3	13,3728 *	2,9684 ns	4 15,6486 *

Intercruzamentos entre *parummaculata* produziram F1 constituída somente por *parummaculata*, onde o pronoto é todo caramelo claro com quatro pintas pretas pequeninas (P1). Portanto, se pronoto preto e pronoto claro são dados por alelos diferentes, na F2 seriam segregados somente estes dois tipos de pronoto.

Cruzamento de *parummaculata* com *ruficeps* (Tabela 7) e de *parummaculata* com *multiguttata* (Tabela 8) produziram somente *rufipennis* (típico). Portanto, pronoto preto é dominante sobre pronoto claro. Como demonstrado nos cruzamentos anteriores o caráter pronoto preto está fortemente ligado a élitros vermelhos normais ou vermelhos pintados, e o caráter pronoto variegado a élitros caramelo normais. Portanto, a F2 seria constituída por *parummaculata*, *rufipennis* (típico) e *ruficeps* ou *multiguttata* nas proporções de 1:2:1. Esta proporções puderam ser confirmadas quando foram agrupados os diversos tipos de pronoto, que iam desde listado até todo claro.

Os pronotos variegados, exibindo pigmentação adicional, não podiam ter vindo da forma parental *parummaculata* e sim de *ruficeps* ou de *multiguttata*. Portanto, se estes padrões eram homocigotos, então, pronoto preto e pronoto variegado são dados por genes diferentes. Neste caso pronoto preto deve ser dado por um gene epistático (B) sobre o caráter variegado do pronoto (b). Pelos diversos cruzamentos realizados, o caráter variegado do pronoto deve ser dado por mais de um gene, onde há dominância incompleta e/ou efeito aditivo entre eles. Neste trabalho não foi estudado em detalhe este tipo de herança, mas para efeito prático do modelo (vide discussão) os diversos tipos de pronoto, caracteri-

Tabela 7a) Progênies dos cruzamentos entre parummaculata e ruficeps; dos intercruzamentos entre a F1 e do recruzamento da F1 com parummaculata. P1, P3, P4 e P7 representam diferentes tipos de pigmentação do pronoto.

nº	cruzamentos	ruficeps			parummaculata				T	TP	
		Q/O	T1	T2	P1	P3	P4	P7			Q/O
16.1	♀ parummaculata X ♂ ruficeps	0/0	0	59/90	149	0/0	0/0	0/0	0/0	0	149
17.1	rufipennis X rufipennis	01/03	04	10/05	15	0/0	01/04	0/0	02/05	07	26
17.2	rufipennis X rufipennis	16/11	27	28/21	49	0/0	13/06	0/0	13/06	19	95
17.3	rufipennis X rufipennis	28/11	12	24/32	56	04/07	01/05	08/06	0/0	13/18	106
	Total	25/25	50	62/58	120				28/29	57	227
18.1	♀ rufipennis X ♂ parummaculata	0/0	0	39/54	93	04/16	17/19	22/28	02/01	45/64	202
18.2	♀ rufipennis X ♂ parummaculata	0/0	0	05/05	10	03/04	0/0	0/0	0/01	03/05	18
18.3	♂ rufipennis X ♀ parummaculata	0/0	0	05/11	16	03/08	0/0	0/0	04/01	02/02	32
	Total	0/0	0	49/70	119				55/78	133	252
19.1	♀ rufipennis X ♂ ruficeps	05/03	08	06/05	11	0/0	0/0	0/0	0/0	0	19
19.2	♂ rufipennis X ♀ ruficeps	52/22	122	60/61	121	0/0	0/0	0/0	0/0	0	250
	Total	62/75	137	66/66	132	0/0	0/0	0/0	0/0	0	269
	Total geral										897

Tabela 7b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre parummaculata e ruficeps, dos intercruzamentos entre a F1 e do retrocruzamento da F1 com parummaculata, utilizando-se χ^2 .

nº	cruzamentos	razão sexual		razão fenotípica	
		ruficeps	rufipennis	parummaculata	g1
16.1	parummaculata X ruficeps	-	6,4497 *	-	-
17.1	rufipennis X rufipennis	-	1,6667 ns	-	-
17.2	rufipennis X rufipennis	0,9259 ns	1,0000 ns	2,5789 ns	2
17.3	rufipennis X rufipennis	0,4232 ns	1,1429 ns	0,8065 ns	2
	Conjunto	0,0800 ns	0,1333 ns	0,0800 ns	2
	Heterogeneidade	1,3126 ns	3,6263 ns	3,3054 ns	2
	Total	1,3996 ns	3,8096 ns	3,3854 ns	4
					esp. 1:2:1
18.1	rufipennis X parummaculata	-	2,4194 ns	3,3119 ns	-
18.2	rufipennis X parummaculata	-	0,0000 ns	-	-
18.3	rufipennis X parummaculata	-	2,2500 ns	0,2500 ns	-
	Conjunto	-	3,7059 ns	3,5280 ns	-
	Heterogeneidade	-	0,2635	0,0332 ns	-
	Total	-	4,6694 ns	3,5619 ns	-
					esp. 1:1
19.1	rufipennis X ruficeps	-	-	0,0909 ns	-
19.2	rufipennis X ruficeps	-	1,2442 ns	0,0983 ns	-
	Conjunto	-	-	0,0000 ns	-
	Heterogeneidade	-	-	0,0222 ns	-
	Total	-	-	0,0992 ns	-
					esp. 1:1

Tabela 8a) Progenies dos cruzamentos entre parummaculata (homozigoto) e multigtattata (homozigoto), dos inter-cruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com as formas parentais.

nº	cruzamentos		multigtattata		rufipennis		parummaculata							T3	Tp			
	Q/O	T1	Q/O	T2	P11	P10	P5	P4	P3	P1	T							
20.1	Q	parummaculata	X	O	multigtattata	0/0	0	102/99	201	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	201
20.2	Q	parummaculata	X	O	multigtattata	0/0	0	101/104	205	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	205
20.3	O	parummaculata	X	Q	multigtattata	0/1/0	01+	185/222	407	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	408
		Total				01		388/425	813									814
(F2)																		
21.1	Q	rufipennis	X	rufipennis	38/42	80	59/84	143	0/02	0/0	0/02	17/10	05/12	08/07	30/33	63	286	
21.2	Q	rufipennis	X	rufipennis	28/39	67	64/69	133	0/0	0/0	0/0	18/25	18/12	11/04	47/41	88	288	
21.3	O	rufipennis	X	rufipennis	30/37	67	80/102	182	0/1/0	0/0	03/01	27/28	12/09	14/08	57/56	103	352	
		Total			96/118	214	203/255	458							134/120	254	926	
retrocruzamento																		
22.1	Q	rufipennis	X	O	multigtattata	08/14	22	07/08	15	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	37
22.2	Q	rufipennis	X	O	multigtattata	13/14	27	12/11	23	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	50
22.3	O	rufipennis	X	Q	multigtattata	76/78	154	86/86	172	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	326
22.4	O	rufipennis	X	Q	multigtattata	124/144	268	138/118	256	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	524
		Total			221/250	471	243/223	466										937
23.1	Q	1/2 multigtattata	X	1/2 rufipennis	29/38	67	43/41	84	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	151
24.1	Q	rufipennis	X	O	parummaculata	0/0	0	41/62	103	0/0	0/0	09/06	18/17	18/34	45/57	102	205	
24.2	Q	rufipennis	X	O	parummaculata	0/0	0	42/42	84	0/0	0/01	16/11	16/09	10/03	42/24	66	150	
24.3	O	rufipennis	X	Q	parummaculata	0/0	0	93/07	100	0/0	0/01	0/01	01/01	0/01	01/01	5	15	
		Total			0/0	0	86/111	197							88/85	173	370	
Total geral																		
3124																		

* 1/2 multigtattata (= mosaico)
1/2 rufipennis

Tabela 8b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre parummaculata e multiguttata, dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com as formas parentais, utilizando-se χ^2 .

nº	cruzamentos	razão sexual		razão fenotípica			
		gl	multiguttata	rufipennis	parummaculata	gl	ns
20.1	parummaculata X multiguttata	1	-	0,0448 ns	-	-	-
20.2	parummaculata X multiguttata	1	-	0,0439 ns	-	-	-
20.3	parummaculata X multiguttata	1	-	2,2626 ns	-	-	-
	Conjunto	1	-	1,6839 ns	-	-	-
	Heterogeneidade	2	-	1,7684 ns	-	-	-
	Total	3	-	3,4523 ns	-	-	-
21.1	rufipennis X rufipennis	1	0,2000 ns	4,3706 *	0,1429 ns	2	esp. 1:2:1 2,0210 ns
21.2	rufipennis X rufipennis	1	1,8060 ns	0,1880 ns	0,4091 ns	2	4,7431 ns
21.3	rufipennis X rufipennis	1	0,2313 ns	2,6523 ns	1,1248 ns	2	7,7227 *
	Conjunto	1	2,2617 ns	5,9039 *	0,7717 ns	2	3,5637 ns
	Heterogeneidade	2	0,4256 ns	1,3140 ns	0,9551 ns	4	10,9231 *
	Total	3	2,7373 ns	7,2179 ns	1,7268 ns	6	14,5368 *
22.1	rufipennis X multiguttata	1	1,6364 ns	0,0667 ns	-	1	esp. 1:1 1,3243 ns
22.2	rufipennis X multiguttata	1	0,0370 ns	0,0435 ns	-	1	0,3200 ns
22.3	rufipennis X multiguttata	1	0,0260 ns	0,0000 ns	-	1	0,9939 ns
22.4	rufipennis X multiguttata	1	1,4226 ns	0,5625 ns	-	1	0,2248 ns
	Conjunto	1	1,7856 ns	0,8584 ns	-	1	0,0267 ns
	Heterogeneidade	3	1,4064 ns	0,8143 ns	-	3	2,8863 ns
	Total	4	3,1920 ns	1,6727 ns	-	4	2,9130 ns
23.1		1	1,2090 ns	0,0476 ns	-	1	esp. 1:1 1,9139 ns
24.1	rufipennis X parummaculata	1	-	4,2816 *	1,4118 ns	1	esp. 1:1 0,0049 ns
24.2	rufipennis X parummaculata	1	-	0,0000 ns	4,9091 *	1	2,1600 ns
24.3	rufipennis X parummaculata	-	-	-	-	-	-
	Conjunto	1	-	2,3583 ns	0,2143 ns	1	1,0169 ns
	Heterogeneidade	1	-	1,9233 ns	6,1066 *	2	1,1480 ns
	Total	2	-	4,2816 ns	6,3209 *	3	2,1649 ns

zados como variegado foram representados por P (Figura 1), sendo este o conjunto de genes e/ou alelos que expressa esta característica.

O cruzamento de *multiguttata* homozigota com *parummaculata* homozigota produziu uma fêmea com pronoto preto e um dos élitros caramelo normal e o outro vermelho pintado, ou seja metade *rufipennis* e metade *multiguttata*, entre 814 descendentes. No retrocruzamento, com a forma parental *multiguttata*, houve a segregação de *multiguttata* e *rufipennis* nas proporções de 1:1, mostrando, portanto, ser este indivíduo um caso de mosaico. Na formação de um dos élitros os caracteres élitros caramelo e normais que são dominantes foram perdidos, expressando apenas os caracteres élitro vermelho e pintado.

O padrão *inclusa* (homozigoto) foi obtido de intercruzamentos de *cinctipennis* do campo ou do laboratório. Intercruzamentos da F1 produziram somente descendentes do tipo *inclusa* (Tabela 9). Em alguns indivíduos deste padrão o anel preto é fortemente pigmentado, de modo a representar um élitro preto com margens caramelo. Este padrão mais escuro caracteriza melhor a espécie *Chelymorpha inclusa* agora sinônimo de *C. cribraria*.

Rufipennis "listado" difere de *inclusa* por não apresentar o élitro moldurado. Cruzamentos entre estes dois padrões homozigotos produziram somente descendentes do tipo *inclusa* e na F2 houve segregação de *inclusa* e besouros caramelo com pronoto variegado (indo desde *rufipennis* listado até *parummaculata*) na proporção de 3:1. Portanto, o caráter moldurado é dominante sobre o normal de *rufipennis* listado (Tabela 9). O caráter pronoto lista-

Tabela 9a) Progenies dos inter cruzamentos de inclusa (homozigoto) e inclusa (heterozigoto) (F1) e dos cruzamentos entre inclusa e rufipennis listado.

n ^o	cruzamentos	inclusa		rufipennis listado							Tp		
		P11 Q/O	P5 Q/O	T1	P11 Q/O	P10 Q/O	P4 Q/O	P3 Q/O	P1 Q/O	T Q/O			
25.1	inclusa X inclusa	71/79	0/0	150	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	180
25.2	inclusa X inclusa	01/04	0/0	05	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	05
25.3	inclusa X inclusa	33/37	0/0	70	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	70
25.4	inclusa X inclusa	33/32	0/0	65	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	65
25.5	inclusa X inclusa	21/19	0/0	40	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	40
25.6	inclusa X inclusa	70/73	0/0	143	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	143
25.7	inclusa X inclusa (bem preto)	43/53	0/0	26	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	26
	Total	272/297	0/0	569									569
26.1	Q inclusa X O rufipennis listado	43/55	0/0	98	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	98
F2													
27.1	inclusa (het) X inclusa (het)	32/27	05/05	69	01/03	0/0	06/09	06/07	01/07	14/26	40		109
27.2	inclusa (het) X inclusa (het)	69/75	0/0	144	06/11	03/02	0/03	0/0	0/0	09/18	25		169
27.3	inclusa (het) X inclusa (het)	33/55	0/0	88	11/08	04/05	0/0	0/0	0/0	15/13	28		116
	Total	134/176	05/05	301						38/55	93		394
	Total geral												1061

Tabela 9b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos intercruzamentos de inclusa homozigoto e heterozigoto (F1) e do cruzamento entre inclusa e rufipennis listado utilizando-se χ^2 composto.

nº	cruzamentos	gl	razão sexual		razão fenotípica
			inclusa	rufipennis listado	
25.1	inclusa X inclusa	1	0,4267 ns	-	-
25.2	inclusa X inclusa	-	-	-	-
25.3	inclusa X inclusa	1	0,2286 ns	-	-
25.4	inclusa X inclusa	1	0,0154 ns	-	-
25.5	inclusa X inclusa	1	0,1000 ns	-	-
25.6	inclusa X inclusa	1	0,0629 ns	-	-
25.7	inclusa X inclusa	1	1,0417 ns	-	-
	Conjunto	1	0,8582 ns	-	-
	Heterogeneidade	5	1,0171 ns	-	-
	Total	6	1,8753 ns	-	-
26.1	inclusa X rufipennis listado	1	1,4694 ns	-	-
27.1	inclusa (het) X inclusa (het)	1	0,3623 ns	3,6000 ns	7,9541 **
27.2	inclusa (het) X inclusa (het)	1	0,2500 ns	1,9600 ns	9,3905 **
27.3	inclusa (het) X inclusa (het)	1	5,5000 *	0,1422 ns	0,0460 ns
	Conjunto	1	1,7575 ns	3,1075 ns	0,4095 ns
	Heterogeneidade	2	4,3548 ns	2,5254 ns	16,2811 ***
	Total	3	6,1123 ns	5,7029 ns	17,3906 ***

esp. 3:1

do de *inclusa* "versus" pronoto claro de *parummaculata* não produziu fenótipo intermediário como no cruzamento entre *rufipennis* listado e *parummaculata*, mas pronoto listado com faixa mediana bem mais larga. Na F2, *inclusa* continuou com o padrão típico de pronoto enquanto que indivíduos de *parummaculata* exibiram pigmentação adicional. Somente no retrocruzamento da F1 (*inclusa* heterozigota) com *parummaculata* houve segregação de indivíduos tipo *inclusa* com pronoto pintado (Tabela 10). Mais uma vez, há evidências de que o caráter variegado do pronoto pode ser dado por mais de um gene e/ou alelos.

As Tabelas 11 e 12 mostram que o padrão *cinctipennis* é a forma heterozigota entre *inclusa* e *ruficeps* ou *inclusa* e *multiguttata*. Portanto, o caráter moldurado é dominante sobre o normal e o pintado. Os resultados indicam que estes três caracteres devem corresponder a três alelos de um gene para ornamentação com a seguinte ordem de dominância: moldurado dominante sobre normal, e normal dominante sobre pintado.

O caráter moldurado está ligado à cor caramelo, que está ligada ao pronoto listado, pois a F2 segregou nos dois cruzamentos três fenótipos nas proporções de 1:2:1 e não 3 nas proporções de 27:9:9:9:3:3:3:1. Nos retrocruzamentos de *cinctipennis* (F1) com os respectivos padrões parentais, *ruficeps* ou *multiguttata*, foram observados apenas dois fenótipos na proporção de 1:1 e não quatro. Estes resultados vem a confirmar a existência de ligações estreitas entre os seguintes caracteres:

Tabela 10a) Progenies dos cruzamentos entre inclusa (homozigoto) e parummaculata (homozigoto); dos intercrossamentos da F1 (inclusa heterozigota) e do retrocruzamento da F1 com parummaculata. P1, P3, P4, P5, P10 e P11 equivalem a diferentes tipos de pronoto.

nº	cruzamentos	inclusa			parummaculata						T	Tp	
		P11	P5	T1	P1	P3	P4	P5	P10	T			
28.1	♀ inclusa (hom) X ♂ parummaculata (hom)	115/127	0/0	242	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	242
28.2	♂ inclusa (hom) X ♀ parummaculata (hom)	142/152	0/0	301	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	301
	Total	264/279	0/0	543	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0	543
29.1	♀ inclusa (het) X inclusa (het)	95/123	0/0	218	10/12	03/08	17/22	02/0	01/0	33/42	75		293
29.2	♀ inclusa (het) X inclusa (het)	14/22	0/0	36	0/01	0/0	02/0	01/0	0/0	03/01	04		40
29.3	♀ inclusa (het) X inclusa (het)	10/05	0/0	15	01/0	0/0	02/0	0/0	0/0	03/0	03		18
	Total	119/150	0/0	269						39/43	82		351
30.1	♀ inclusa (het) X ♂ parummaculata (hom)	39/27	11/11	88	27/24	23/09	09/11	0/01	0/0	59/45	104		192
30.2	♀ inclusa (het) X ♂ parummaculata (hom)	21/22	07/04	54	08/14	07/08	02/03	01/0	0/0	18/25	43		97
30.3	♂ inclusa (het) X ♀ parummaculata (hom)	17/14	0/0	31	05/04	06/04	11/06	0/0	0/0	22/14	36		67
	Total	77/63	18/15	173	40/42	36/21	22/20	01/01	0/0	99/84	183		356
	Total geral												1250

Tabela 10b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre inclusa e parummaculata, dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com parummaculata utilizando-se χ^2 composto.

nº	cruzamentos	gl	razão sexual		razão fenotípica
			inclusa	parummaculata	
28.1	inclusa (hom) X parummaculata	1	0,5950 ns	-	-
28.2	inclusa (hom) X parummaculata	1	0,0222 ns	-	-
	Conjunto	1	0,4144 ns	-	-
	Heterogeneidade	1	0,2105 ns	-	-
	Total	2	0,6249 ns	-	-
					esp. 3:1
29.1	inclusa (het) X inclusa (het)	1	3,5963 ns	1,0800 ns	0,0557 ns
29.2	inclusa (het) X inclusa (het)	1	1,7778 ns	-	-
29.3	inclusa (het) X inclusa (het)	1	1,6662 ns	-	-
	Conjunto	1	3,5725 ns	-	-
	Heterogeneidade	2	3,4682 ns	-	-
	Total	3	7,0408 ns	-	-
					esp. 1:1
30.1	inclusa (het) X parummaculata (hom)	1	1,6364 ns	1,8846 ns	1,3333 ns
30.2	inclusa (het) X parummaculata (hom)	1	0,0741 ns	1,1395 ns	1,2474 ns
30.3	inclusa (het) X parummaculata (hom)	1	0,2903 ns	1,2228 ns	0,3231 ns
	Conjunto	1	1,6705 ns	1,2295 ns	0,2809 ns
	Heterogeneidade	2	0,3302 ns	3,5224 ns	2,6222 ns
	Total	3	2,0008 ns	4,8019 ns	2,9538 ns

Tabela 11a) Progenies dos cruzamentos entre inclusa (homozigoto) e ruficeps (homozigoto), dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com os parentais.

nº	cruzamentos	inclusa		cinctipennis		ruficeps		Tp
		♀	♂	♀	♂	♀	♂	
31.1	♀ inclusa X ♂ ruficeps	0/0	0	33/32	65	0/0	0	65
31.2	♂ inclusa X ♀ ruficeps	0/0	0	24/35	52	0/0	0	52
	Total	0/0	0	57/67	124	0/0	0	124
32.1	cinctipennis X cinctipennis	13/20	33	32/34	66	15/09	24	123
32.2	cinctipennis X cinctipennis	06/04	10	23/18	41	15/08	23	74
32.3	cinctipennis X cinctipennis	06/06	12	07/09	16	07/04	11	39
32.4	cinctipennis X cinctipennis	02/03	05	10/05	15	02/03	05	25
32.5	cinctipennis X cinctipennis	08/21	29	17/26	43	10/12	22	94
32.6	cinctipennis X cinctipennis	09/07	16	13/20	33	09/07	16	65
32.7	cinctipennis X cinctipennis	0/0	0	04/02	06	01/02	03	09
32.8	cinctipennis X cinctipennis	29/30	59	49/53	102	19/18	37	198
32.9	cinctipennis X cinctipennis	0/0	22	0/0	21	0/0	28	126
	Total	73/91	191	155/167	393	78/63	169	753
33.1	♀ cinctipennis X ♂ ruficeps	0/0	0	03/06	09	01/01	02	11
33.2	♂ cinctipennis X ♂ ruficeps	0/0	0	22/34	56	27/32	59	115
33.3	♂ cinctipennis X ♀ ruficeps	0/0	0	12/23	35	26/24	50	85
33.4	♂ cinctipennis X ♀ ruficeps	0/0	0	15/16	31	11/18	22	60
	Total	0/0	0	52/79	131	65/75	140	271
34.1	♀ cinctipennis X ♂ inclusa	54/83	137	73/91	164	0/0	0	301
34.2	♀ cinctipennis X ♂ inclusa	78/103	181	76/80	156	0/0	0	337
34.3	♂ cinctipennis X ♀ inclusa	08/05	13	03/02	05	0/0	0	18
34.4	♂ cinctipennis X ♀ inclusa	18/12	30	13/12	25	0/0	0	55
	Total	158/203	361	165/185	350	0/0	0	711
	Total geral							1859

Tabela 11b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre inclusa e ruficeps, dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamento da F1 com as formas parentais, utilizando-se χ^2 composto.

nº	cruzamentos	razão sexual		razão fenotípica			
		g1	inclusa	g1	cinctipennis	ruficeps	g1
31.1	inclusa X ruficeps	1	-	0,0154 ns	-	-	-
31.2	inclusa X ruficeps	1	-	2,0508 ns	-	-	-
	Conjunto	1	-	0,8065 ns	-	-	-
	Heterogeneidade	1	-	1,2592 ns	-	-	-
	Total	1	-	2,0662 ns	-	-	-
32.1	cinctipennis X cinctipennis	1	1,4848 ns	0,0606 ns	1,5000 ns	2	esp. 1:2:1 1,9756 ns
32.2	cinctipennis X cinctipennis	1	-	0,6098 ns	2,1304 ns	2	5,4324 ns
32.3	cinctipennis X cinctipennis	1	0,0000 ns	0,2500 ns	-	2	1,3077 ns
32.4	cinctipennis X cinctipennis	1	-	1,6607 ns	-	2	1,0000 ns
32.5	cinctipennis X cinctipennis	1	5,8276 *	1,8837 ns	0,1818 ns	2	1,7234 ns
32.6	cinctipennis X cinctipennis	1	0,2500 ns	1,4848 ns	0,2500 ns	2	0,0154 ns
32.7	cinctipennis X cinctipennis	-	-	-	-	-	-
32.8	cinctipennis X cinctipennis	1	0,0169 ns	0,1569 ns	0,0270 ns	2	5,0707 ns
32.9	cinctipennis X cinctipennis	-	-	-	-	2	2,0426 ns
	Conjunto	1	2,2012 ns	0,6203 ns	1,6066 ns	2	2,8898 ns
	Heterogeneidade	4	5,3281 ns	5,4862 ns	2,4826 ns	14	15,6830 ns
	Total	5	7,5793 ns	6,1065 ns	4,0892 ns	16	18,5728 ns
33.1	cinctipennis X ruficeps	-	-	-	-	-	esp. 1:1
33.2	cinctipennis X ruficeps	1	-	2,5714 ns	0,4237 ns	1	0,0783 ns
33.3	cinctipennis X ruficeps	1	-	3,4571 ns	0,0800 ns	1	2,6471 ns
33.4	cinctipennis X ruficeps	1	-	0,0323 ns	1,6892 ns	1	0,0662 ns
	Conjunto	1	-	4,7213 *	0,7143 ns	1	0,9846 ns
	Heterogeneidade	2	-	1,3295 ns	1,4791 ns	2	1,8025 ns
	Total	3	-	6,0608 ns	2,1924 ns	3	2,7921 ns
34.1	cinctipennis X inclusa	1	6,1387 *	1,9756 ns	-	1	2,4219 ns
34.2	cinctipennis X inclusa	1	3,4530 ns	0,1026 ns	-	1	1,8546 ns
34.3	cinctipennis X inclusa	1	0,6929 ns	-	-	1	3,5546 ns
34.4	cinctipennis X inclusa	1	1,2000 ns	0,0400 ns	-	1	0,4545 ns
	Conjunto	1	5,6094 *	0,8399 ns	-	1	0,1702 ns
	Heterogeneidade	3	5,8252 ns	1,2283 ns	-	3	8,1164 *
	Total	4	11,4846 *	2,1182 ns	-	4	8,2860 ns

Tabela 12a) Progenies dos cruzamentos entre inclusa (homozigoto) e multigtata (homozigoto); dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos com as formas parentais.

nº	cruzamentos	inclusa		cinctipennis		multigtata		Tp
		Q/D	T1	Q/D	T2	Q/D	T3	
35.1	Q inclusa X O multigtata	0/0	0	89/94	183	0/0	0	183
35.2	Q inclusa X O multigtata	0/0	0	210/242	452	0/0	0	452
35.3	O inclusa X Q multigtata	0/0	0	70/74	144	0/0	0	144
35.4	O inclusa X Q multigtata	0/0	0	61/71	132	0/0	0	132
	Total			430/481	911	0/0	0	911
36.1	cinctipennis X cinctipennis	21/31	52	54/58	112	20/31	51	215
36.2	cinctipennis X cinctipennis	03/05	08	12/11	23	04/06	10	41
36.3	cinctipennis X cinctipennis	51/63	114	93/110	203	35/46	81	398
36.4	cinctipennis X cinctipennis	72/47	119	76/94	170	66/55	121	410
36.5	cinctipennis X cinctipennis	03/08	11	13/13	26	01/06	02	44
	Total	150/154	304	248/286	534	126/144	270	1108
retrocruzamento								
37.1	Q cinctipennis X O multigtata	0/0	0	23/39	62	20/27	47	109
37.2	Q cinctipennis X O multigtata	0/0	0	82/88	170	76/108	184	354
37.3	O cinctipennis X Q multigtata	0/0	0	28/20	48	08/26	34	82
37.4	O cinctipennis X Q multigtata	0/0	0	48/47	95	38/53	91	186
	Total	0/0	0	181/194	375	142/214	356	731
38.1	Q cinctipennis X O inclusa	35/49	84	57/56	113	0/0	0	197
38.2	Q cinctipennis X O inclusa	32/37	69	39/41	80	0/0	0	149
38.3	O cinctipennis X Q inclusa	34/52	86	43/43	86	0/0	0	172
	Total	101/138	239	139/140	279	0/0	0	518
	Total geral							3268

Tabela 12b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre inclusa e multigtuttata, dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos com as formas parentais, utilizando-se X² composto.

nº	cruzamentos	razão sexual			razão fenotípica				
		g1	inclusa	cinctipennis		multigtuttata	g1		
35.1	inclusa (hom) X multigtuttata	1	-	0,1366 ns	-	-	-	-	
35.2	inclusa (hom) X multigtuttata	1	-	2,2655 ns	-	-	-	-	
35.3	inclusa (hom) X multigtuttata	1	-	0,1111 ns	-	-	-	-	
35.4	inclusa (hom) X multigtuttata	1	-	0,2526 ns	-	-	-	-	
	Conjunto	1	-	2,8551 ns	-	-	-	-	
	Heterogeneidade	3	-	0,4157 ns	-	-	-	-	
	Total	4	-	3,2708 ns	-	-	-	-	
esp. 1:2:1									
36.1	cinctipennis X cinctipennis	1	1,9231 ns	0,1429 ns	2,3725 ns	2	0,3860 ns	2	
36.2	cinctipennis X cinctipennis	1	-	0,0435 ns	-	2	0,8049 ns	2	
36.3	cinctipennis X cinctipennis	1	1,2633 ns	1,4236 ns	1,4938 ns	2	5,6332 ns	2	
36.4	cinctipennis X cinctipennis	1	5,2521 *	1,9059 ns	1,0000 ns	2	11,9707 **	2	
36.5	cinctipennis X cinctipennis	1	-----	0,0000 ns	-----	2	2,1818 ns	2	
	Conjunto	1	0,0316 ns	2,7041 ns	0,7908 ns	2	3,5307 ns	2	
	Heterogeneidade	2	8,4062 *	0,8118 ns	4,0255 ns	8	17,4452 *	8	
	Total	3	8,4385 *	3,5159 ns	4,8663 ns	10	20,9766 *	10	
esp. 1:1									
37.1	cinctipennis X multigtuttata	1	-	4,1290 *	1,0426 ns	1	2,0642 ns	1	
37.2	cinctipennis X multigtuttata	1	-	0,2118 ns	5,5652 *	1	0,5537 ns	1	
37.3	cinctipennis X multigtuttata	1	-	1,3333 ns	9,5294 **	1	2,3902 ns	1	
37.4	cinctipennis X multigtuttata	1	-	0,0105 ns	2,4225 ns	1	0,0820 ns	1	
	Conjunto	1	-	0,4507 ns	14,5618 **	1	0,4938 ns	1	
	Heterogeneidade	3	-	5,2322 ns	4,0472 ns	3	4,6003 ns	3	
	Total	4	-	5,6846 ns	18,6097 ***	4	5,0941 ns	4	
38.1	cinctipennis X inclusa	1	2,3333 ns	0,0088 ns	-	1	4,2690 *	1	
38.2	cinctipennis X inclusa	1	0,3623 ns	0,0500 ns	-	1	0,8121 ns	1	
38.3	cinctipennis X inclusa	1	3,2674 ns	0,0000 ns	-	1	0,0000 ns	1	
	Conjunto	1	5,7280 *	0,0360 ns	-	1	3,0888 ns	1	
	Heterogeneidade	2	0,2250 ns	0,0552 ns	-	2	1,2223 ns	2	
	Total	3	6,4630 ns	0,0588 ns	-	3	5,0811 ns	3	

- 1 - pronoto variegado / élitros caramelos / normais
- 2 - pronoto variegado / élitros caramelos / moldurados
- 3 - pronoto preto / élitros vermelhos / normais
- 4 - pronoto preto / élitros vermelhos / pintados.

Durante as criações de larvas, alguns frascos apresentaram contaminação por microorganismos, provavelmente uma virose. As larvas ficavam entumecidas com bastante líquido, liquefeitos por dentro, depois secavam, tornando-se pretas.

Alguns frascos contendo larvas resultantes dos intercruzamentos de *cinclipennis* (heterozigota para *inclusa* e *multiguttata*) estavam contaminadas por esta virose. Nestes cruzamentos, as proporções esperadas na F2 seriam de 1:2:1. No entanto, os genótipos heterozigotos (*cinclipennis*) e homozigotos para *multiguttata* estavam abaixo do esperado (Tabela 13). Portanto, esta diferença poderia ser atribuída a susceptibilidade diferencial dos genótipos ao vírus.

Além destes padrões, há outros dois, *cribraria* e *alternans*. *Chelymorpha cribraria* na descrição original apresenta pronoto claro (laranja) com 4 pintas pretas; élitros laranja com várias pintas pequeninas de cor preta e de aspecto normal (não metálico). *C. alternans* difere de *cribraria* por apresentar 2 faixas confluentes de cor metálica dourada em cada élitro. O pronoto também apresenta tons metálicos. Portanto, *alternans* corresponde a *cribraria* com tons metálicos.

Tabela 13) Progenies dos inter cruzamentos de cincipennis (heterozigoto para multigtattata), onde algumas ninhadas sofreram doença por microorganismos (talvez virose).

casal nº	grupo de larvas	inclusa			cincipennis			multigtattata			X razão fenotípica	
		T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3	g1	g2
36.4	01	16	23	20	59	2	3,4068	ns				
	02	43	63	42	148	2	3,2838	ns				
	03	06	12	04	22	-	-	-				
	04	05	10	09	24	2	2,0000	ns				
	05	14	14	13	41	2	4,1707	ns				
	06	21	31	17	69	2	1,1739	ns				
	07	07	08	11	26	2	5,0769	ns				
	08	02	02	05	21	2	0,8025	ns				
	Total	119	170	121	410	Conjunto	11,9707	*				
						Heterogen.	12	7,9502	ns			
						Total	14	19,9216	ns			
36.3	01	19	26	11	56	2	2,5714	ns				
	02	16	28	07	51	2	3,6667	ns				
	03	07	20	09	36	2	0,6667	ns				
	04	10	26	02	38	-	-	-				
	06	22	46	21	89	2	0,1236	ns				
	07	22	17	13	52	2	9,3462	**				
	08	03	15	08	26	-	-	-				
	09	06	06	02	14	-	-	-				
	10	02	12	08	34	2	0,1662	ns				
		Total	114	203	81	398	Conjunto	5,6332	ns			
						Heterogen.	10	12,0033	ns			
						Total	12	17,6364	ns			

Intercruzamentos entre *cribraria* e intercruzamentos entre *alternans* apresentaram progenies homozigotas (uniformis). Cruzando-se estes dois padrões a F1 resultou somente em *cribraria*. Este cruzamento e retrocruzamento da F1 com *alternans* mostraram que o caráter metálico é recessivo em relação ao normal (Tabela 14).

Nestes dois padrões surgem três caracteres novos: a cor laranja dos élitros, élitros normais ou metálicos. Para elucidar a natureza genética destes caracteres foram realizados vários cruzamentos de *cribraria* e *alternans* com os outros padrões homozigotos descritos anteriormente: *rufipennis* "listado"; *parummaculata*; *inclusa*; *multiguttata* e *ruficeps*. Estes cruzamentos mostraram que a cor caramelo dos élitros é dominante sobre a cor laranja (Tabelas 15, 16, 17, 18, 19), e que a cor vermelha também é dominante sobre a laranja (Tabelas 20, 21, 22, 23). Como nos cruzamentos anteriores demonstrou-se que a caramelo é dominante sobre a vermelha (Tabelas 5, 6, 7, 8) acredita-se que estes três caracteres devem corresponder a um gene com três alelos, com a seguinte ordem de dominância: caramelo dominante sobre vermelho e vermelho dominante sobre laranja ($C > V > L$).

Os cruzamentos de *cribraria* com *rufipennis* listado, *parummaculata*, *inclusa* e *multiguttata* demonstraram que os caracteres pronoto variegado, élitros laranja, pintado e normais de *cribraria* estão ligados, pois na F2 observaram-se apenas três fenótipos na proporção de 1:2:1 e não quatro nas proporções de 3:3:3:1. Nos casos onde se realizaram retrocruzamentos observaram-se apenas dois fenótipos na proporção de 1:1 e não quatro nestas proporções. A F2 do cruzamento entre *cribraria* e *ruficeps* exibiu três fenótipos nas proporções de 1:2:1 e não oito nas

Tabela 14a) Progenies dos inter cruzamentos de cribraria homozigota e heterozigota, de alternans e dos cruzamentos entre cribraria (homozigota) e alternans (homozigota).

nº cruzamentos	cribraria		alternans		Tp
	Q/O	T1	Q/O	T2	
39.1 cribraria (hom) X cribraria (hom)	-	40	0/0	0	40
39.2 cribraria (hom) X cribraria (hom)	-	05	0/0	0	05
39.3 cribraria (hom) X cribraria (hom)	-	05	0/0	0	05
39.4 cribraria (hom) X cribraria (hom)	-	24	0/0	0	24
39.5 cribraria (hom) X cribraria (hom)	-	64	0/0	0	64
39.6 cribraria (hom) X cribraria (hom)	80/105	185	0/0	0	185
Total		323			323
40.1 alternans X alternans	0/0	0	74/65	139	139
40.2 alternans X alternans	0/0	0	114/144	258	258
40.3 alternans (P2) X alternans (P2)	0/0	0	-44/55	-92	-92
Total			232/264	496	496
41.1 Q cribraria (hom P1) X O alternans (hom P1)	16/19	35	0/0	0	35
41.2 Q cribraria (hom P1) X O alternans (hom P1)	27/29	56	0/0	0	56
41.3 O cribraria X Q alternans (hom P2)	-80/88	168 +	0/0	0	168
Total	123/136	259			259
42.1 Q cribraria (het) X O alternans (hom)	24/20	44	20/25	45	89
42.2 O cribraria (het) X Q alternans (hom)	62/62	122	43/52	100	222
Total	86/87	173	63/82	145	318
Total geral					1396

+ pronotos dos tipos P1, P2 e P21.

Tabela 14b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos inter cruzamentos de cribraria homozigota, heterozigota (F1) e alternans, e dos cruzamentos entre cribraria e alternans utilizando-se o χ^2 composto.

nº cruzamentos	g1	razão sexual		multiguttata	razão fenotípica
		ruficeps	multiguttata		
39.6 cribraria X cribraria	1	3,3784 ns	-	-	-
40.1 alternans X alternans	1	-	0,5827 ns	-	-
40.2 alternans X alternans	1	-	3,4884 ns	-	-
40.3 alternans X alternans	1	-	1,2222 ns	-	-
Conjunto	1	-	2,0645 ns	-	-
Heterogeneidade	2	-	3,2288 ns	-	-
Total	3	-	5,2933 ns	-	-
41.1 cribraria X alternans	1	0,2571 ns	-	-	-
41.2 cribraria X alternans	1	0,0714 ns	-	-	-
41.3 cribraria X alternans	1	0,3810 ns	-	-	-
Conjunto	1	0,6525 ns	-	-	-
Heterogeneidade	2	0,0570 ns	-	-	-
Total	3	0,7095 ns	-	-	-
					esp. 1:1
42.1 cribraria (het) X alternans	1	0,3636 ns	0,5556 ns	0,0112 ns	
42.2 cribraria (het) X alternans	1	0,1238 ns	1,2600 ns	2,6725 ns	
Conjunto	1	0,0058 ns	2,4897 ns	2,4654 ns	
Heterogeneidade	1	0,5516 ns	0,0252 ns	1,2183 ns	
Total	2	0,5574 ns	2,5156 ns	3,6837 ns	

Tabela 15a) Progenies dos cruzamentos entre rufipennis listado (homozigoto) e cribraria (homozigoto), dos intercruzamentos da F1 (rufipennis listado com pronoto tipo P10).

nº cruzamentos	parummaculata			rufipennis listado			cribraria				
	P1	P3	P4	P5	P10	P11	T	T1	T2	Tp	
43.1 ♀ rufipennis list. (hom) X O-cribraria (hom)	1/3	10/25	1/4	10/7	20/16	7/2	49/57	106	0/0	0	106
F2											
44.1 rufipennis listado X rufipennis listado	1/4	2/2	2/2	0/0	1/0	0/0	6/8	14	2/6	8	22
44.1 rufipennis listado X rufipennis listado	0/0	0/1	2/4	0/0	6/2	0/0	8/7	15	3/2	5	20
44.1 rufipennis listado X rufipennis listado	0/0	0/4	1/1	12/14	50/52	0/0	63/71	134	22/24+	46	180
Total	1/4	2/7	5/7	12/14	57/54	0/0	77/86	163	27/32	59	222
Total geral											328

+ Vários cribraria com pronoto mais escuro tipo P3: 19(22)/13(24).

Tabela 15b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre rufipennis listado e cribraria, e dos intercruzamentos da F1 utilizando-se χ^2 composto.

nº	cruzamentos	razão sexual		razão fenotípica
		gl	cribraria	
45.1	rufipennis listado (hom) X cribraria	1	0,6038 ns	-
46.1	rufipennis listado (het) X rufipennis listado (het)	1	0,2857 ns	1,5152 ns
46.2	rufipennis listado (het) X rufipennis listado (het)	1	0,0667 ns	0,0000 ns
46.3	rufipennis listado (het) X rufipennis listado (het)	1	0,4770 ns	0,0226 ns
	Conjunto	1	0,4969 ns	0,2943 ns
	Heterogeneidade	2	0,3325 ns	1,2505 ns
	Total	3	0,8294 ns	1,5448 ns

esp. 3:1

Tabela 16a) Progenies do cruzamento entre rufipennis listado (homozigoto) e alternans (homozigoto) e dos inter-cruzamentos da F1 de rufipennis listado (heterozigoto P11).

nº	cruzamentos	Parummaculata		a		rufipennis listado		alternans			
		P1 Q/O	P3 Q/O	P4 Q/O	P5 Q/O	P11 Q/O	T Q/O	T1 Q/O	T2 Q/O	TP	
45.1	Q rufipennis listado X O alternans (hom)	0/0	0/0	1/9	12/17	33/36	55/74	129	0/0	0	129
46.1	rufipennis listado X rufipennis listado	0/0	0/1	3/2	20/20	30/27	53/50	103	6/10	16	119
46.2	rufipennis listado X rufipennis listado	2/2	4/14	2/11	46/28	31/28	85/83	168	13/13	26	194
46.3	rufipennis listado X rufipennis listado	1/2	1/2	2/1	1/2	0/0	5/7	12	1/2	3	15
46.4	rufipennis listado X rufipennis listado	5/3	2/5	8/4	16/6	2/0	45/18	63+	12/8+	20	83
	Total	8/7	14/22	15/18	83/56	68/55	180/158	346	32/33	65	411
	Total geral										540

+ Número de indivíduos caramelo com tons metálicos na borda dos élitros: 17(63), 2(12)/1(8).

Tabela 16b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre rufipennis listado e alternans e dos intercruzamentos da F₁, utilizando-se X² composto.

nº	cruzamentos	razão sexual		razão fenotípica
		g1	alternans	
45.1	rufipennis listado (hom) X alternans (hom)	-	2,7984	-
				esp. 3:1
46.1	rufipennis listado (het) X rufipennis listado (het)	1	0,0874 ns	1,0000 ns
46.2	rufipennis listado (het) X rufipennis listado (het)	1	0,0238 ns	0,0000 ns
46.3	rufipennis listado (het) X rufipennis listado (het)	1	0,3333 ns	-
46.4	rufipennis listado (het) X rufipennis listado (het)	1	11,5214 ***	0,8000 ns
	Conjunto	1	2,6012 ns	1,0000 ns
	Heterogeneidade	3	2,4147 *	0,8000 ns
	Total	4	12,0159 *	1,8000 ns
				8,4734 **
				13,9175 ***
				-
				0,0361
				18,4377 ***
				3,5452 ns
				21,9829 ***

Tabela 17a) Progenies dos cruzamentos entre parummaculata (homozigoto) e cribraria (homozigoto) dos intercrossamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com cribraria homozigota. P1, P3, P4 e P10 representam diferentes tipos de pigmentação do pronoto.

nº	cruzamentos	parummaculata					cribraria			
		P1	P3	P4	P10	T	T1	T2	TP	
		♀/0	♀/0	♀/0	♀/0	♀/0	♀/0	♀/0	♀/0	
47.1	♀ parummaculata (hom) X ♂ cribraria	10/15	2/2	1/1	2/1	15/19	34	0/0	0	34
47.2	♂ parummaculata (hom) X ♀ cribraria	21/20	14/2	4/2	1/0	20/24	181	0/0	0	181
	Total	81/105	16/4	5/3	3/1	105/113	218	0/0	0	218
F2										
48.1	♀ parummaculata (het) X parummaculata (het)	91/97	0/0	0/0	0/0	0/0	168	26/28	54	222
48.2	♀ parummaculata (het) X parummaculata (het)	10/7	0/0	0/0	0/0	0/0	17	2/2	4	21
48.3	♀ parummaculata (het) X parummaculata (het)	-	-	-	-	-	50	-	15	65
48.4	♀ parummaculata (het) X parummaculata (het)	-	-	-	-	-	28	-	4	32
	Total	101/104					263	28/30	79	342
retrocruzamento										
49.1	♀ parummaculata (het) X ♂ cribraria (hom)	81/63	0/0	0/0	0/0	0/0	144	67/65	132	276
49.2	♀ parummaculata (het) X ♂ cribraria (hom)	21/23	0/0	0/0	0/0	0/0	44	16/21	37	81
49.3	♀ parummaculata (het) X ♂ cribraria (hom)	35/31	0/0	0/0	0/0	0/0	66	22/17	39	105
49.4	♂ parummaculata (het) X ♀ cribraria (hom)	-	-	-	-	-	156	-	140	296
49.5	♂ parummaculata (het) X ♀ cribraria (hom)	-	-	-	-	-	31	-	33	64
49.6	♂ parummaculata (het) X ♀ cribraria (hom)	-	-	-	-	-	45	-	41	86
	Total	137/117					486	105/103	422	508
	Total geral									1468

Tabela 17b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre parummaculata e cribraria, dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com cribraria utilizando-se o χ^2 composto.

nº	cruzamentos	razão sexual		razão fenotípica	
		g1	parummaculata	cribraria	g1
47.1	parummaculata X cribraria	1	0,4706 ns	-	-
47.2	parummaculata X cribraria	1	0,0820 ns	-	-
	Conjunto	1	0,2936 ns	-	-
	Heterogeneidade	1	0,2640 ns	-	-
	Total	2	0,5576 ns	-	-
					esp. 3:1
48.1	parummaculata X parummaculata	1	1,1667 ns	0,0741 ns	1
48.2	parummaculata X parummaculata	1	0,5294 ns	-	-
48.3	parummaculata X parummaculata	-	-	-	1
48.4	parummaculata X parummaculata	-	-	-	1
	Conjunto	1	1,5622 ns	-	1
	Heterogeneidade	1	0,1332 ns	-	1
	Total	2	1,6961 ns	-	2
					esp. 1:1
49.1	parummaculata X cribraria	1	2,2500 ns	0,0303 ns	1
49.2	parummaculata X cribraria	1	0,0909 ns	0,6757 ns	1
49.3	parummaculata X cribraria	1	0,2424 ns	0,6410 ns	1
49.4	parummaculata X cribraria	-	-	-	1
49.5	parummaculata X cribraria	-	-	-	1
49.6	parummaculata X cribraria	-	-	-	1
	Conjunto	1	1,5748 ns	0,0192 ns	1
	Heterogeneidade	2	1,0085 ns	1,3278 ns	5
	Total	3	2,5833 ns	1,3470 ns	6
					esp. 1:1

Tabela 18a) Progenies dos cruzamentos entre inclusa (P11 homozigoto) e cribraria (homozigoto); do intercrossamento da F1, e dos retrocruzamentos da F1 com cribraria.

nº	cruzamentos	inclusa		cribraria		Tp
		P4 ♀/0♂	P11 ♀/0♂	T1	T2	
50.1	♀ inclusa X 0♂ cribraria	0/0	46/59	105	0	105
50.2	♀ inclusa X 0♂ cribraria	0/0	13/10	23	0	23
50.3	0♂ inclusa X ♀ cribraria	0/0	15/23	38	0	38
50.4	0♂ inclusa X ♀ cribraria	0/0	11/06	17	0	17
	Total		85/98	183		183
51.1	♀ inclusa (het) X 0♂ inclusa (het)	0/0	60/53	113	18/18	149
	retrocruzamento					
52.1	♀ inclusa (het) X 0♂ cribraria (hom)	0/0	11/22	33	16/23	72
52.2	♀ inclusa (het) X 0♂ cribraria (hom)	06/09	32/28	75	28/29	132
52.3	0♂ inclusa (het) X ♀ cribraria (hom)	05/01	25/27	58	25/30	113
52.4	0♂ inclusa (het) X ♀ cribraria (hom)	14/32	10/02	66	14/12	24
	Total	25/43	78/86	232	85/94	411
	Total geral					743

Tabela 18b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre inclusa e cribraria, dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com cribraria utilizando-se χ^2 composto.

nº	cruzamentos	razão sexual		razão fenotípica
		gl	inclusa	
50.1	inclusa X cribraria	1	1,6095 ns	-
50.2	inclusa X cribraria	1	0,3913 ns	-
50.3	inclusa X cribraria	1	1,6842 ns	-
50.4	inclusa X cribraria	1	1,4206 ns	-
	Conjunto	1	0,9235 ns	-
	Heterogeneidade	3	4,2321 ns	-
	Total	4	5,1556 ns	-
				esp. 3:1
51.1	inclusa (het) X inclusa (het)	1	0,4336 ns	0,0000 ns
				0,0559 ns
				esp. 1:1
52.1	inclusa (het) X cribraria (het)	1	3,6667 ns	1,2564 ns
52.2	inclusa (het) X cribraria (het)	1	0,0133 ns	0,0175 ns
52.3	inclusa (het) X cribraria (het)	1	0,0690 ns	0,4545 ns
52.4	inclusa (het) X cribraria (het)	1	4,2021 *	0,5714 ns
	Conjunto	1	2,9138 ns	0,4525 ns
	Heterogeneidade	3	5,7443 ns	1,8473 ns
	Total	4	8,6581 ns	2,2998 ns
				0,5000 ns
				2,4545 ns
				0,0796 ns
				15,3617 ***
				6,8345 **
				11,5613 **
				18,0950 **

Tabela 19a) Progenies dos cruzamentos entre inclusa (homozigoto) e alternans (homozigoto), dos inter cruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com alternans (homozigoto).

nº cruzamentos	inclusa		alternans		Tp
	♀	T1	♀	T2	
53.1 ♀ inclusa X ♂ alternans	59/97	156	0/0	0	156
53.2 ♂ inclusa X ♀ alternans	26/74	150	0/0	0	150
Total	135/171	306	0/0	0	306
54.1 inclusa (hel) X inclusa (hel)	73/62	135	21/19	40	175
54.2 inclusa (hel) X inclusa (hel)	15/95	20	06/04	10	30
Total	88/67	155	27/23	50	205
55.1 ♀ inclusa (hel) X ♂ alternans (hom)	11/02	13	07/06	13	26
55.2 ♀ inclusa (hel) X ♂ alternans (hom)	99/77	176	92/87	179	355
55.3 ♂ inclusa (hel) X ♀ alternans (hom)	125/128	253	128/131	252	512
Total	235/207	442	227/224	451	893
Total geral					1404

Tabela 19b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre inclusa e alternans, dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com alternans utilizando-se X composto.

nº	cruzamentos	gl	razão sexual		razão fenotípica
			inclusa	alternans	
53.1	inclusa X alternans	1	9,2564 **	-	-
53.2	inclusa X alternans	1	0,0262 ns	-	-
	Conjunto	1	4,2353 *	-	-
	Heterogeneidade	3	5,0528 *	-	-
	Total	4	9,2831 **	-	-
					esp. 3:1
54.1	inclusa (het) X inclusa (het)	1	0,8963 ns	0,1000 ns	0,4286 ns
54.2	inclusa (het) X inclusa (het)	1	5,0000 *	-	1,1111 ns
	Conjunto	1	2,8452 ns	-	0,0407 ns
	Heterogeneidade	1	3,0511 ns	-	1,4220 ns
	Total	2	5,8963 ns	-	1,5397 ns
					esp. 1:1
55.1	inclusa (het) X alternans	-	-	0,0769 ns	0,0000 ns
55.2	inclusa (het) X alternans	1	2,7500 ns	0,1397 ns	0,0254 ns
55.3	inclusa (het) X alternans	1	0,0356 ns	0,0347 ns	0,0202 ns
	Conjunto	1	0,8415 ns	0,0200 ns	0,0907 ns
	Heterogeneidade	2	1,9441 ns	0,2313 ns	0,0050 ns
	Total	3	2,7856 ns	0,2513 ns	0,0957 ns

Tabela 20a) Progenies do cruzamento entre multigtattata (homozigoto) e cribraria (homozigoto); e dos intercuza-
mentos da F1. Entre parenteses número de indivíduos com pronoto mais escuro.

nº	cruzamentos	multigtattata		cribraria		Tp
		Q/O	T1	Q/O	T2	
56.1	Q multigtattata X O cribraria	53/75	128	0/0	0	128
F2						
57.1	multigtattata (het) X multigtattata (het)	06/11	17	03/05	08	25
57.2	multigtattata (het) X multigtattata (het)	09/09	18	04(1)/02(1)	06	24
57.3	multigtattata (het) X multigtattata (het)	03/04	07	01(1)/03	04	11
57.4	multigtattata (het) X multigtattata (het)	15/27	42	07(2)/08(2)	15	57
57.5	multigtattata (het) X multigtattata (het)	30/49	79	16(14)/12(8)	28	107
57.6	multigtattata (het) X multigtattata (het)	23/27	50	09(6)/15(3)	24	74
57.7	multigtattata (het) X multigtattata (het)	32/47	79	12(8)/14(7)	26	105
57.8	multigtattata (het) X multigtattata (het)	42/58	102	12(11)/12(11)	38	145
	Total	167/232	399	71/79	149	548
Total geral						676

Tabela 20b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas do cruzamento entre multiguttata e cribraria e dos intercruzamentos da F1 utilizando-se χ^2 composto.

nº	cruzamentos	razão sexual		razão fenotípica	
		g1	multiguttata	cribraria	g1
56.1	multiguttata X cribraria	-	3,7813	-	-
57.1	multiguttata (het) X multiguttata (het)	1	1,4706 ns	-	1
57.2	multiguttata (het) X multiguttata (het)	1	0,0000 ns	-	1
57.3	multiguttata (het) X multiguttata (het)	-	-	-	-
57.4	multiguttata (het) X multiguttata (het)	1	3,4286 ns	0,0667 ns	1
57.5	multiguttata (het) X multiguttata (het)	1	4,5696 *	0,5714 ns	1
57.6	multiguttata (het) X multiguttata (het)	1	0,3200 ns	1,5000 ns	1
57.7	multiguttata (het) X multiguttata (het)	1	2,8481 ns	0,1538 ns	1
57.8	multiguttata (het) X multiguttata (het)	1	0,2520 ns	0,0000 ns	1
Conjunto		1	10,4490 **	0,0732 ns	1
Heterogeneidade		6	2,2442 ns	2,2487 ns	6
Total		7	13,5939 ns	2,2919 ns	7
					esp. 3:1
					0,6533 ns
					0,0000 ns
					-
					0,0526 ns
					0,0779 ns
					2,1802 ns
					0,0032 ns
					0,1126 ns
					1,1477 ns
					1,9321 ns
					3,0798 ns

Tabela 2(a) Progenies dos cruzamentos entre multiguttata (homozigoto) e alternans (homozigoto) do intercruzamento da F1, e dos retrocruzamentos da F1 com alternans.

n°	cruzamentos	multiguttata		alternans		Tp
		Q/O	T1	Q/O	T2	
58.1	Q multiguttata (hom) X O alternans (hom)	164/167	331	0/0	0	331
58.2	Q multiguttata (hom) X O alternans (hom)	172/187	359	0/0	0	359
58.3	O multiguttata (hom) X Q alternans (hom)	212/211	152	0/0	0	152
	Total	407/435	842	0/0	0	842
59.1	Q multiguttata (het) X multiguttata (hom)	114/142	256	44/43	87	343
59.2	Q multiguttata (het) X multiguttata (hom)	05/03	08	01/0	01	09
59.3	Q multiguttata (het) X multiguttata (hom)	79/98	177	22/42	64	241
59.4	Q multiguttata (het) X multiguttata (hom)	31/24	55	02/06	15	70
	Total	229/267	496	76/91	167	663
60.1	Q multiguttata (het) X O alternans	56/65	121	40/57	97	218
60.2	O multiguttata (het) X Q alternans	99/97	196	100/75	175	371
	Total	155/162	317	140/132	272	589
	Total geral					2094

Tabela 21b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos dos cruzamentos entre multigtattata e alternans, dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com alternans, utilizando-se χ^2 composto.

n°	cruzamentos	n1	razão sexual		razão fenotípica
			multigtattata	alternans	
58.1	multigtattata X alternans	1	0,0272 ns	-	-
58.2	multigtattata X alternans	1	0,6267 ns	-	-
58.3	multigtattata X alternans	1	0,6572 ns	-	-
	Conjunto	1	0,9311 ns	-	-
	Heterogeneidade	2	0,3807 ns	-	-
	Total	3	1,3118 ns	-	-
					esp. 3:1
59.1	multigtattata (het) X multigtattata	1	3,0625 ns	0,0115 ns	0,0243 ns
59.2	multigtattata (het) X multigtattata	-	-	-	-
59.3	multigtattata (het) X multigtattata	1	2,0395 ns	6,2500 *	0,3112 ns
59.4	multigtattata (het) X multigtattata	1	0,8202 ns	0,6000 ns	0,4762 ns
	Conjunto	1	3,2787 ns	1,5422 ns	0,0503 ns
	Heterogeneidade	3	2,7143 ns	5,3193 ns	0,7614 ns
	Total	4	5,9930 ns	6,8615 ns	0,8117 ns
					esp. 1:1
53.1	multigtattata (het) X alternans	1	0,6694 ns	2,9794 ns	2,6422 ns
53.2	multigtattata (het) X alternans	1	0,0204 ns	3,5714 ns	1,1887 ns
	Conjunto	1	0,1546 ns	0,2353 ns	3,4380 ns
	Heterogeneidade	1	0,5352 ns	6,3155 *	0,3422 ns
	Total	2	0,6898 ns	6,5508 *	3,8309 ns

Tabela 22a) Progenies dos cruzamentos entre ruficeps (homozigoto) e cribraria (homozigoto); dos inter cruzamentos da F1, e dos retrocruzamentos da F1 com a forma parental cribraria. Entre parenteses o número de indivíduos com pro-noto mais pigmentado.

nº	cruzamentos	ruficeps		cribraria		Tp
		Q/O	T1	Q/O	T2	
61.1	♀ ruficeps X O ⁺ cribraria	42/45	87	0/0	0	87
61.2	♀ ruficeps X O ⁺ cribraria	56/49	105	0/0	0	105
61.3	♀ ruficeps X ♀ cribraria	---	330	---	-0	330
	Total	98/94	522	0/0	0	522
62.1	♀ ruficeps (het) X O ⁺ ruficeps (het)	20/47	67	09/06	15	82
62.2	♀ ruficeps (het) X O ⁺ ruficeps (het)	40/50	90	13/19	32	122
62.3	♀ ruficeps (het) X ♀ ruficeps (het)	23/19	42	9(8)/11(8)	20	62
62.4	♀ ruficeps (het) X ♀ ruficeps (het)	20/02	22	10(7)/02	12	41
	Total	103/125	228	41/38	79	307
63.1	♀ ruficeps (het) X O ⁺ cribraria	16/17	33	18/11	29	62
63.2	♀ ruficeps (het) X O ⁺ cribraria	12/13	25	09/11	20	45
63.3	♀ ruficeps (het) X ♀ cribraria	08/06	14	05/08	13	27
63.4	♀ ruficeps (het) X ♀ cribraria	13/22	35	15/11	26	61
63.5	♀ ruficeps (het) X O ⁺ cribraria	32/42	72	28/28	56	128
	Total	68/100	186	75/69	144	330
	Total geral					1159

Tabela 22b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre ruficeps e cribraria, dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com a forma parental cribraria, utilizando-se χ^2 composto.

nº	cruzamentos	razão sexual		razão fenotípica
		g1	ruficeps	
61.1	ruficeps X cribraria	1	0,1034 ns	-
61.2	ruficeps X cribraria	1	0,4662 ns	-
	Conjunto	1	0,0833 ns	-
	Heterogeneidade	1	0,4868 ns	-
	Total	2	0,5701 ns	-
				esp. 3:1
62.1	ruficeps (het) X ruficeps (het)	1	10,8806 ***	0,6000 ns
62.2	ruficeps (het) X ruficeps (het)	1	1,1111 ns	1,1250 ns
62.3	ruficeps (het) X ruficeps (het)	1	0,3810 ns	0,2000 ns
62.4	ruficeps (het) X ruficeps (het)	1	4,1224 *	-----
	Conjunto	1	2,1228 ns	0,3731 ns
	Heterogeneidade	3	14,4223 **	1,5512 ns
	Total	4	16,5451 **	1,9250 ns
				esp. 1:1
63.1	ruficeps (het) X cribraria	1	0,0303 ns	1,6897 ns
63.2	ruficeps (het) X cribraria	1	0,0400 ns	0,2000 ns
63.3	ruficeps (het) X cribraria	1	0,2857 ns	0,6923 ns
63.4	ruficeps (het) X cribraria	1	2,3143 ns	0,6154 ns
63.5	ruficeps (het) X cribraria	1	0,3165 ns	0,0000 ns
	Conjunto	1	1,0538 ns	0,2500 ns
	Heterogeneidade	4	1,9330 ns	2,9474 ns
	Total	5	2,9868 ns	3,1979 ns

Tabela 23a) Progenies dos cruzamentos entre ruficeps (homozigoto) e alternans (homozigoto); do intercruzamento da F1, e dos retrocruzamentos da F1 com alternans.

nº cruzamentos	ruficeps		alternans		Tp
	Q/O	T1	Q/O	T2	
64.1 O ⁺ ruficeps (hom) X Q ⁻ alternans (hom)	103/124	227	0/0	0	227
F2					
65.1 Q ⁻ ruficeps (het) X O ⁺ ruficeps (het)	79/78	157	23/24	47	204
65.2 Q ⁻ ruficeps (het) X O ⁺ ruficeps (het)	44/57	101	13/27	40	141
65.3 O ⁺ ruficeps (het) X Q ⁻ ruficeps (het)	44/62	106	15/19	34	140
65.4 O ⁺ ruficeps (het) X Q ⁻ ruficeps (het)	65/68	133	15/14	22	162
Total	232/265	497	66/84	150	647
retrocruzamento					
66.1 Q ⁻ ruficeps (het) X O ⁺ alternans	20/21	41	23/22	45	86
66.2 Q ⁻ ruficeps (het) X O ⁺ alternans	50/77	127	52/70	122	249
66.3 O ⁺ ruficeps (het) X Q ⁻ alternans	38/57	95	60/48	108	203
66.4 O ⁺ ruficeps (het) X Q ⁻ alternans	70/94	164	65/72	144	308
Total	178/249	427	200/219	419	846
Total geral					1720

Tabela 23b) Análises estatísticas das razões sexuais e fenotípicas dos cruzamentos entre ruficeps e alternans, dos intercruzamentos da F1 e dos retrocruzamentos da F1 com alternans utilizando-se o χ^2 composto.

nº	cruzamentos	razão sexual		razão fenotípica	
		gl	ruficeps	alternans	gl
64.1	♂ ruficeps X ♀ alternans	1	1,9427 ns	-	-
					esp. 3:1
65.1	ruficeps (het) X ruficeps (het)	1	0,0067 ns	0,0213 ns	1
65.2	ruficeps (het) X ruficeps (het)	1	1,6733 ns	4,9000 *	1
65.3	ruficeps (het) X ruficeps (het)	1	3,0566 ns	0,4706 ns	1
65.4	ruficeps (het) X ruficeps (het)	1	0,0622 ns	0,0345 ns	1
	Conjunto	1	2,1911 ns	2,1600 ns	1
	Heterogeneidade	3	2,6128 ns	3,2664	3
	Total	4	4,8039 ns	5,4264 ns	4
					esp. 1:1
66.1	♀ ruficeps (het) X ♂ alternans	1	0,0244 ns	0,0222 ns	1
66.2	♀ ruficeps (het) X ♂ alternans	1	5,7402 *	2,6557 ns	1
66.3	♀ ruficeps (het) X ♀ alternans	1	3,8000 ns	1,3333 ns	1
66.4	♀ ruficeps (het) X ♀ alternans	1	3,5122 ns	1,2611 ns	1
	Conjunto	1	11,8056 ***	0,0616 ns	1
	Heterogeneidade	3	1,2712 ns	4,5107 ns	3
	Total	4	13,0768 *	5,3723 ns	4
					esp. 1:1

proporções de 27:9:9:9:3:3:3:1, e o retrocruzamento apenas dois e não oito como se esperaria na herança mendeliana de caracteres localizados em cromossomos diferentes (Tabela 22). Portanto, os caracteres pronoto variegado, élitros laranja pintado estão fortemente ligados. Normalmente *cribraria* tem pronoto claro tipo P1 às vezes P3, mas por cruzamentos e retrocruzamentos com *rufipennis* listado (Tabela 15), *multiguttata* (Tabela 20) e *ruficeps* (Tabela 22) houve segregação de *cribraria* com pronotos mais pigmentados tipo P3, P7, e P8.

Alternans difere de *cribraria* pela presença de coloração adicional metálica nos élitros, que é recessiva em relação ao caráter normal.

Cruzamentos de *alternans* com os padrões homocigotos *rufipennis* listado, *inclusa*, *multiguttata* e *ruficeps* demonstraram que o caráter metálico dourado está fortemente ligado aos seguintes caracteres: pronoto variegado / élitros laranja / pintado; e o caráter normal dos élitros as outras séries de caracteres já mencionados.

A F2 destes cruzamentos segregou apenas três fenótipos nas proporções de 1:2:1 e não oito nas proporções clássicas mendelianas. Os retrocruzamentos segregaram dois fenótipos na proporção de 1:1 e não oito como esperado se esses caracteres fossem independentes (Tabelas 19, 21, 23).

Ruficeps difere de *alternans* em quatro caracteres: 1) pronoto preto versus variegado, 2) élitros vermelhos versus laranja, 3) élitros normais versus pintado, 4) normais versus metálico. A F1 do cruzamento destas duas formas parentais foi toda *ruficeps*. Se ca-

tes caracteres fossem independentes seriam esperados na F1 16 fenótipos nas proporções de 81:27:27:27:27:9:9:9:9:9:9:9:9:9:9:1, e 16 fenótipos no retrocruzamento em proporções iguais. No entanto, na F2 houve a segregação de três fenótipos nas proporções de 1:2:1 e nos retrocruzamentos apenas dois na proporção de 1:1.

Estes resultados mostraram que o caráter metálico está fortemente ligado a pronoto variegado, élitros laranja e pintados e o caráter normal (não metálico); as demais ligações, relacionadas abaixo:

- 1 - Pronoto variegado / élitros caramelos / normal
- 2 - Pronoto variegado / élitros caramelos / moldurado
- 3 - Pronoto variegado / élitros laranjas / pintado
- 4 - Pronoto preto / élitros vermelhos / normal
- 5 - Pronoto preto / élitros vermelhos / pintado

Quando se fala em élitros normais isto significa não pigmentado (nem moldurado nem pintado) e/ou em segundo lugar não metálico. Provavelmente há dois genes envolvidos nestes caracteres.

Considerando pronoto variegado como um caráter, foram encontrados, tanto no campo como no laboratório, apenas oito fenótipos dos 36 possíveis (Tabela 24). Portanto, mais uma vez há fortes evidências de que estes caracteres não sejam segregados e recombinados aleatoriamente. Eles devem compor seis conjuntos de caracteres que são segregados juntos, como listados a seguir:

- 1 - Pronoto preto / élitro vermelho / normal / normal

- 2- Pronoto preto / élitro vermelho / pintado / normal
- 3- Pronoto variegado / élitro caramelo / normal / normal
- 4- Pronoto variegado / élitro caramelo / moldurado / normal
- 5- Pronoto variegado / élitro laranja / pintado / normal
- 6- Pronoto variegado / élitro laranja / pintado / metálico

III.2.2. Outras Diferenças

Outras diferenças genotípicas poderiam estar ligadas aos blocos gênicos para coloração de *C. cribraria*. Tais características poderiam auxiliar ou ser responsáveis pela manutenção do polimorfismo cromático deste cassidíneo.

Dos 21 genótipos de *C. cribraria* foram escolhidos seis para identificar diferenças de aptidão. Após vários cruzamentos, foi verificado que o padrão *cribraria* que deveria ser homocigoto continha alguns indivíduos heterocigoto para *alternans*.

Os dados para número de ovos por fêmea (Tabela 25), porcentagens de eclosão de ovos (Tabela 28) e de sobrevivência dos imaturos (tabela 31), assim como os seus períodos de desenvolvimento (Tabela 34) indicaram diferenças entre genótipos (Tabelas 26, 27, 29, 30, 32, 33, 35, 36).

O número médio de ovos por fêmea é maior nos genótipos dos grupos três e quatro. Somente este último genótipo (grupo 4) difere dos pais e os outros dois genótipos heterocigotos (grupos 2, 5) não diferem das formas parentais na média de ovos por fêmea.

Tabela 24) Fenótipos esperados nas populações de campo e de laboratório de Campinas (SP) se os caracteres fossem independentes (* = fenótipos encontrados no campo e produzidos no laboratório: * 1, ruficeps; 2, multiguttata; 3, rufipennis; 4, cinctipennis; 5, rufipennis listado a parummaculata; 6, inclusa; 7, cribraria; 8, alternans).

Pronoto	Élitros			
	cor	/ ornamentação	/ orn. adicional	
preto	vermelho	normal	normal	*1
preto	vermelho	normal	metálico	
preto	vermelho	pintado	normal	*2
preto	vermelho	pintado	metálico	
preto	vermelho	moldurado	normal	
preto	vermelho	moldurado	metálico	
preto	caramelo	normal	normal	*3
preto	caramelo	normal	metálico	
preto	caramelo	pintado	normal	
preto	caramelo	pintado	metálico	
preto	caramelo	moldurado	normal	*4
preto	caramelo	moldurado	metálico	
preto	laranja	normal	normal	
preto	laranja	normal	metálico	
preto	laranja	pintado	normal	
preto	laranja	pintado	metálico	
preto	laranja	moldurado	normal	
preto	laranja	moldurado	metálico	
variegado	vermelho	normal	normal	
variegado	vermelho	normal	metálico	
variegado	vermelho	pintado	normal	
variegado	vermelho	pintado	metálico	
variegado	vermelho	moldurado	normal	
variegado	vermelho	moldurado	metálico	
variegado	caramelo	normal	normal	*5
variegado	caramelo	normal	metálico	
variegado	caramelo	pintado	normal	
variegado	caramelo	pintado	metálico	
variegado	caramelo	moldurado	normal	*6
variegado	caramelo	moldurado	metálico	
variegado	laranja	normal	normal	
variegado	laranja	normal	metálico	
variegado	laranja	pintado	normal	*7
variegado	laranja	pintado	metálico	*8
variegado	laranja	moldurado	normal	
variegado	laranja	moldurado	metálico	

Os genótipos heterozigotos (grupos 4, 2 e 5) não diferem das formas parentais na percentagem de eclosão dos ovos. Quanto aos homozigotos, o genótipo 1 (*ruficeps*) é igual ao 6 (*rufipennis* listado), e 3 (*cribraria*) difere de 1 e 6, e entre os heterozigotos o genótipo 2 ("*ruficeps*" / *cribraria*) difere do 5 ("*rufipennis* listado" / *cribraria*) (Tabelas 28, 29, 30).

Quanto a percentagem de sobrevivência compreendida desde o período larval até a emergência do adulto, excluindo-se o genótipo do grupo 6, não houve diferenças significativas entre os demais (Tabelas 32, 33).

O tempo médio de desenvolvimento dos estágios imaturos dos diferentes genótipos variou muito pouco. No entanto, estatisticamente houve diferenças entre os tempos médios de desenvolvimento dos 6 genótipos (Tabelas 35, 36).

Tabela 25) Número de ovos colocados por fêmea de *Chelymormpha cribraria* de diferentes genótipos nos primeiros 30 dias a partir da primeira desova. Os grupos representam os genótipos: *ruficeps* (homozigoto), grupo 1; *ruficeps* (heterozigoto - *ruficeps/cribraria*), grupo 2; *cribraria* (homozigota), grupo 3; *rufipennis* (heterozigoto - *ruficeps/rufipennis* listado) grupo 4; *rufipennis* listado (heterozigoto - *rufipennis* listado/*cribraria*), grupo 5; e *rufipennis* listado (homozigoto), grupo 6 (n = número de ovos por fêmea).

grupo	(1) n	(2) n	(3) n	(4) n	(5) n	(6) n
	295	322	732	969	209	115
	264	93	325	573	291	50
	20	6	262	1007	366	341
	302	93	533	611	415	136
	226	250	98	407	137	46
	297	195	69	468	151	132
	108	247	721	342	180	28
	209	208	321	347	218	49
	71	344	596	269	208	62
	218	209	362	419	159	319
	162	170	94	242	164	125
	16	128	19	276	384	164
	10	375	354	470	137	263
	178	167	573	327	209	71
	299	137	36	195	90	-
	-	198	201	202	226	-
	-	245	349	188	316	-
	-	447	208	52	167	-
	-	-	203	-	-	-
	-	-	610	-	-	-

Tabela 26) Análise de variância do número de ovos / ♀ em 6 genótipos de Chelymorpha cribraria (\sqrt{x}).

Fonte de variação	gl	SS	MS	F
Grupos	5	774,730	154,946	5,837 ***
Resíduo	97	2579,490	26,593	
Total	102	3354,220		

Tabela 27) Teste SNK para o número de ovos / Q de 6 genótipos de Chelymorpha cribraria durante os primeiros 30 dias.

Grupos	1º	2º	5º	3º	4º	
\bar{X}	135,786	178,333	213,000	223,722	333,300	409,111
S	102,82	108,94	109,221	93,11	226,97	253,37
ni	14	15	18	18	20	18
SNK	-----					
\sqrt{x}	-----					

Tabela 28) Percentagem de eclosão de ovos de *Chelymorpha cribraria* de diferentes genótipos (desovas sempre maiores que 10 ovos). Os grupos representam os genótipos mencionados na Tabela 25, grupos de 1 a 6 (n = número de ovos por fêmea).

grupo	(1) n	(2) n	(3) n	(4) n	(5) n	(6) n
	95,0	87,9	88,2	93,3	85,7	56,5
	85,0	68,6	94,6	100,0	95,1	62,1
	95,8	78,4	91,1	44,4	97,2	80,6
	62,2	84,4	87,2	50,0	98,0	81,3
	79,2	64,0	100,0	41,2	100,0	86,7
	30,0	62,5	95,2	30,0	80,6	78,3
	83,3	71,1	81,5	87,5	93,8	88,5
	88,2	83,3	95,0	66,7	83,3	63,2
	100,0	54,1	100,0	100,0	70,8	75,0
	87,5	71,8	100,0	93,5	100,0	44,4
	69,2	84,6	92,9	91,4	94,7	80,0
	74,3	81,3	97,1	90,3	87,0	67,6
	92,0	79,4	100,0	100,0	90,0	66,7
	100,0	72,2	100,0	93,5	95,0	-
	75,0	79,2	97,1	89,3	100,0	-
	75,0	70,0	96,9	97,2	75,0	-
	80,0	76,9	96,0	95,5	100,0	-
	91,7	84,2	100,0	73,3	71,9	-
	79,2	72,7	100,0	57,1	97,2	-
	88,5	-	96,0	68,2	88,2	-
	86,5	-	97,2	95,5	78,1	-
	76,0	-	100,0	-	87,9	-
	86,1	-	100,0	-	69,0	-
	100,0	-	84,8	-	83,3	-
	76,5	-	100,0	-	100,0	-
	-	-	97,9	-	-	-
	-	-	100,0	-	-	-
	-	-	100,0	-	-	-
	-	-	100,0	-	-	-
	-	-	97,8	-	-	-

Tabela 29) Comparações múltiplas utilizando-se Kruskal-Wallis das porcentagens de eclosão de ovos de 6 genótipos de *Chelymorpha cribraria* (desovas sempre maiores que 10 ovos); onde Δ / dms , $\Delta = R_i - R_j$, $\alpha = 0,05 \rightarrow Z = 2,9452$.

	R2	R3	R4	R5	R6
	23,86	42,85	2,17	17,08	27,53
R1	34,66	30,74	33,60	32,10	38,81
	ns	*	ns	ns	ns
		66,71	26,03	40,24	3,67
R2	33,20	35,94	34,54	40,85	
		*	ns	*	ns
			40,68	25,77	70,38
R3		32,29	30,74	31,48	
			*	ns	**
				14,21	22,70
R4			33,60	40,06	
			ns	ns	
					44,61
R5				38,81	
					*

Tabela 30) Teste de Kruskal-Wallis para comparações múltiplas das percentagens de eclosão de ovos de 6 genótipos de *Chelymorpha cribraria* (desovas sempre maiores que 10 ovos).

GRUPOS	6º	2º	4º	1º	5º	3º
\bar{X}	71,60	75,08	78,95	82,20	88,80	96,20
S	12,86	8,85	22,28	14,67	10,08	5,01
ni	13	19	21	25	25	30
R	420,5	684,5	1303,0	1497,0	1924,0	3082,0
\bar{R}	32,35	36,02	62,05	59,88	76,96	102,73

Comp.

Múltiplas

H corr. = 51,758 ***

Tabela 31) Percentagem de sobrevivência de indivíduos de diferentes genótipos de *Chelymorpha cribraria* durante o estágio larval a adulto. As percentagens correspondem a grupos de larvas nunca menores que 10 indivíduos. Os grupos representam os genótipos mencionados na Tabela 25, grupos de 1 a 6.

grupo (1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
68,4	65,5	56,7	75,0	91,7	46,2
29,4	91,7	45,7	100,0	74,3	44,4
87,0	93,1	31,7	70,0	95,9	48,3
21,7	92,6	23,5	66,7	90,9	59,0
57,9	81,3	94,3	80,0	88,0	37,5
80,0	74,3	95,0	85,7	100,0	50,0
53,3	78,1	100,0	55,2	35,3	69,6
-	97,1	94,7	37,5	67,7	66,7
-	92,3	100,0	82,1	61,1	37,5
-	62,5	97,1	63,2	55,0	20,8
-	36,8	100,0	100,0	66,7	-
-	-	81,8	64,0	89,5	-
-	-	91,2	94,3	75,0	-
-	-	94,9	19,0	75,0	-
-	-	100,0	72,7	100,0	-
-	-	83,3	68,8	56,5	-
-	-	73,5	-	71,4	-

Tabela 32) Comparações múltiplas utilizando-se Kruskal-Wallis das porcentagens de sobrevivência de 6 genótipos de *Chelymorpha cribraria* durante o período de larva a adulto, onde Δ / dms , $\Delta = R_i - R_j$, $\alpha = 0,05 \rightarrow Z = 2,9452$.

	R2	R3	R4	R5	R6
R1	20,31	25,48	13,42	17,60	8,24
	32,67	29,97	30,24	29,97	32,89
	ns	ns	ns	ns	ns
R2		5,17	6,82	2,71	22,25
	25,83	26,14	16,19	29,16	
	ns	ns	ns	*	
R3			12,06	7,88	34,42
	23,25	22,78	26,60		
	ns	ns	*		
R4				4,18	23,06
	23,25	26,90			
	ns	ns			
R5					26,54
	26,60				
	ns				

Tabela 33) Teste de Kruskal-Wallis e Comparações Múltiplas das percentagens de sobre vivência de 6 genótipos de *Chelymorpha cribraria* durante o período de larva a adulto.

grupos	6	1	4	5	2	3
\bar{X}	48,000	56,814	70,887	76,118	78,864	80,020
S	24,43	18,20	25,23	21,41	18,07	14,60
ni	11	07	16	17	11	17
\bar{R}	167,0	179,5	625,0	735,0	505,5	869,0

Comp. |

Múltiplas |

H corr. = 18,5928 **

Tabela 34) Período de desenvolvimento (em dias) dos estágios imaturos (de ovo a adulto) dos diferentes genótipos de *Chelymorpha cribraria*. Os grupos representam os genótipos mencionados na Tabela 25, grupos de 1 a 6 (c = classes de desenvolvimento em dias; f = frequência).

grupo c	(1) f	(2) f	(3) f	(4) f	(5) f	(6) f
24	0	0	30	0	6	0
25	0	42	32	0	5	4
26	0	105	119	23	10	22
27	6	80	135	56	85	23
28	46	52	51	111	62	41
29	18	23	40	69	56	17
30	2	8	10	24	22	0
31	2	7	8	03	1	0
32	1	2	5	0	4	0
33	0	0	4	0	4	0
34	0	0	2	0	0	0
35	0	1	3	0	1	0
36	0	0	1	0	0	0
37	0	0	1	0	0	0

Tabela 35) Análise de variância do período de desenvolvimento (em dias) dos estágios imaturos de 6 genótipos de *Chelymorpha cribraria*.

Fonte de variação	gl	SS	MS	F
Grupos	5	405,757	81,151	33,780 ***
Resíduo	1479	3553,121	2,402	
Total		3958,878		

Tabela 36) Teste SNK para o período de desenvolvimento dos estágios imaturos de 6 genótipos de *Chelymorpha cribraria* (em dias).

Grupos	2	3	6	5	4	1
\bar{X}	26,9344	27,0590	27,4206	28,0078	28,0839	28,3467
S	1,50	1,96	1,10	1,57	1,09	0,88
ni	320	441	107	256	286	75
SNK						

III.3. História Natural

Chelymorpha cribraria ocorre em áreas abertas, como campos, clareiras, matas ciliares e bordas de mata, locais estes onde ocorre sua planta hospedeira, *Ipomoea cairica* (Convolvulaceae). Adultos e larvas alimentam-se das folhas desta trepadeira. Outras Convolvuláceas como *I. aristolochiaefolia* e *I. batatas* também são plantas hospedeiras alternativas.

O período de desenvolvimento do ovo a adulto é de cerca de 28 dias a temperaturas entre 23 e 29 C. Ovos e larvas são encontrados no campo a partir de setembro até final de abril. As desovas são colocadas nas folhas de *I. cairica*, habitualmente em locais pouco visíveis, no interior da folhagem. As larvas de 1º e 2º estádios são gregárias, havendo tendência a dispersão nos últimos estádios. Os primeiros adultos aparecem na primavera, em baixas frequências, atingindo seus maiores tamanhos populacionais em fevereiro e março. Em abril as frequências de ovos e larvas começam a diminuir, e a partir de maio é muito difícil encontrar qualquer adulto em atividade. Durante os quatro anos de trabalho de laboratório, os adultos de *C. cribraria* entraram em diapausa a partir de maio, saindo deste estado somente em meados de setembro. Na diapausa, machos e fêmeas reduziram inicialmente suas atividades reprodutivas, interrompendo-as antes de procurarem abrigo entre as folhas secas nas caixas de criação. Cessaram alimentação e locomoção, permanecendo escondidos entre detritos junto ao fundo da caixa. Ficaram neste estado até a próxima primavera. O mesmo deve ocorrer na natureza, pois desaparecem neste período, reaparecendo em setembro. Uma

única vez foi encontrada uma fêmea de *Chelymorphe cribraria* padrão *rufipennis* em diapausa no campo. Ela estava sob detritos, enrolada numa folha seca junto ao solo.

No final de abril o número de cópulas é baixa, e a percentagem de desovas que não eclodem é bastante alta.

A densidade populacional de *C. cribraria* é baixa, mesmo nos períodos de pico dos tamanhos populacionais. Diversas vezes, coletas de 4 a 5 horas/dia sobre *Ipomoea cairica* resultavam em três a cinco indivíduos. Além de serem pouco densos, muitas vezes estão sob as folhas ou no interior de folhagem e seus ramos; e quando perturbados exibem tanatose, caindo no chão. Por estas razões o rendimento é bastante baixo. O período ideal para amostrar esta espécie é logo de manhã, no primeiro dia de sol após um período de chuva nos meses de janeiro, fevereiro e março.

III.2.1. Frequência no Campo

Na região de Campinas (SP) foram encontrados 8 fenótipos de *Chelymorphe cribraria* (tabela 24) em diferentes proporções. O padrão *ruficeps* foi o mais frequente, sendo seguido por *multiguttata*, *rufipennis* e *cribraria* (figura 2). Os padrões *inclusa* e *alternans* foram os mais raros. A frequência deste último padrão estava na ordem de 1 a 4% (figura 2), pois foi encontrado um adulto no campo e sete larvas irmãs que deram origem a adultos no laboratório.

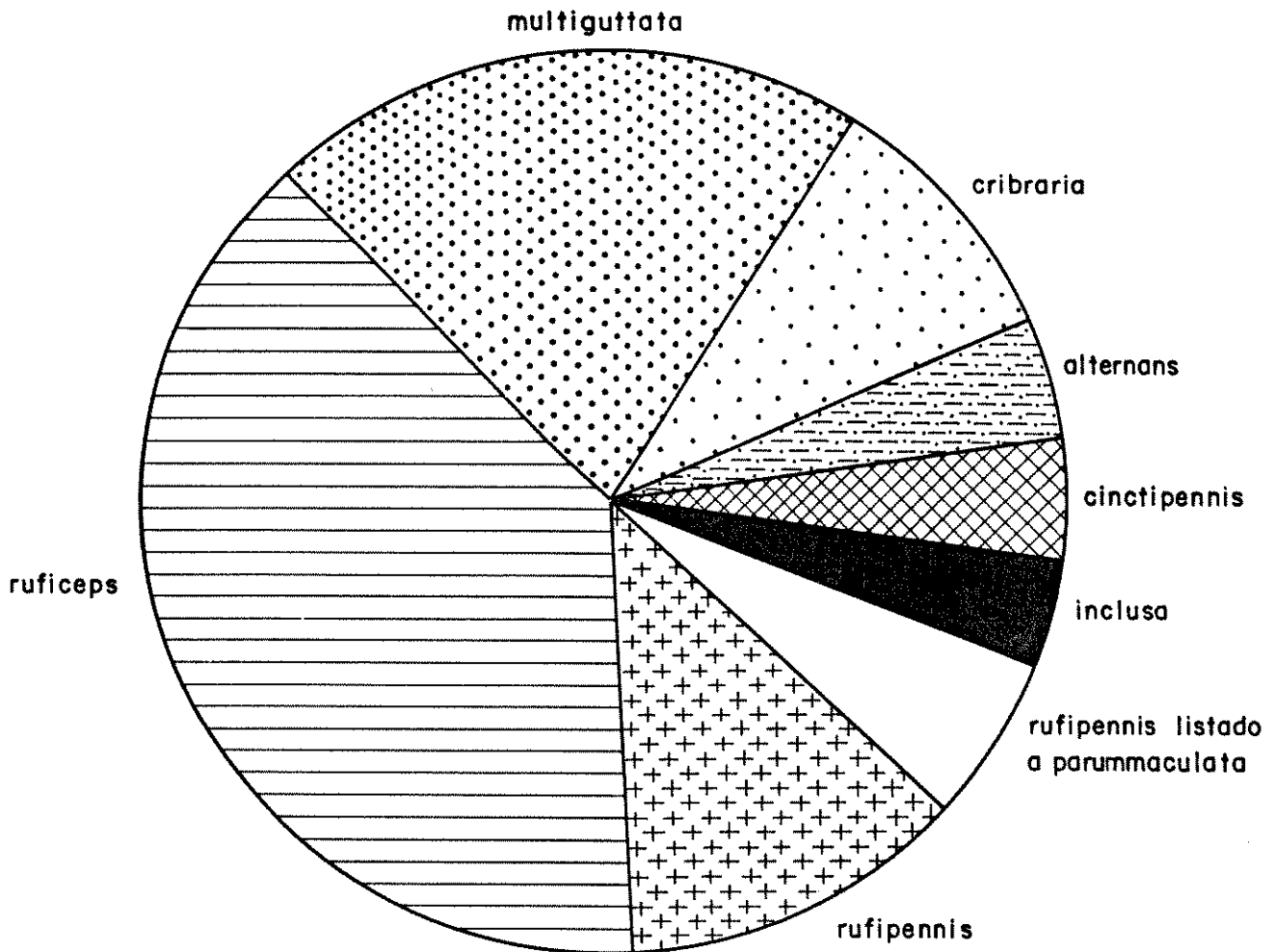


Figura 2) Frequência dos diferentes padrões cromáticos de *Chelymorpha cribraria* na região de Campinas (SP).

Nesta região há outras espécies de Coleóptero com coloração semelhante aos diferentes padrões de *C. cribraria*. Estas espécies formam seis anéis de coloração, que podem ser miméticos ou não. Nos levantamentos de campo foram encontrados espécies correspondendo aos anéis: vermelho, vermelho pintado, caramelo, moldurado, laranja e metálico, os quais estão caracterizados na tabela 37 e na figura 3.

Os padrões *inclusa* e *cinctipennis* de *C. cribraria* são semelhantes em coloração, sendo agrupados com *Epilachna cacica* no anel moldurado. Todos os padrões com élitro caramelo normal e pronoto preto ou variegado são semelhantes e foram agrupados no anel caramelo.

Para cada anel foram encontrados de duas a quatro espécies de coleóptero (Tabela 37, Figura 3). A joaninha adulta, *Cycloneda sanguinea*, quando jovem é de cor caramelo e preto, e adultos mais velhos são de cores vermelha e preta. Esta espécie participa de dois anéis, o caramelo e o vermelho. Do mesmo modo, *Metriana sexpunctata* ora é metálica ora laranja com 3 pintas pretas em cada élitro. Esta variação se dá por mudanças fisiológicas nos élitros, que passam de dourado para laranja e vice-versa. Quando irrigado, o élitro é dourado e quando desidratado passa a laranja. A passagem do estado dourado para o laranja leva alguns minutos, ao passo que a reversão leva mais tempo. Esta espécie pertence a dois anéis miméticos, o metálico e o laranja pintado.

Tabela 37) Características dos possíveis anéis miméticos encontrados em Campinas (SP) (vide resultados para descrições das ornamentações de élitros) e espécies envolvidas.

Anéis de coloração	Élitros		Espécies
	Pronoto	cor / ornamentação / ornamentação adicional	
vermelho	preto ou preto c/ máculas brancas	vermelho / normal / normal	Chelymorppha cribraria ruficeps Cycloneda sanguinea (Coccinellidae) Cryptostetha notatifrons (Chrysomelidae)
vermelho pintado	preto	vermelho / pintado / normal	Chelymorppha cribraria multiguttata Chelymorppha nigricolis Botanochara impressa (Cassidinae)
caramelo	preto ou variegado	caramelo / normal / normal	Cycloneda sanguinea (adulto jovem) Chelymorppha cribraria rufipennis rufipennis listado columbica parummaculata infirma
moldurado	preto ou listado (P11)	caramelo / moldurado / normal	Chelymorppha cribraria inclusa cinctipennis Epilachna cacica (Coccinellidae)
laranja pintado	variegado ou laranja c/2 a 4 pintas pretas	laranja / pintado / normal	Chelymorppha cribraria cribraria Chelymorppha informis Metriona sexpunctata (Cassidinae)
metálico	prateado ou dourado	prateado ou dourado ou / laranja / pintado / metálico	Chelymorppha cribraria alternans Metriona sexpunctata Metriona sp.1 Agroiconota judaica (Cassidinae)

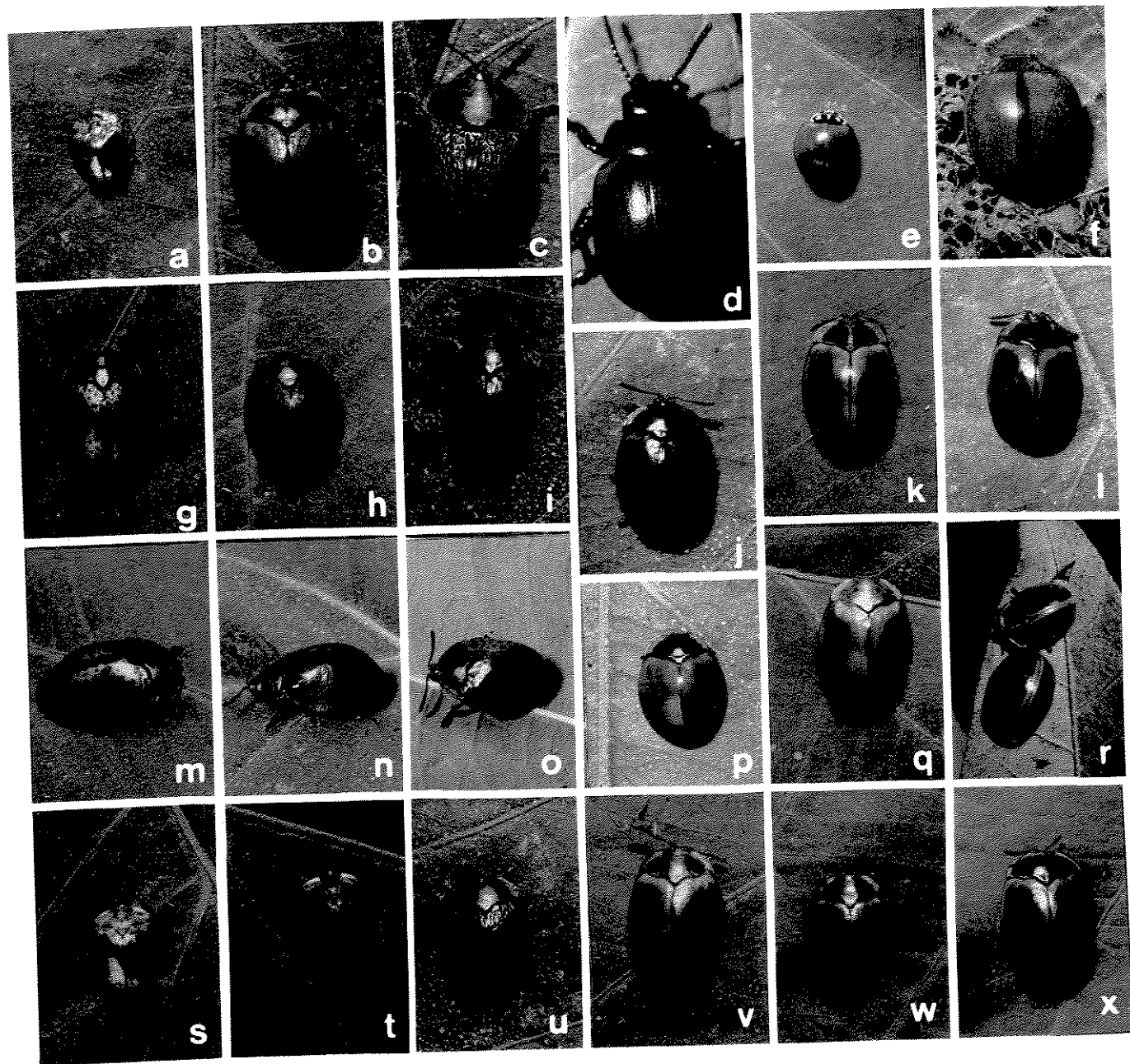


Figura 3) Polimorfismo mimético Mulleriano de *Chelymorpha* cribraria (onde g, m = padrão alternans; h, n = cribraria; i, o = multiguttata; j = ruficeps; p = rufipennis; k = rufipennis listado; q = parummaculata; v = columbica; w = *C. cribraria* com pronoto tipo P4/élitro caramelo; l = cinctipennis; r, x = inclusa). Estes padrões pertencem aos anéis miméticos (dispostos em colunas): metálico [a = *Metriona* sp.1; g, h; s = *Metriona sexpunctata* (metálica); laranja pintado [b = *Chelymorpha informis*; h, n; t = *Metriona sexpunctata* (laranja)]; vermelho pintado [c = *Botanochara impressa*; l, o; u = *Chelymorpha nigricollis*]; vermelho [d = *Cryptostetha notatifrons*; j]; caramelo [e = *Cycloneda sanguinea*; k, p, v, w]; moldurado [f = *Epilachna cacica*; l, r, x]. Todos os besouros estão na mesma proporção (2X), exceto 3-r (1,5X). (Foto J. Vasconcellos Neto, montagem de T. M. Lewinsohn).

Outro dado interessante é que *Cycloneda sanguinea* e *Botanochara impressa* são muito frequentes. Estas espécies pertencem aos anéis vermelho e vermelho pintado que correspondem aos padrões mais frequentes de *Chelymorpha cribraria* (*ruficeps* e *multiguttata*).

Para verificação de relações miméticas entre estas espécies de coleóptero há necessidade de relações estreitas de co-ocorrência assim como mecanismos de defesa contra predadores. Estes besouros ocorrem lado a lado na natureza, assim como suas plantas hospedeiras (Tabela 3B). Como exemplo, *Cycloneda sanguinea* alimenta-se de pulgões sobre *Ipomoea cairica*, *Asclepias curassavica* e outras plantas ruderais. Estas plantas são hospedeiras de *Chelymorpha cribraria* ("*ruficeps*") e *Cryptostetha notatifrons* respectivamente. Estas três espécies de coleóptero pertencem ao anel vermelho. Além desta relação, foram encontrados, várias vezes, locais onde havia *I. cairica* entrelaçada com *A. curassavica*.

Os padrões (estados fisiológicos) laranja e metálico de *Metriosa sexpunctata* e os padrões laranja (*cribraria*) e metálico (*alternans*) de *Chelymorpha cribraria*, ambos encontrados repousando e se alimentando do *I. cairica* constituem outra relação interessante.

Tabela 38) Espécies de Coleópteros envolvidos nos anéis miméticos, suas plantas hospedeiras e mecanismos de defesa.

Espécies de besouros	Alimento	Defesas
<i>Epilachna cacica</i> (Guérin, 1824)	Cucurbita pepo L.	Auto-hemorragia na junção tÍbio-femural
<i>Cycloneda sanguinea</i> (L., 1763)	preda pulgões sobre <i>Ipomoea cairica</i> <i>Asclepias curassavica</i> outras plantas ruderais	Provavelmente poro na junção tÍbio-femural (glândula)
<i>Cryptostetha notatifrons</i>	<i>Asclepias curassavica</i>	Glândulas nos élitros
<i>Botanochara impressa</i> (Panzre, 1798)	<i>Ipomoea acuminata</i> <i>Ipomoea purpurea</i> <i>Ipomoea batatas</i>	Auto-hemorragia bucal e na base das antenas
<i>Chelymorpha cribraria</i>	<i>Ipomoea cairica</i> <i>Ipomoea aristolochaeefolia</i>	Micropontuações irrigadas por hemolinfa, por onde provavelmente é liberada uma substância volátil de defesa
<i>Chelymorpha nigricolis</i>	<i>Ipomoea acuminata</i> <i>Ipomoea batatas</i>	Idem
<i>Chelymorpha informis</i>	<i>Ipomoea fistulosa</i>	Idem
<i>Metriana sp.1</i>	<i>Ipomoea cairica</i>	Idem
<i>Agroiconota judaica</i>	<i>Ipomoea cairica</i>	Idem
<i>Metriana sexpunctata</i>	<i>Ipomoea cairica</i> <i>Ipomoea acuminata</i> <i>Ipomoea batatas</i>	Idem

Há evidências de que estes besouros pertençam a grupos aposemáticos formando anéis miméticos pelas seguintes razões:

- 1) apresentam padrões de coloração conspícua, sendo bem visíveis na vegetação;
- 2) locomovem-se lentamente sobre as plantas;
- 3) são diurnos;
- 4) quando perturbados ficam imóveis e se tocados podem exibir tanatose;
- 5) quando capturados, liberam secreções voláteis, secreções líquidas de glândulas, ou ainda auto-hemorragia de hemolinfa, a qual tem cheiro muito forte.

O passo seguinte foi realizar experimentos de predação e palatabilidade com estas espécies de besouro.

III.4.1. Experimentos com Aranhas

III.4.1.1. *Argiope argentata*

Um indivíduo do Cassidíneo metálico, *Metriana sexpunctata*, foi capturado sobre *Ipomoea cairica*, e lançado numa teia de *Argiope argentata*. A aranha correu em direção ao besouro, agarrou-o com os dois primeiros pares de patas, tocando e esfregando várias vezes os tarsos dos pedipalpos nos élitros da presa. Em seguida, cortou o fio de seda que prendia o besouro, liberando-o vivo e sem danos.

Em outra ocasião, foi oferecido um indivíduo de *Chelymorphe cribraria ruficeps* a uma outra *Argiope*, que exibiu comportamento semelhante. Após tocar nos élitros da presa com os tarsos dos pedipalpos abandonou-a, voltando rapidamente ao centro da teia. Foram oferecidos, a outras duas aranhas, adultos de *Cycloneda sanguinea* (um recém eclodido, de élitros caramelo e outro mais velho, de cor vermelha). Nos dois casos, a movimentação dos besouros provocou vibrações, estimulando as aranhas a exibirem seu comportamento de captura. Entretanto, as aranhas deslocaram-se lentamente em direção às presas. Aproximaram-se vagarosamente, tocando as presas com os tarsos dos pedipalpos, abandonando-as em seguida. Os besouros continuaram debatendo-se na teia por mais 10 minutos. Um deles despreendeu-se e o outro foi retirado por mim. Embora houvesse vibrações nas teias, as aranhas permaneceram imóveis no centro durante este período. Cabe ressaltar que o comportamento típico desta ara-

na é agarrar as presas com as patas, enrolando-as rapidamente com fios de seda (veja ROBINSON, 1969), o que não foi verificado com estes besouros.

III.4.1.2. *Nephila clavipes*

Os testes de predação com *Nephila clavipes* foram conduzidos em laboratório. O primeiro indivíduo de *Chelymorpha cribraria* foi oferecido após a aranha ter predado um gafanhoto. Quando o besouro caiu na teia, o predador agarrou-o com os primeiros pares de patas, picou-o, enrolando-o com fios de seda em seguida. Posteriormente a presa foi transportada para o centro da teia, sendo rejeitada em seguida. O besouro estava morto ao cair no chão.

No dia seguinte, foi feito um novo teste. Foi oferecido um gafanhoto, que foi predado. Mais tarde foi oferecido o besouro *Chelymorpha cribraria*, que foi capturado, enrolado levemente e transportado para o centro da teia. Após sucessivos toques com as patas e tarsos dos pedípalpos, a aranha desenroscou o besouro cortando os fios de seda, deixando-o cair vivo. A presa perdeu o primeiro par de patas durante a manipulação pela aranha.

Em seguida, foi oferecido outro coleóptero adulto, *Tenebrio molitor*, de consistência mais dura, que foi predado.

Em outros dois testes foram oferecidos *C. cribraria ruficeps* e *C. cribraria inclusa* que foram rejeitados. Diversas vezes esta aranha foi alimentada com *Lagria vilosa* ("Idi-Amin"). No dia 6 de maio de 1983, logo após a contagem de machos e fêmeas recém-eclodidos, provenientes dos diversos cruzamentos genéticos de

C. cribraria, foi apanhado um besouro adulto de *L. vilosa* que estava junto com as folhas de *Ipomoea cairica* para a alimentação dos cassidíneos. Este besouro foi oferecido a *N. clavipes*. Ao cair na tela, a aranha correu em sua direção, agarrou-o, tocou-o várias vezes com os tarsos das patas anteriores dos pedipalpos. Em seguida, desenroscou o besouro, liberando-o vivo. O passo seguinte foi a lavagem das mãos e do besouro com sabão em água corrente, enxugando-o posteriormente. Desta vez o animal foi predado.

Todos os gafanhotos oferecidos após as rejeições dos coleópteros foram predados.

III.4.2. Experimentos de Predação com Aves

III.4.2.1. Testes Preliminares

Os primeiros experimentos de palatabilidade de *C. cribraria* foram conduzidos com pássaros onívoros, com dieta principalmente frugívora ou granívora e secundariamente insetívora. Todos os indivíduos de *C. cribraria* oferecidos foram predados (Tabela 39).

Tabela 39) Experimento de palatabilidade e predação de *C. cribraria* com pássaros de hábitos alimentares (H) frugívoros-insetívoros (F) e granívoros-insetívoros (G), onde N é o número de predadores. Respostas dos predadores: predou (P), rejeitou (R), evitou (E).

Predador	H	N	Resposta dos Predadores		
			(P)	(R)	(E)
<i>Thraupis ornata</i>	F	1	09	0	0
<i>Coryphospingus cuculatus</i>	G	3	15	0	0
<i>C. pileatus</i>	G	2	10	0	0
<i>Gnorimopsar chopi</i>	G	1	07	0	0

III.4.2.2. Experimentos preliminares com *Gallus gallus* de 12 dias

O primeiro pinto predou quatro indivíduos de *Palaemon dermestoides* (controle de saciação). Em seguida foram oferecidos, sequencialmente, cinco indivíduos de *Metriana* sp. 1 e três de *Metriana sexpunctata*, os quais foram predados. Ao segundo predador foram oferecidos sequencialmente dois *Agroiconota judaica*, três *Chelymorpha cribraria inclusa*, dois *C. cribraria rufipennis* (pronoto listado) e dois *C. cribraria cribraria*, sendo todos estes besouros predados. Foi notória a dificuldade inicial que os pintos tinham em segurar no bico *C. cribraria* devido à dureza e ao formato deste besouro. A forma de capacete dos élitros e a dureza, aliada ao comportamento de recolhimento da cabeça e antenas sobre o pronoto e das patas sobre as expansões dos élitros, dificultavam a mandibulação pelas aves predadoras. Os besouros eram arremessados a distâncias de até um metro quando apanhados com certa força pelos pintos.

III.4.2.3. Experimentos com *Gallus gallus* de 15 dias

Os pintos tinham dificuldade em bicar e segurar *C. cribraria*. Em muitas tentativas, a presa acabava sendo arremessada para fora da gaiola. Nesta série de testes, feita com 10 indivíduos, houve um total de 81,3% de *C. cribraria* não predados (Tabela 40). A rejeição parece ter sido devido muito mais à dificuldade de manipulação da presa do que à impalatabilidade. Os besouros rejeitados permaneciam vivos e intactos.

Tabela 40) Experimento com Gallus gallus de 15 dias de idade para verificar a palatabilidade de Chelymorpha cribraria padrões ruficeps (Cr); rufipennis (Cp) e multiguttata (Cm). Controles: Palembus dermestoides (Co), Tenebrio molitor (Tm). Respostas do predador: (P) predou, (R) rejeitou, (E) evitou. Os diferentes predadores estão em algarismos romanos (I a X).

Predador	Sequência de oferecimento de presas e respostas
I	Co (P); Cr (R); Tm (P); Cr (R *); Tm (P); Cr (R); Co (P)
II	Co (P); Cr (R); Co (P); Cr (R); Co (P)
III	Co (P); Cr (P); Co (P); Cp (R); Co (P); Cp (E); Co (P); Cm (P); Co (P); Cp (P); Co (P); Cm (R); Co (P)
IV	Co (P); Cp (R); Co (P); Cp (R); Co (P)
V	Co (P); Cp (R); Co (P); Cp (R); Co (P); Cp (R); Co (P)
VI	Co (P); Cm (R); Co (P); Cp (E); Co (P); Cm (R); Co (P)
VII	Co (P); Cm (P); Co (P); Cm (P); Co (P); Cp (R); Co (P); Cp (R); Co (P); Cm (R); Co (P)
VIII	Co (P); Cp (R); Co (P); Cp (R); Co (P); Cm (R); Co (P)
IX	Co (P); Cp (R); Co (P); Cp (R); Co (P)
X	Co (P); Cp (R); Co (P); Cm (R); Co (P)

* rejeitou 3 vezes

	Preças - Respostas do predador - Total			
	(P)	(R)	(E)	
Co	38(x3)	0	0	114
Tm	2	0	0	02
Cr	2	5	0	07
Cp	1	13	2	16
Cm	3	6	0	09

Chelymorpha cribraria 6 24 2

Total = 32

Porcentagem de rejeição = 81,3%

III.4.2.4. Experimento de Predação de *Epilachna cacica* X
C. cribraria cinctipennis

No experimento com pintinhos de 20 dias de idade, todos os indivíduos, após bicarem e rejeitarem pela primeira vez *Epilachna cacica*, passaram a evitar as formas miméticas de *C. cribraria* padrões *cinctipennis* e *inclusa*, assim como *Epilachna* em oferecimentos posteriores (Tabela 41).

No primeiro contato entre predador e presa, a bicada foi violenta, havendo auto-hemorragia imediata de *Epilachna* e rejeição drástica pelo predador. Diversos pintos, quando tocaram com a língua a hemolinfa do besouro, além de limparem várias vezes o bico, beberam água. Os besouros rejeitados sobreviveram à manipulação pelos predadores.

Tabela 4f) Experimento com *Gallus gallus* de 20 dias de idade para verificar a palatabilidade de *Epilachna cacica* (Ep) e *Chelymorpha cribraria cinctipennis* (Cc) e *Chelymorpha cribraria inclusa* (Ci). Respostas do predador: (P) predou, (R) rejeitou, (E) evitou. Os diferentes predadores estão em algarismos romanos (I a X). Controle: *Palembus dermestoides* (Co).

Predador	Seqüência de oferecimento de presas e respostas
I	Co (P); Ep (R); Co (P); Cc (E); Co (P); Ci (E); Cc (E); Co (P); Cc (E); Co (P); Cc (E); Co (P); Ep (E); Co (P); Cc (E); Co (P).
II	Co (P); Ep (R); Co (P); Cc (E); Ci (E); Co (P); Ep (E).
III	Co (P); Ep (R); Co (P); Ep (E); Co (P); Cc (E); Co (P); Ci (E); Ep (E); Co (P).
IV	Co (P); Ep (R); Co (P); Ep (E); Co (P); Cc (E); Co (P); Cc (E); Co (P); Ci (E); Co (P); Ep (E); Co (P).
V	Co (P); Ep (R); Co (P); Ep (E); Co (P); Ep (R); Co (P); Ep (E); Co (P); Cc (E); Co (P); Ci (E); Co (P); Ep (E); Co (P).
VI	Co (P); Ep (R); Co (P); Ep (E); Co (P); Cc (E); Ci (E); Co (P); Cc (R); Co (P); Ci (E); Co (P); Ep (E); Co (P).
VII	Co (P); Ep (R); Co (P); Ep (E); Co (P); Ci (E); Co (P); Cc (E); Co (P); Ep (E); Co (P).
VIII	Co (P); Ep (R); Co (P); Cc (E); Ci (E); Co (P).
IX	Co (P); Ep (R); Co (P); Ep (E); Co (P); Cc (E); Co (P); Ci (E); Co (P); Ep (E); Co (P).
X	Co (P); Ep (R); Co (P); Ep (E); Co (P); Cc (E); Co (P); Ci (E); Co (P); Ep (E); Co (P).
XI	Co (P); Ep (R); Co (P); Cc (E); Co (P); Ep (E); Co (P); Ci (E); Co (P); Ep (E); Co (P).
XII	Co (P); Ep (R); Co (P); Ep (E); Co (P); Cc (E); Co (P); Ci (E); Co (P); Ep (E); Co (P).

Presas - Respostas do predador - Total

	(P)	(R)	(E)	
Co	71(x3)	0	0	213
Ep	0	13	21	34
Ci	0	1	17	18
Cc	0	0	13	13

Epilachna cacica 38,2% de rejeição e 61,8% de evitação
Chelymorpha cribraria 3,2% de rejeição e 96,8% de evitação

III.4.2.5. Experimentos com Cassidíneos do Padrão Laranja Pintado

O experimento seguinte foi conduzido com 10 pintos de 30 dias de idade, onde se procurou verificar a impalatabilidade e mimetismo das espécies de Cassidinae do anel laranja. *Cheymorpha informis* ora foi predado, ora rejeitado. Em quatro casos houve evitação logo na primeira experiência, onde o predador mostrou hesitação ou desinteresse. Os outros dois Cassidíneos, *C. cribraria* "cribraria" e *Metriana sexpunctata* (estado laranja) foram na maioria das vezes predados. Neste experimento não houve evidências de impalatabilidade ou mimetismo destas duas espécies de Cassidíneos: *C. informis* foi rejeitado em 70,8% dos casos (vide Tabela 42).

Três dias depois, utilizando-se três pintos do grupo anterior (I, VIII e X) (Tabela 43), a demonstração de rejeição mimetismo das espécies do anel laranja foi aparentemente bem sucedida. Dois dos predadores, após rejeitarem *C. informis*, limpam o bico e um deles bebeu muita água, até ficar com o papo cheio. Entretanto, continuaram a predação *Palembus dermestoides* (controle). Após esta experiência, passaram a evitar as outras duas espécies do anel mimético. O terceiro predador evitou dois indivíduos de *C. informis*, depois rejeitou quatro *C. cribraria* "cribraria". A partir destes testes passou a evitar as três espécies de Cassidinae deste padrão laranja pintado. Os besouros rejeitados sofreram pequenas compressões nos élitros, porém sem conseqüências evidentes de injúria.

Tabela 42) Experimento de predação efetuado com pintos de 30 dias de idade para verificar a palatabilidade e mimetismo dos besouros do anel laranja. Presas oferecidas: *Chelymorpha cribraria cribraria* (Cb), *Chelymorpha cribraria cinctipennis* (Cc), *Chelymorpha cribraria ruficeps* (Cr), *Chelymorpha cribraria rufipennis* (Cp), *Chelymorpha informis* (Cf), *Metriana sexpunctata* (MS). Besouros controle: *Palembus dermestoides* (Co), Scarabeidae (C2). Respostas do predador: (P) predou, (R) rejeitou, (E) evitou. Os diferentes predadores estão em algarismos romanos (I a X).

Predador	Sequência de oferecimento de presas e respostas
I	Co (P); Cf (P); Co (P); Cf (R); Co (P); Cf (P); Co (P); Cf (P); Co (P); Cf (P); Co (P); Cf (R *1); Co (P); Cf (R *2); Co (P); Cf (R); Co (P); Cf (R); Co (P); Cf (R *3); Co (P); Cf (R); Cf (P); Co (P); Cb (P); Co (P); Cb (P); Co (P); Cb (P); Co (P); Cb (P); Cb (P); Co (P); MS (P); Co (P); MS (P); Co (P); MS (P); Co (P); Cb (P); Co (P); Cr (P); Co (P); Cr (P); Co (P); Cr (P); Co (P); Cr (P); Co (P); Cc (P); Co (P); Cc (P); Co (P).
II	Co (P); Cf (P); Co (P); Cf (P); Co (P); Cf (P); Co (P); Cb (P); Co (P); Cr (P); Co (P); Cp (P); Co (P); MS (P); Co (P).
III	Co (P); Cb (P); Co (P); MS (P); Co (P); Cf (*4); Co (P).
IV	C2 (P); Cf (R); Co (P); MS (R); Co (P); Cp (P); Co (P).
V	C2 (P); Cf (R); C2 (P).
VI	C2 (P); Cf (R); Co (P).
VII-VIII	C2 (P); Cf (E *5); Co (P).
IX	
X	C2 (P); Cf (E *6); Co (P).

*1, rejeitou 5X; *2, rejeitou 2X, depois predou; *3, rejeitou 2X; *4, bicou e escapou várias vezes; *5, bicou de leve e abandonou; *6, evitou sem tocar.

Presas - Respostas do predador - Total

	(P)	(R)	(E)	Total
Co	44(x3)	0	0	132
C2	6	0	0	06
Cf	9	17	4	30
Cb	8	0	0	08
Cr	5	0	0	05
Cp	1	0	0	01
Cc	3	0	0	03
MS	5	1	0	06

Chelymorpha informis - 30% predada, 56,7% rejeitada e 13,3% evitada

Chelymorpha cribraria - 100% predada

Metriana sexpunctata - 83,3% predada, 16,7% rejeitada

Tabela 43) Segundo experimento de predação utilizando-se pintos de 33 dias de idade, para verificar a palatabilidade e mimetismo de besouros do anel laranja. Presas utilizadas: *Chelymorpha informis* (Cf), *Chelymorpha cribraria cribraria* (Cb), *Metriona sexpunctata* (MS). Respostas do predador: (P) predou, (R) rejeitou, (E) evitou. Os diferentes predadores estão em algarismos romanos (I a X). Controle: *Palembus dermestoides* (Co).

Predador	Seqüência de oferecimento de presas e respostas
I	Co (P); Cf (R **); Co (P); Cf (R **); Co (P); Cb (E); Co (P); Cb (E); Co (P); MS (E); Co (P); Cf (E); Co (P).
VIII	Co (P); Cf (E); Co (P); Cf (E); Co (P); Cb (R); Co (P); Cb (R); Co (P); Cb (R); Co (P); Cb (R); Co (P); Cf (E); Co (P); Cf (E); Co (P); Cb (E); Co (P); Cb (E); Co (P); MS (E); Co (P); Cf (E); Co (P).
X	Co (P); Cf (R *); Co (P); Cf (E); Co (P); Cb (E); Co (P); Cb (E); Co (P); MS (E); Co (P); Cf (E); Co (P).

* - predador limpou o bico; ** - predador bebeu muita água;
*** - duas das evitações foram por desinteresse ou aversão inata.

Presas	Respostas do predador			Total
	(P)	(R)	(E)	
Co	27(x3)	0	0	81
Cf	0	3	8***	11
Cb	0	4	6	10
MS	0	0	3	13

III.4.2.6. 5º Experimento com *Gallus gallus*

O último experimento com *G. gallus* foi realizado com 3 pintos de 33 dias de idade provenientes do 3º experimento (Indivíduos nº I, II e III). Estes predadores foram utilizados porque haviam predado em dias anteriores Escarabeídeos maiores que as espécies experimentais de besouros dos anéis miméticos. Foram oferecidos, inicialmente, as formas *ruficeps* (vermelho) e *cinctipennis* (padrão caramelo com moldura) de *Cheilymorpha cribraria*, sendo todas predadas. Os três predadores, após rejeitarem drasticamente *Epilachna cacica*, passaram a evitar tanto este besouro como *C. cribraria cinctipennis* (do mesmo padrão). Em seguida foram oferecidas *C. cribraria ruficeps* (do padrão vermelho), que foram predadas. Na sequência de testes, dois dos predadores, após rejeitarem *Cryptostetha notatifrons*, passaram a evitar *C. cribraria ruficeps*, ambas do anel vermelho (Tabela 44). Tanto *Epilachna* quanto *Cryptostetha* sofreram pequenas injúrias nos élitros. Os besouros apresentavam fraturas pequenas nos élitros.

Tabela 44) Experimento com *G. gallus* de 33 dias de idade para verificar o mimetismo de *Chelymormpha cribraria cinctipennis* (Cc) em relação ao modelo *Epilachna cacica* (Ep), e de *C. cribraria ruficeps* (Cr) em relação a *Cryptostetha notatifrons* (Cn) e *Cycloneda sanguinea* (Cy). Besouros controle: *Palembus dermestoides* (Co), Scarabeidae (C2). Respostas do predador: (P) predou, (R) rejeitou, (E) evitou.

Predador Sequência de oferecimento de presas e respostas

I C2 (P); Cr (P); Co (P); Cr (P); Co (P); Cr (P); Co (P);
 Cy (P); Co (P); Cy (P); Co (P); Cy (P); Co (P); Cy (R);
 Co (P); Cr (P); Co (P); Cc (P); Co (P); Cc (P); Co (P);
 Ep (R); Co (P); Ep (R); Co (P); Cc (E); Co (P); Ep (E);
 Co (P); Cr (P); Co (P); Cc (E); Co (P); Cr (P); Co (P);
 Cc (P); Co (P); Ep (R); Co (P); Cc (E); Co (P); Ep (E);
 Co (P); Cr (P); Co (P); // Co (P); Cr (P); Co (P);
 Cn (R); Co (P); Cr (E); Co (P).

II Co (P); C2 (P); Cr (P); Co (P); Cc (P); Co (P); Ep (P);
 Co (P); Ep (R); Co (P); Cc (E); Co (P); Ep (E); Co (P);
 Cr (P); Co (P); // Co (P); Cn (R); Co (P); Cr (E);
 Co (P).

III Co (P); C2 (P); Cr (P); Co (P); Cc (P); Co (P); Ep (R);
 Co (P); Ep (E); Co (P); Cc (E); Co (P); Ep (E); Co (P);
 Cr (P); Co (P).

// - sequência de presas oferecidas no dia seguinte

Presas	Respostas do predador			Total
	(P)	(R)	(E)	
Co	45(x3)	0	0	135
C2	3	0	0	03
Ep	1	5	4	10
Cc	5	0	5	10
Cy	3	1	0	04
Cn	0	2	0	02
Cr	12	0	2	14

III.4.2.7. Experimento com *Phasianus cholchicus mongolicus*

Este faisão bicou violentamente um indivíduo de *Botanochara impressa* (Cassidinae), provocando a ruptura da presa na junção do protórax com os élitros, de onde extravasou hemolinfa. A ave limpou várias vezes o bico, não se interessando mais pela presa danificada. Em seguida foi oferecido um indivíduo de *Chelymorpha cribraria multiguttata*, que foi evitado. As presas controle foram predadas prontamente.

III.4.3. Experimentos com Cracidae

III.4.3.1 Experimentos com *Mitu mitu tomentosa*

Na primeira experiência o mutum macho rejeitou uma *Chelymorphe cribraria ruficeps*, em seguida rejeitou drasticamente um *Botanochara impressa*. Este besouro foi amassado pela pressão do bico, extravasando hemolinfa. Habitualmente, *Botanochara impressa* apresenta auto-hemorragia quando está seguro entre os dedos pelo observador, provavelmente apresentando a mesma reação quando seguro no bico por aves. No primeiro contato com o besouro controle, *Palaemus dermestoides*, o mutum macho bicou a presa, segurou-a, oferecendo-a em seguida à sua fêmea. Depois desta experiência, o casal passou a predar diretamente o besouro controle, quando oferecido como controle de saciação.

Duas semanas depois, foi realizada uma série de testes envolvendo espécies de besouro do anel vermelho pintado. O mutum macho rejeitou inicialmente um *Chelymorphe nigricolis*, seguidos por dois *Botanochara impressa* e dois *C. cribraria multiguttata*. Alguns minutos depois, evitou *C. nigricolis*. Os dois indivíduos de *B. impressa* rejeitados pelo mutum macho foram apanhados e rejeitados com danos pela fêmea de mutum. Na terceira apresentação, ela predou um dos *B. impressa*, cuja hemolinfa extravasada estava misturada com terra. Em seguida predou o *C. cribraria multiguttata* que havia sido rejeitado pelo mutum macho. Todos os besouros controle oferecidos antes ou depois de cada presa foram predados pelo casal de mutum (Tabela 45).

Tabela 45) Experimentos com Cracídeos para verificar palatabilidade e mimetismo de besouros dos anéis vermelho pintado e vermelho. Respostas dos predadores: (P) predou, (R) rejeitou e (E) evitou. A ordem do oferecimento de presas está entre parenteses.

Predadores	Presas Oferecidas	Respostas dos Predadores		
		P	R	E
Mitu mitu (macho)	<i>Botanochara impressa</i>	0	3(1,3,4)	3(8-10)
	<i>Chelymorpha nigricolis</i>	0	1(2)	1(7)
	<i>C. cribraria multiguttata</i>	0	2(5,6)	3(11-13)
	<i>C. cribraria ruficeps</i>	0	1 *	0
Mitu mitu (fêmea)	<i>Botanochara impressa</i>	1(3)	2(1,2)	0
	<i>C. cribraria multiguttata</i>	3(4-6)	0	0
Penelope superciliaris	<i>B. impressa</i>	0	2(1,2)	1(3)
	<i>C. cribraria multiguttata</i>	0	0	1(4)
	<i>C. nigricolis</i>	0	0	1(5)
Penelope pileata (casal)	<i>C. nigricolis</i>	0	6(1-3)	0
	<i>C. cribraria multiguttata</i>	0	6(9-11)	8(4-6,12)
	<i>B. impressa</i>	0	0	4(7,8)
Penelope pileata (macho)	<i>C. cribraria ruficeps</i>	0	4(1-4)	0
	<i>Cycloneda sanguinea</i>	0	0	2(5,6)
	<i>Cryptostetha notatifrons</i>	0	2(7,8)	2(9,10)
Pipile jacutinga	<i>B. impressa</i>	0	10(1-10)	1(13)
	<i>C. cribraria multiguttata</i>	0	0	1(11)
	<i>C. nigricolis</i>	0	1(12)	1(14)
	<i>C. cribraria ruficeps</i>	5	0	0
	<i>C. cribraria cribraria</i>	4	0	0

* Teste preliminar.

III.4.3.2. Experimento com *Penelope superciliaris*

Num teste preliminar um jacu macho rejeitou *Batanochara impressa*. A ave bicou, segurou e mandibulou o besouro, e quando tocou com a língua a hemolinfa extravasada da presa liberou-a rapidamente. Uma semana depois, este mesmo jacu rejeitou um *B. impressa*, evitou o segundo e apenas observou e evitou as outras duas espécies de Cassidíneos mímicos, *Chelymorpha cribraria multiguttata* e *C. nigricolis*, todos do anel vermelho pintado. Em todos os testes as presas rejeitadas estavam intactas, somente quando a bicada era muito forte o besouro ficava danificado, tendo o seu exoesqueleto quebrado em vários pontos. Todos os besouros controle foram predados (Tabela 46).

III.4.3.3. Experimento com casal de *Penelope pileata*

Estas aves apresentaram comportamento semelhante ao dos outros Cracídeos. Rejeitaram e evitaram as espécies de besouro do anel vermelho pintado. Inicialmente, ambos rejeitaram três vezes *Chelymorpha nigricolis*, depois bicaram de leve e apenas observaram por duas outras vezes indivíduos de *C. cribraria multiguttata* (seis evitações no total). Ao ser oferecido *B. impressa* bicaram de leve a presa, evitando-a posteriormente. Alguns minutos depois rejeitaram três vezes *C. cribraria multiguttata*, evitando-a em seguida.

Decorrido três dias foram realizados testes com besouros do anel vermelho. Os jacus rejeitaram por duas vezes *C. cribraria ruficeps*, depois evitaram a joaninha *Cycloneda sanguinea*. O jacu

fêmea bicou de leve e o macho apenas observou esta presa. Alguns minutos depois o casal rejeitou *Cryptostetha notatifrons*, evitando o besouro em seguida.

III.4.3.4. Experimento com *Pipile jacutinga*

A fêmea de jacutinga exibiu comportamento semelhante ao dos outros Cracídeos. Nos testes com besouro do anel vermelho pintado, esta ave sempre rejeitou ou evitou as presas oferecidas. Na primeira série de testes, experimentou e rejeitou dez vezes *Botanochara impressa*, evitando em seguida *Chelymorpha cribraria multiguttata*. Decorrido cinco minutos rejeitou *C. nigricolis* e posteriormente passou a evitar tanto *B. impressa* como *C. nigricolis*.

Passado três dias, ofereceu-se *C. cribraria* de outro padrão de coloração. Foram predados cinco indivíduos da forma *cribraria* e quatro da forma *ruficeps*. Todos os besouros controle, oferecidos antes ou depois de cada presa, foram predados (Tabela 45).

III.4.4. Experimentos com Tinamídeos

III.4.4.1. Experimento com *Tinamus solitarius* (macuco)

Este Tinamídeo apresenta um comportamento característico em relação a itens alimentares que constituem novidade. Observam a presa; apanham e a seguram delicadamente com o bico; mandibulam, tocando-a com a língua. Em seguida, a presa ou é ingerida ou rejeitada. Em alguns casos o predador dá um a dois passos com a presa no bico. Os besouros utilizados como controle de saciação, depois de experimentados, passaram a ser ingeridos prontamente pelos vários macucos.

Os macucos de três meses de idade predaram os primeiros *Chelymorpha cribraria ruficeps*, passando a rejeitá-los após a primeira, segunda ou quinta experiência. A rejeição deste item foi de 78,5%.

Para o segundo grupo de macucos com 5 meses de idade, foram oferecidos espécies de besouros com padrão vermelho pintado e padrão laranja pintado para testar palatabilidade e relações miméticas. Os macucos rejeitaram todos os *Chelymorpha cribraria multiguttata* e posteriormente as outras duas espécies do mesmo padrão, *C. nigricollis* e *Botanochara impressa*. Nesta série de testes não houve evidências de aprendizagem (evitação) por associação entre impalatabilidade e padrão de coloração. Neste mesmo dia rejeitaram *C. informis* e *Cycloneda sanguinea*, besouros com padrões de coloração diferentes dos anteriores.

Três dias depois, foi realizada uma série de testes com espécies de Cassidinae do padrão laranja pintado. Foram oferecidos inicialmente *Metriana sexpunctata*, que foi rejeitada 2 a 3 vezes em seguida pelos macucos. Três dos predadores só comeram este cassidíneo depois de rejeitar o mesmo indivíduo 2 a 3 vezes, em seguida quando então os élitros estavam sujos de terra. Na sequência de testes, foi oferecido *Chelymorpha cribraria cribraria*, havendo 87,5% de rejeição. Dos cinco macucos experimentais, dois predaram *C. cribraria*.

A última série de testes foi realizada com 3 fêmeas adultas de macuco. Duas delas, após rejeitarem *Cryptostetha notatifrons*, passaram a evitar *Chelymorpha cribraria ruficeps*. Um dos macucos, 5 minutos depois de ter evitado estas presas (Tabela 46), rejeitou-as novamente, passando a evitá-las em seguida. A terceira fêmea rejeitou *C. cribraria ruficeps* uma vez, evitando-a em seguida (Tabela 46). Todos os besouros controle oferecidos antes ou depois de cada presa foram predados. Os besouros rejeitados não exibiam sinais de injúria.

III.4.4.2. Experimento com *Crypturellus obsoletus*

Os inhambus-guaçus exibiram comportamento semelhante ao dos outros Tinamídeos. Bicam e seguram levemente o besouro, mandibulando e tocando-o levemente com a língua e deixando-o cair em seguida. Este processo de "gustação" dura alguns segundos. No caso de predação o tempo é bem menor. A Tabela 47 mostra que *Chelymorpha cribraria ruficeps* foi rejeitada pela maioria dos inhambus.

Tabela 46) Experimentos com *Tinamus solitarius* em diferentes idades para verificar palatabilidade e mimetismo entre espécies de besouros dos anéis vermelho (liso), vermelho pintado e laranja pintado, incluindo as formas cromáticas de *Chelymorpha cribraria*. Respostas dos predadores: (P) predou, (R) rejeitou e (E) evitou. Quando relevante, a ordem do oferecimento de presas está entre parenteses.

Predadores	Presas Oferecidas	Respostas dos Predadores			Totais
		P	R	E	

3 jovens (3 meses)					
I	<i>C. cribraria ruficeps</i>	5(1-5º)	13	0	18
II		1(1º)	6	0	07
III		2(1º, 2º)	6	0	08

5 jovens (5 meses)					
I-V	<i>C. cribraria rufipennis</i>	0	5	0	05
I-V	<i>C. cribraria multiguttata</i>	0	20	0	20
I, III, IV, V	<i>C. nigricolis</i>	0	10	0	10
I, II, III	<i>Botanochara impressa</i>	0	7	0	07
I, II, III	<i>Metriona sexpunctata</i> *	3	8	0	11
I-V	<i>C. cribraria cribraria</i>	2	14	0	16
I, II, III	<i>C. informis</i>	1	8	0	09
I, II, III	<i>Cycloneda sanguinea</i>	0	8	0	08

3 fêmeas (adultas)					
I	<i>Cryptostetha notatifrons</i>	0	12	0	12
(8 anos)	<i>C. cribraria ruficeps</i>	0	1	1	02
II	<i>Cryptostetha notatifrons</i>	0	3	2	05
(18 meses)	<i>C. cribraria ruficeps</i>	0	0	1	01
III	<i>C. cribraria ruficeps</i>	0	1	1	02
(18 meses)					02

	<i>C. cribraria</i>	Total	10	66	02
		12,8% predada			
		84,6% rejeitada			
		2,6% evitada			

Tabela 47) Testes de predação de *Chelymorpha cribraria ruficeps* por adultos jovens de *Crypturellus obsoletus obsoletus*. Os algarismos romanos (I a VIII) correspondem aos diferentes indivíduos predadores. Respostas comportamentais dos predadores: (P) predou, (R) rejeitou e (E) evitou.

Predadores I a VIII	Respostas comportamentais			Total
	P	R	E	
I	8	0	0	08
II	0	3	0	03
III	0	3	0	03
VI	0	3	0	03
V	0	3	0	03
VI	1	3	0	04
VII	0	1	0	01
VIII	1	1	0	02
Total	10	17	0	27

Chelymorpha cribraria - 37% predada
63% rejeitada

Somente um indivíduo predou todos os besouros oferecidos. Neste experimento, todos os besouros controle foram predados. Os besouros rejeitados não sofreram injúrias, estavam vivos e intactos.

III.4.4.3. Experimento com *Rhynchotus rufescens*

As três perdizes utilizadas neste experimento exibiram o mesmo comportamento. Predaram o primeiro e o segundo *Chelymorpha cribraria ruficeps*, rejeitaram o terceiro e evitaram o quarto e quinto besouro. Os *Palembus dermestoides*, oferecidos como controle de fome, sempre foram predados. Na sequência, foi oferecido *Cryptostetha notatifrons*, besouro do mesmo padrão de coloração, que caiu com os élitros voltados para baixo. As duas perdizes macho bicaram de leve e rejeitaram o besouro, limpando o bico no chão. Posteriormente um dos machos rejeitou a presa novamente. Após esta série de bicadas pelos predadores, as gotículas de secreção dos élitros do besouro estavam misturadas com terra do chão do viveiro. Neste estado, "untado com terra", o besouro foi ingerido pela perdiz fêmea.

Três dias depois, um dos machos de perdiz predou três indivíduos de *C. cribraria ruficeps* e rejeitou o quarto. No final do experimento predou um *Lagria vilosa*, besouro ligeiramente maior que *Chelymorpha cribraria*. Todos os besouros controle, *P. dermestoides*, foram predados. Os besouros rejeitados estavam vivos e intactos.

III.4.4.4. Experimento com *Crypturellus undulatus vermiculatus*

Num teste preliminar uma fêmea adulta de jaó predou um *Chelymorpha cribraria rufipennis* e rejeitou outro. O comportamento de predação, rejeição e evitação é muito semelhante ao dos outros Tinamídeos. Na semana seguinte, esta fêmea rejeitou 4 vezes *C. cribraria ruficeps* e outra fêmea também rejeitou uma vez.

Os resultados mais interessantes para mostrar impalatabilidade e mimetismo dos besouros foram obtidos com um casal de jaó. Os dois indivíduos rejeitaram *Cryptostetha notatifrons* 3 a 4 vezes, depois rejeitaram por duas vezes *Chelymorpha cribraria ruficeps*; e decorrido alguns minutos passaram a evitar as duas espécies. Os besouros rejeitados não exibiram sinal de injúria. (Tabela 4B). As presas controle sempre foram predadas.

III.4.4.5. Experimento com *Eurypyga helias*

O pavãozinho do Pará tem o hábito de lavar sua presa antes de ingerí-la. Itens alimentares pequenos como moscas e os besouros controle, *Palaemon dermestoides*, foram ingeridos diretamente. Tem excelente visão, pois detecta presas pequenas como estas a 2 m de distância.

Tabela 48) Experimento com *Crypturellus undulatus* para verificar palatabilidade e mimetismo de *Chelymorpha cribraria ruficeps* e *Criptostetha notatifrons*. Os algarismos romanos correspondem a diferentes predadores experimentais, sendo os dois primeiros o casal agrupado, e os dois últimos, fêmeas individualizadas. Respostas dos predadores: (P) predou, (R) rejeitou e (E) evitou.

Predadores I a IV	Presas Oferecidas	Respostas dos Predadores			Total
		P	R	E	
I O	<i>Chelymorpha cribraria ruficeps</i>	0	4	1	05
	<i>Criptostetha notatifrons</i>	0	4	1	05
II O	<i>Chelymorpha cribraria ruficeps</i>	0	4	1	05
	<i>Criptostetha notatifrons</i>	0	3	1	04
III	<i>Chelymorpha cribraria rufipennis</i> *	1	1	0	02
	<i>Chelymorpha cribraria ruficeps</i>	0	4	0	04
IV	<i>Chelymorpha cribraria ruficeps</i>	0	1	0	01
		P	R	E	
Total	<i>Chelymorpha cribraria</i>	5,9%	82,3%	11,8%	
	<i>Criptostetha notatifrons</i>	0%	77,8%	22,2%	

* Teste preliminar.

Nos experimentos preliminares predou todos os *P. dermestoides* oferecidos, sendo rejeitados dois *Chelymorpha cribraria rufipennis* e três *Agroiconota judaica*. Apanhou suas presas com o bico, mandibulou e os tocou com a língua por alguns segundos, liberando-as intactas em seguida. Este comportamento foi exibido em todos os besouros oferecidos nos testes de palatabilidade e mimetismo.

Quinze dias depois, foi utilizado este mesmo indivíduo em testes de palatabilidade e mimetismo das espécies de Cassidíneos com padrão de coloração metálico (dourado/prateado). Inicialmente rejeitou três *Metriona sexpunctata*. Em seguida foi oferecida *Agroiconota judaica* que foi apanhada, lavada na água e ingerida. Logo depois, a ave lavou o bico e parecia estar incomodada (sabor desagradável?). Em seguida, rejeitou dois *A. judaica*; predou um *Metriona sexpunctata*, que caiu na água e rejeitou outros seis *Metriona* sp. 1. Após estas séries de rejeições destas espécies de cor metálica, evitou *Chelymorpha cribraria alternans*, também dourada, e as duas espécies de *Metriona*. No final desta série de testes predou vários *P. dermestoides*.

Ao ser oferecido a joaninha, *Cycloneda sanguinea*, a ave olhou-a várias vezes, evitando-a. Cabe ressaltar que nas condições de semi-cativeiro havia joaninhas nas laranjeiras e limoeiros do quintal. Posteriormente, quando a joaninha foi lançada na água, a *Eurypyga* bicou-a de leve, liberando-a rapidamente. Logo em seguida rejeitou *Chelymorpha cribraria ruficeps*. Decorrido alguns minutos, lançou-se na água do tanque outra *C. cribraria ruficeps* que foi provada e rejeitada 5 vezes. Minutos depois, rejeitou três *C.*

cribraria ruficeps oferecidas fora da água. Na semana seguinte predou dois *Metriana sexpunctata* (estado laranja) e uma *C. cribraria cribraria*. Todos os besouros controle foram predados. Os besouros rejeitados não estavam danificados. (Tabela 49).

Tabela 49) Experimento com *Eurypyga helias* para verificar palatabilidade e mimetismo de espécies de besouros com padrões de coloração dourado, laranja pintado e vermelho liso. Respostas dos predadores: (P) predou, (R) rejeitou e (E) evitou.

Presas Oferecidas	Respostas dos Predadores			Total
	P	R	E	
<i>Chelymorpha cribraria rufipennis</i> *	0	2	0	02
Padrão metálico				
<i>Metriona</i> sp.1	0	6	1	07
<i>Agroiconota judaica</i>	1	5	0	06
<i>Metriona sexpunctata</i>	1	3	1	05
<i>Chelymorpha cribraria alternans</i>	0	0	1	01
Padrão vermelho liso				
<i>Cycloneda sanguinea</i>	0	1	1	02
<i>Chelymorpha cribraria ruficeps</i>	0	7	2	09
Padrão laranja pintado				
<i>Metriona sexpunctata</i>	1	0	0	01
<i>Chelymorpha cribraria cribraria</i>	1	0	0	01

* Teste preliminar.

IV - DISCUSSÃO

IV.1. As Bases Genéticas

Chelymorphe cribraria na região de Campinas, São Paulo, Brasil, é polimórfica, onde os diferentes padrões de coloração têm bases genéticas e não desenvolvimentais. Estes diferentes padrões foram descritos como espécies biologicamente distintas por BOHEMAN (1854, 1862) e WIESE (1921). As espécies colocadas aqui como sinônimos de *C. cribraria* Fabr. representam uma decisão baseada na comparação dos diferentes padrões derivados de cruzamentos em laboratório de *C. cribraria* e da população de Campinas com fototipos e descrições das espécies destes autores. Esta conclusão é reforçada quando se comparam espécies de *Chelymorphe* coletadas em vários locais do Brasil e da América do Sul (material este coletado por várias pessoas e depositado no Museu Nacional do Rio de Janeiro e Museu da Universidade Federal do Paraná). Entretanto esta proposta só será conclusiva após estudos detalhados deste gênero sobre aspectos taxonômicos, biológicos, genéticos, zoogeográficos e ecológicos.

Os diferentes padrões de *C. cribraria* são dados por um conjunto de pelo menos 5 genes, que são segregados como se fosse um único gene. O padrão de herança destes genes e seus alelos é tipicamente mendeliano, exceto para o caráter variegado do pronoto.

Com base nos diversos cruzamentos deste cassidíneo formulou-se um modelo para explicar as bases genéticas do polimorfismo cromático.

O pronoto pode ser de cor preta (B) ou variegado (b). Este último carácter compreende uma gama de variação de pontos de pigmentação preta (desde todo claro até pronoto listado, P1 a P11). Neste caso a cor de fundo do pronoto é a mesma dos élitros (caramelo ou laranja) (Figura 1). O carácter preto do pronoto é dado por um gene epistático (B) sobre P-, que expressa a gama de variação de pontos de pigmentação. "P" só se expressa quando o recessivo "b" estiver em homozigose.

Diversos cruzamentos (Tabelas 7, 8, 10, 22) mostraram que o carácter variegado do pronoto pode ser do tipo quantitativo, que pode ser dado por mais de um gene ou genes com vários alelos, onde há dominância incompleta ou efeito aditivo entre eles. Neste trabalho não foi estudado em detalhe este tipo de herança, mas para efeito de prático do modelo, os diversos fenótipos de pronoto variegado foram representados por P-. Portanto, pronoto preto é dado por PPB_ e pronoto variegado por PPbb.

Há um outro locus para cor de élitro com três alelos: caramelo (E_C); vermelho sanguíneo (E_V); e laranja (E_L); com a seguinte ordem de dominância: $E_C > E_V > E_L$. O gene para pronoto preto (B) está sempre ligado à cor vermelha (E_V) e b que é a forma recessiva a cor caramelo (E_C) ou a cor laranja (E_L).

A ornamentação dos élitros é de dois tipos: (1) a dada pela presença de pigmentos pretos em determinados pontos (2) e a por reflexos metálicos (cores estruturais). No primeiro caso há um gene com três alelos conferindo os seguintes tipos de élitros:

- I - Moldurado ($Q_M Q_M, Q_M Q_-$). Faixa estreita de cor preta, próxima à margem do élitro formando um anel ovalado.
- II - Normal. ($Q_N Q_N, Q_N Q_S$), sem nenhum ponto de pigmentação preta; e
- III - Pintado. ($Q_S Q_S$), várias pintas pretas espalhadas nos élitros.

A ordem de dominância destes alelos é: $Q_M > Q_N > Q_S$. Estas características também estão ligadas à outros genes tais como: moldurado está ligado à cor caramelo; élitro normal está ligado à cor caramelo ou vermelha; e o pintado às cores vermelha ou laranja.

Há outro locus responsável pela aparência normal (N) ou metálica (m) dos élitros. Quando duplamente recessivo (mm) os élitros têm duas faixas confluentes de tons metálico-dourados, além de reflexos no pronoto. O adulto recém eclodido não exhibe as cores metálicas, ela começa a aparecer uma semana depois quando os élitros são mais duros, quitinizados. Quando o animal é fixado a seco ela desaparece, ficando faixas de cores amareladas. Este gene recessivo que confere tons dourados aos élitros está sempre ligado à cor laranja, enquanto o caráter normal (N) à todas as cores.

A cor metálica (de adultos) de outras espécies de Cassidinae só aparece alguns dias após a emergência do adulto. *Metriana bicolor* torna-se metálica dourada somente depois de 14 a 27 dias; *Doloyala guttata* após 9 a 18 dias (BARROWS, 1979) e *Aspidomorpha tecta* logo após o terceiro dia de idade (NEVILLE, 1977).

Segundo HINTON (1976), a cor metálica de alguns Cassidíneos é dada inteiramente por interferência; em outros, pigmentos modificam as cores estruturais. Em *Aspidomorpha* e outros gêneros há uma

camada de células epidermais do pronoto e élitros que hidratam e desidratam o tegumento, e conseqüentemente alteram a espessura das camadas de interferência e as cores resultantes. Isto é conseguido por variação do pH cuticular (HINTON, 1976; NEVILLE, 1977).

Em *Chelymorpba cribraria* o gene recessivo (m) que confere élitros com tons metálicos poderia ser responsável pela mudança na estrutura dos élitros. Quando este gene recessivo está em homozigose os élitros são laranja com faixas metálicas douradas (as pintas ficam menos visíveis). Esta coloração é estrutural e poderia ser resultante (de alteração) da presença de camadas de células epiteliais que produzem interferência e reflexão, produzindo o aspecto dourado. Em *Chelymorpba* a cor não é reversível como descrito para outros cassidíneos, que passam de laranja para o metálico e vice-versa (BARROWS, 1979). Quando foi fixado a seco *C. cribraria* a cor dourada desapareceu, provavelmente por desidratação desta camada que produz interferência.

FRERS (1922) foi o primeiro a criar em laboratório *Chelymorpba variabilis* Boh., verificando que das larvas irmãs emergiram *C. variabilis* e *C. crucifera*, demonstrando tratar-se de duas formas cromáticas de uma mesma espécie. ZOLLESSI (1968) realizou estudos morfológicos e biológicos demonstrando que estas duas espécies eram realmente formas cromáticas de uma mesma espécie. Este autor não apresentou hipótese para explicar os mecanismos genéticos de herança; apenas ficou evidente que *variabilis* era recessivo em relação a "*crucifera*". Segundo VÁIO *et al.* (1975), estão em jogo dois locos que interagem na determinação do polimorfismo desta espécie. A forma *crucifera* seria determinada por efeito epistático

dos genes dominantes e a forma recessiva *variabilis* resultaria do recessivo duplo (aabb). Basta estar presente um gene dominante para expressar o padrão *crucifera*.

C. variabilis possui seis pintas pretas no pronoto enquanto *C. cribraria* "*cribraria*" normalmente quatro pequeninas, no restante são iguais. O pronoto de *variabilis* pode ser igual ao de *C. cribraria alternans*, que tem seis ou as vezes quatro pintas no pronoto.

BOHEMAN (1854) descreveu *C. variabilis* com material proveniente de Buenos Aires (Argentina) e Rio de Janeiro (Brasil). Descreveu também *C. puncticollis* (proveniente do Brasil). Espécimens de *Chelymorphe* que foram coletados no Rio de Janeiro, depositados no Museu Nacional do Rio de Janeiro, enquadram-se na descrição de *C. variabilis*, outros em *C. cribraria* e outros em *C. puncticollis*. Acredita-se tratar de uma única espécie, uma vez que as diferenças repousam nas pintas pretas de élitros e pronoto. *C. cribraria* tem quatro pintas pequeninas no pronoto e várias bem definidas nos élitros; *C. variabilis* tipicamente tem seis pintas pretas bem definidas no pronoto e várias nos élitros como *cribraria*. Por sua vez, em *C. puncticollis* as pintas são pouco evidentes nos élitros e pronoto. Nesta espécie o fenótipo é de um besouro todo laranja com ligeiros sinais das pintas. A população de *C. cribraria* de Campinas tem estes três fenótipos pouco diferenciáveis. Provavelmente estas espécies de besouros correspondam na verdade a uma única. Se assim for, as bases genéticas do polimorfismo de *C. crucifera* e *variabilis* são outras. Há necessidade de cruzamentos destas espécies envolvendo populações de várias localidades.

Se todos os genes do padrão de coloração de *C. cribraria* estivessem em cromossomos diferentes, sendo segregados independentemente, ou no mesmo cromossomo em distâncias que permitissem "crossing-over" e recombinação, seriam encontrados 36 fenótipos (Tabela 24). Entretanto, tanto no campo como no laboratório, foram verificados apenas oito fenótipos (considerando-se pronoto variegado como um caráter). Os diversos cruzamentos mostraram que todas estas características devem estar no mesmo cromossomo e são segregadas em bloco como se fossem um único gene. Pelo modelo proposto, a população de *C. cribraria* de Campinas tem seis "blocos gênicos", que combinados produzem 21 genótipos e oito fenótipos (Figura 4).

As formas "*cribraria*" e "*alternans*" normalmente apresentam pronoto pouco pigmentado, P1 a P3, às vezes P7 e P8; e os padrões com cores caramelo homozigota tendem a apresentar pronoto listado ("*rufipennis* listado" e "*inclusa*"). Neste caráter variegado, que deve envolver mais de um gene, há recombinações (Tabelas 20, 22). Este caráter tende a estar associado a outras características como mencionado acima, mas não tão fortemente quanto os demais. Analisando-se todos os cruzamentos verifica-se que os demais locos estão fortemente ligados, podendo constituir supergenes, o mais provável, ou genes principais. Faltam informações e cruzamentos com populações de várias localidades para elucidar a natureza genética destes blocos gênicos.






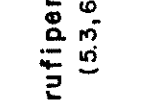

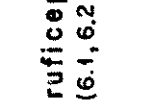



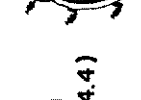


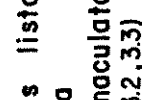
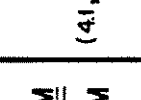



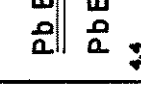


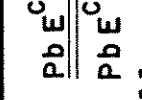
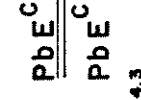

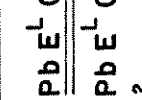

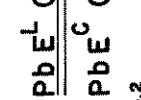
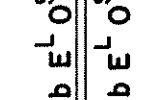
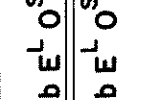
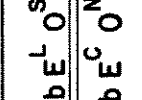

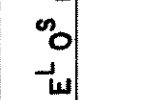

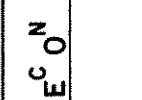
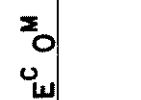




Fenótipos		Blocos gênicos	Genótipos
1		<i>multiguttata</i> (5.1, 5.2, 5.5)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 1.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 2.1
2		<i>cribraria</i> (2.1, 2.2)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 2.2
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 3.2
3		<i>rufipennis listado a</i> <i>parummaculata</i> (3.1, 3.2, 3.3)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 3.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 3.2
4		<i>inclusa</i> (4.1, 4.2, 4.3, 4.4)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 4.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 4.2
5		<i>multiguttata</i> (5.1, 5.2, 5.5)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 5.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 5.2
6		<i>cribraria</i> (2.1, 2.2)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 6.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 6.2
7		<i>rufipennis listado a</i> <i>parummaculata</i> (3.1, 3.2, 3.3)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 7.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 7.2
8		<i>inclusa</i> (4.1, 4.2, 4.3, 4.4)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 8.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 8.2
9		<i>multiguttata</i> (5.1, 5.2, 5.5)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 9.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 9.2
10		<i>cribraria</i> (2.1, 2.2)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 10.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 10.2
11		<i>rufipennis listado a</i> <i>parummaculata</i> (3.1, 3.2, 3.3)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 11.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 11.2
12		<i>inclusa</i> (4.1, 4.2, 4.3, 4.4)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 12.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 12.2
13		<i>multiguttata</i> (5.1, 5.2, 5.5)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 13.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 13.2
14		<i>cribraria</i> (2.1, 2.2)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 14.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 14.2
15		<i>rufipennis listado a</i> <i>parummaculata</i> (3.1, 3.2, 3.3)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 15.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 15.2
16		<i>inclusa</i> (4.1, 4.2, 4.3, 4.4)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 16.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 16.2
17		<i>multiguttata</i> (5.1, 5.2, 5.5)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 17.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 17.2
18		<i>cribraria</i> (2.1, 2.2)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 18.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 18.2
19		<i>rufipennis listado a</i> <i>parummaculata</i> (3.1, 3.2, 3.3)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 19.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 19.2
20		<i>inclusa</i> (4.1, 4.2, 4.3, 4.4)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 20.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 20.2
21		<i>multiguttata</i> (5.1, 5.2, 5.5)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 21.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 21.2
22		<i>cribraria</i> (2.1, 2.2)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 22.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 22.2
23		<i>rufipennis listado a</i> <i>parummaculata</i> (3.1, 3.2, 3.3)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 23.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 23.2
24		<i>inclusa</i> (4.1, 4.2, 4.3, 4.4)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 24.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 24.2
25		<i>multiguttata</i> (5.1, 5.2, 5.5)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 25.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 25.2
26		<i>cribraria</i> (2.1, 2.2)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 26.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 26.2
27		<i>rufipennis listado a</i> <i>parummaculata</i> (3.1, 3.2, 3.3)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 27.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 27.2
28		<i>inclusa</i> (4.1, 4.2, 4.3, 4.4)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 28.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 28.2
29		<i>multiguttata</i> (5.1, 5.2, 5.5)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 29.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 29.2
30		<i>cribraria</i> (2.1, 2.2)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 30.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 30.2
31		<i>rufipennis listado a</i> <i>parummaculata</i> (3.1, 3.2, 3.3)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 31.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 31.2
32		<i>inclusa</i> (4.1, 4.2, 4.3, 4.4)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 32.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 32.2
33		<i>multiguttata</i> (5.1, 5.2, 5.5)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 33.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 33.2
34		<i>cribraria</i> (2.1, 2.2)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 34.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 34.2
35		<i>rufipennis listado a</i> <i>parummaculata</i> (3.1, 3.2, 3.3)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 35.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 35.2
36		<i>inclusa</i> (4.1, 4.2, 4.3, 4.4)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 36.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 36.2
37		<i>multiguttata</i> (5.1, 5.2, 5.5)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 37.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 37.2
38		<i>cribraria</i> (2.1, 2.2)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 38.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 38.2
39		<i>rufipennis listado a</i> <i>parummaculata</i> (3.1, 3.2, 3.3)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 39.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 39.2
40		<i>inclusa</i> (4.1, 4.2, 4.3, 4.4)	$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 40.1
			$\frac{PbE^L O^S m}{PbE^L O^S m}$ 40.2

Figura 4) Modelo da herança genética do polimorfismo de *Chelymorphism cribraria* da população de Campinas (SP).

Vários polimorfismos são controlados por super genes, que são agrupamentos de locos ligados proximamente que agem como se fossem um só gene (SHEPPARD, 1953; BODMER & PARSONS, 1962; FORD, 1975). Super genes são conhecidos no homem, Primulaceae, caracóis, caramujos, lepidópteros, locustas (Acridídeos), gafanhotos e *Drosophila* (FORD, 1975). Estes autores argumentam que super genes evoluem porque seleção natural reduz recombinação entre loco que interagem, produzindo então um bloco de genes coadaptados, e eliminando os conjuntos não adaptativos. Trabalhos teóricos sobre casos especiais predizem como isto pode acontecer (KIMURA, 1959; HALDANE, 1962; KOJIMA & SCHAFER, 1964; BODMER & PARSONS, 1962; TURNER, 1964).

Trabalhos experimentais de campo e de laboratório mostraram que seleção pode aumentar ou diminuir recombinações (CALEF, 1957; PARSONS, 1958; HASIMOTO, 1960; MOYER, 1964). BARKER (1960) encontrou diferenças em frequências de quiasma em diferentes populações de uma espécie de gafanhoto, havendo fortes sugestões de que estas diferenças fossem genéticas.

Há duas maneiras mecânicas de se manter genes em união. A primeira é em relação à localização do "crossing-over", estando os genes terminalmente ou próximos ao centrômero. O segundo modo é por inversões ou intertrocas de segmentos de cromossomo. Neste caso, em heterozigotos toda a recombinação deste setor é impedida (DARLINGTON & MATHER, 1949).

Genes podem ser agrupados e segregados em blocos como um super-gene. Estudos sobre polimorfismo cromático em gafanhotos mostraram como seleção pode em alguns casos promover ligações estreit-

tas, em outros casos não. O polimorfismo cromático de *Acridium arenosum* é controlado por 13 genes que, embora estejam no mesmo cromossomo, recombina-se facilmente (NABOURS, 1929; NABOURS *et al.*, 1933). Em outro gafanhoto, *Apotettix eurycephalus*, os mesmos genes correspondentes mostraram 7% de "crossing-over" entre dois grupos de genes estreitamente ligados. Em *Paratettix texanus* há supressão completa de "crossing-over" entre 24 dos 25 genes para padrão de coloração. Estes casos representam bons exemplos de como seleção natural agrega grupos de genes para serem segregados como unidade única (DARLINGTON & MATHER, 1949).

Chelymorphe crucifera tem élitros cor caramelo com manchas pretas que lembram uma cruz de malta, uma mancha preta central e duas menores laterais no pronoto (figura 3, p. 38, ZOLLESSI, 1968).

Esta ornamentação dos élitros de *crucifera* poderia corresponder a outro alelo para o locus "O" ornamentação e o pronoto a outro arranjo do conjunto (PPbb). Esta hipótese explica em parte os dados de ZOLLESSI (1968) e de VAIO *et al.* (1975). Não há congruência nas proporções dos fenótipos segregados em alguns casos. Se nossa hipótese estivesse correta nos cruzamentos de *crucifera* heterozigota observa-se as proporções de 3 *crucifera* para um *variabilis*. Entretanto esta questão só será elucidada com maiores estudos destas populações envolvendo cruzamentos com descendências maiores.

As espécies *Chelymorphe testaceomarginata*, *C. scitula* e *C. disconotata* correspondem a variações cromáticas de *C. cribraria*. Estas formas diferem da forma *inclusa* por variação da forma das duas manchas pretas no pronoto e pela presença de uma mancha preta

alongada em cada élitro. Em *cinctipennis* e *inclusa* o élitro apresenta um anel ovalado de cor preta. Nestas outras formas cromáticas o padrão deve ser dado pelo arranjo dos genes do pronoto e pela presença de outros alelos para o locus "O" de ornamentação dos élitros. Poderia haver genes modificadores da expressão de gene "O_M" da população de Campinas, S.Paulo. A modificação exigida é a passagem do anel preto para mancha com posterior estreitamento da área pigmentada. Em Missiones (Argentina) e Itapuã (Paraguai) estas formas são encontradas junto a forma *ruficeps*, havendo inclusive registro de cópula entre elas. Portanto, não há dúvidas de que sejam formas de *C. cribraria*, faltando estudos genéticos e ecológicos destas populações.

O polimorfismo de *C. cribraria* parece ser resultante de seleção natural onde genes coadaptados foram selecionados e agrupados em blocos gênicos. Tais arranjos parecem existir porque as combinações produzem certos fenótipos que são mais adaptativos, devido ao mimetismo, como será discutido mais adiante.

Polimorfismos balanceados podem ser mantidos pela superioridade do heterozigoto em relação aos homozigotos (FISHER, 1927; CASPARI, 1950; ALLISON, 1954, 1956; FORD, 1975). No caso de *C. cribraria* os dados obtidos são insuficientes para tal conclusão. Analisando-se as informações sobre número de ovos/fêmea/30 dias (Tabelas 25, 26, 27); porcentagem de eclosão dos ovos (Tabelas 28, 29, 30); e porcentagem de sobrevivência dos imaturos (Tabelas 31, 32, 33); através de análises de variância e teste Kruskal Wallis, verificou-se que havia diferenças entre genótipos. Na maioria dos casos o heterozigoto não diferiu dos homozigotos.

Portanto, as diferenças observadas devem ser mais por outras causas, do que propriamente diferenças fenotípicas marcantes ou da heterose.

As causas dessas diferenças podem ser:

1. A maioria das fêmeas de um grupo ou eram irmãs ou primas. Vinte fêmeas parece representar amostra pequena.
2. Alguns genótipos, como os do 1º grupo (*ruficeps* homozigoto), continham maior grau de endocruzamento.
3. No último grupo genótipo (*rufipennis* listado heterozigoto), os casais foram montados no final de março. Em abril as populações de *C. cribraria* começam a sentir os efeitos do fotoperíodo, e em maio deixam de colocar ovos. Observando-se as tabelas 27, 30 e 33 verifica-se que o 6º genótipo sempre representa os menores valores; isto deve representar os efeitos do fotoperíodo para iniciar a diapausa.
4. De modo semelhante o genótipo *ruficeps* homozigoto (1º grupo) ocupa a segunda posição nas tabelas 27 e 33, devendo este resultado expressar os efeitos de endocruzamentos.

Quanto ao tempo de desenvolvimento, a diferença entre genótipos é em torno de um dia. Estas diferenças que se mostraram significativas podem ser atribuídas aos efeitos de variação de temperatura e provavelmente umidade, pois os imaturos não foram criados ao mesmo tempo. A sala de criação continha dois aparelhos de ar condicionado em umidificadores, que se alternavam a cada semana.

Embora os controles estivessem ajustados para trabalharem sob as mesmas condições de temperatura e umidade, isto não ocorreu.

HABIB e VASCONCELLOS NETO (1979) verificaram diferenças significativas no tempo de desenvolvimento de *Botanochara impressa* mantidos em recipientes diferentes, provavelmente devido a diferenças de umidade e seu efeito sobre a folha de *Ipomoea cairica* utilizada como alimento. Portanto, esta heterogeneidade em tempo de desenvolvimento de *C. cribraria* parece ser resultado de diferenças nas condições microclimáticas, em vez de diferenças fenotípicas frente às condições de criação.

Responder a questão da vantagem ou não dos heterozigotos e se há ou não vantagens diferenciais ao longo do ano para cada genótipo ou fenótipo envolveria estudos detalhados de laboratório e de campo.

Durante os estudos genéticos foram mantidos durante o outono e inverno em laboratório, conjuntos isolados de machos e fêmeas dos diferentes genótipos. No período de maio a setembro entraram em diapausa, e muitos besouros morreram, provavelmente dessecados, por não haver condições ideais de abrigo para ultrapassar o inverno frio e seco. Houve indicações de que pelo menos os genótipos heterozigotos que correspondem a *rufipennis* e *cinctipennis* são mais resistentes a seca. Isto poderia corresponder a vantagem fisiológica destes heterozigotos. Em *Cepaea nemoralis* há evidências de vantagens fisiológicas de heterozigoto, sendo a frequência das formas ajustadas também por predação (WOLDA, 1969; FORD, 1975).

O polimorfismo de *Chelymorpha cribraria* não está ligado ao sexo, havendo na maioria dos cruzamentos segregação de machos e fê-

meas na proporção de 1:1. Analisando-se os diversos cruzamentos verifica-se que os genes são segregados em blocos como se fossem um único e que as proporções esperadas são compatíveis com o modelo de herança proposto (vide tabelas de cruzamentos genéticos). A descendência de alguns cruzamentos não obedeceu as proporções esperadas. Em alguns casos isto foi resultado do acaso, em outros parece ter havido causas que interferiram tanto na razão sexual como nas proporções fenotípicas. Nos cruzamentos 36.3 e 36.4 (Tabelas 12 e 13 g) envolvendo intercruzamentos de *cinctipennis* (heterozigota para *multigutatta*) houve ninhadas destes casais que estavam contaminadas, provavelmente uma virose. Na análise das proporções esperadas o (χ^2) é significativo, portanto a doença poderia estar atacando seletivamente certos genótipos.

Há indicações de que o bloco gênico (PBE_vO₅H) seja mais susceptível à doença pois as frequências dos genótipos (PPBBE_vEE_vO₅O₅MM igual a *multigutatta*), e a forma heterozigota (PPBbE_vEE_vO₅O₅MM *cinctipennis*) estavam abaixo do esperado (vide Tabela 13). Resultado semelhante foi obtido com perecas do gênero *Acris*, onde a forma vermelha é mais susceptível que a forma cinza à doença em laboratório (NEVO, 1973).

Somente estudos detalhados sobre a biologia de *C. cribraria* poderão responder se há ou não diferenças genotípicas. Poderá haver mecanismos complementares que auxiliem na manutenção de polimorfismo deste cassidíneo. Neste trabalho há boas evidências de que o polimorfismo de *C. cribraria* teve sua origem e manutenção por pressão de predadores visualmente orientados como será discutido nas próximas sessões.

4.2. Mecanismos de defesa

4.2.1. Defesa química

Plantas produzem compostos secundários com diversas funções defensivas principalmente contra herbívoros e patógenos. Insetos que se alimentam destas plantas podem incorporar tais substâncias, utilizando-as como defesa contra predadores (DUFFEY, 1980; HARBORNE, 1982). Outros insetos sintetizam suas próprias toxinas, divergindo das toxinas de suas plantas hospedeiras (EISNER, 1970; PASTEELS & DALOZE, 1977; PASTEELS *et al.*, 1983). Normalmente estes insetos com tais propriedades tóxicas apresentam coloração vistosa, sendo denominados aposemáticos (BROWER & BROWER, 1964; ROTHSCHILD, 1964, 1972a, b, c; ROTHSCHILD & KELLETT, 1972; WICKLER, 1968; EDMUNDS, 1974).

As espécies de besouros estudadas neste trabalho provavelmente são todas aposemáticas. Suas colorações são conspícuas e apresentam compostos de defesa que as tornam impalatáveis ou pouco palatáveis, como sugerido nos diversos experimentos de predação com aranhas e aves.

Epilachna cacica (Coccinellidae) apresenta sangramento reflexo na junção tíbio-femural, extravasando hemolinfa cujo cheiro é forte. Pintos, quando bicavam e mandibulavam este coccinelídeo, exibiam comportamento de rejeição violenta. Balançavam drasticamente a cabeça, arremessando a presa. Em seguida limpavam diversas vezes o bico, em outros casos bebiam também muita água.

Quando estes besouros são apanhados delicadamente com pinça, raramente exibem auto-hemorragia. Entretanto, se forem seguros com os dedos, o sangramento é imediato e abundante. Acredito que temperaturas mais altas podem ser indicadores de que a presa está prestes a ser predada por vertebrados, eliciando-se assim o comportamento de sangramento reflexo. HAPP & EISNER (1961) demonstraram em *Epilachna varivertis* a resposta de sangramento, localizada na região próxima da injúria, quando tocada com agulha quente. As patas não sangravam ao mesmo tempo, a não ser que o besouro fosse apanhado mais de uma vez. Este sangramento não é resultado de secreção glandular, mas sim da ruptura da membrana na região tíbio-femural, de onde extravasa a hemolinfa (HOLLANDE, 1911; EISNER, 1970).

O adulto de *Epilachna cacica* possui duas manchas amarelas na extremidade anterior, localizadas uma de cada lado da cabeça. Estas pintas lembram as gotículas de sangramento reflexo que habitualmente são observadas neste local e nas margens dos élitros. Durante a contração das patas, as junções tíbio-femorais ficam próximas às margens dos élitros, ficando depositado muitas vezes uma gotícula nesta região. Estas manchas poderiam estar mimetizando gotículas de hemolinfa, sendo utilizadas então como defesa primária pela presa.

A outra joaninha, *Cycloneda sanguinea*, também libera cheiro forte da junção tíbio-femural. Segundo LIMA (1955) há várias espécies de Coccinelídeos que possuem um orifício nesta região, de onde é liberado o líquido de defesa com cheiro forte.

C. sanguinea nem foi tocada pela aranha *Argiope argentata*, sendo abandonada na tela. A ave *Eurypyga helias* (pavãozinho-do-Pará) também rejeitou este besouro. Neste trabalho há evidências de

que esta joaninha é impalatável e aposemática, pertencendo a dois anéis miméticos, o caramelo e o vermelho.

São bem conhecidas as propriedades impalatáveis de vários Coccinelídeos perante alguns predadores vertebrados (CUENOT, 1896; HOLLANDE, 1911; JONES, 1932, BARROWS, 1979, 1980; WIKLUND & JARVI, 1982) e invertebrados (HAPP & EISNER, 1961 e referências). *Adalia bipunctata* (Coccinellidae) é rejeitada por ratos e lêmures devido à secreção volátil de glândulas de defesa em suas patas (ROTHSCHILD, 1961). Esta joaninha, assim como outras comuns, são venenosas e rejeitadas ativamente por vários predadores potenciais (FRAZER & ROTHSCCHILD, 1960).

Trinta espécies de Coccinelídeos possuem alcalóides do tipo coccinelina, que estão relacionados com a existência de coloração aposemática e não com o fato de serem carnívoros ou herbívoros (PASTEELS *et al.*, 1973). Estas substâncias constituem defesas eficientes contra as formigas *Myrmica rubra* e a codorna chinesa *Coturnix coturni* (Phasianidae). As codornas reagiram diferentemente frente às presas moderadamente protegidas (PASTEELS *et al.*, 1973).

O Crisomelídeo *Cryptostetha notatifrons* tem glândulas de secreção dispostas em linha nos élitros. Logo que este besouro é seguro com os dedos, notam-se gotículas nos élitros de uma substância cujo odor é forte. Nos experimentos de predação este besouro sempre foi prontamente rejeitado, principalmente quando havia o contato desta substância com a língua do predador. O comportamento do predador era típico, balançava drasticamente a cabeça, limpando em seguida várias vezes o bico. Este besouro só foi predado por perdiz sob uma condição especial: após ter sido apanhado e rejeitado por

outro perdiz, caiu de costas na terra ficando untado. Esta presa "empanada" com terra foi então predada por um outro perdiz fêmea, que estava na mesma gaiola de experimentação. A substância liberada das glândulas dos élitros de *C. notatifrons* provavelmente é responsável pela impalatabilidade deste besouro.

1. Sazima observou, no campo, um Tiranídeo não identificado apanhar na vegetação e rejeitar, em vôo, *Cryptostetha notatifrons*. O besouro sofreu danos leves nos élitros (amassados), mas estava vivo no chão, quando apanhado pelo observador (comunicação pessoal).

Secreções glandulares nos élitros de Crisomelídeos têm sido estudadas sob o ponto de vista químico e seu papel como defesa contra predadores (DEROE & PASTEELS, 1982 e referências; PASTEELS *et al.*, 1983 e referências).

Tem sido demonstrado que a secreção da maioria das espécies do gênero *Chrysolina*, *Chrysochloa* e *Diachrysa* contém cardenolídeos que são produzidos pelos próprios besouros e não são sequestrados de suas plantas hospedeiras (PASTEELS & DALOZE, 1977; DALOZE & PASTEELS, 1979; PASTEELS *et al.*, 1979). Larvas de Crisomelídeo também apresentam secreções de defesa (SUCAWARA *et al.*, 1979a, b; BLUM *et al.*, 1978; WALLACE & BLUM, 1969).

Cryptostetha notatifrons alimenta-se de *Asclepias curassavica*, planta esta conhecida por conter glicosídeos cardíacos. São clássicos os trabalhos que relatam a impalatibilidade de *Danaus plexippus* devido ao sequestro destes glicosídeos para sua própria defesa contra predadores (ROESKE *et al.*, 1976 e referências). *C. notatifrons* poderia também estar sequestrando tais compostos secundários, ou fabricando suas próprias defesas químicas como descrito para outros Crisomelídeos (PASTEELS & DALOZE, 1977; PASTEELS *et al.*, 1979).

DEROE & PASTEELS (1982), estudando a distribuição de glândulas de defesa dentro de Chrysomelidae, relataram apenas sangramento reflexo para a família Cassidinae.

Dos Cassidíneos estudados neste trabalho apenas *Botanochara impressa* apresentou auto-hemorragia na região bucal e base das antenas. Parece haver um limite no número de sangramentos reflexos, pois besouros manipulados diversas vezes já não exibem este comportamento. No campo já foi coletado um indivíduo de *Botanochara impressa* que não apresentou sangramento reflexo. Este dado sugere que este besouro devia ter sido atacado algumas vezes em sua vida, usando a sua bateria de sangramentos reflexos, e que seleção para aposematismo pode ser individual. Esta espécie de besouro é impalatável pois foi rejeltado por algumas aves: macuco, jacu e jacutinga.

Chelymorphe cribraria é impalatável a aranhas e algumas aves, porém não exhibe autohemorragia e nem apresenta sinais de secreções glandulares. Uma das possibilidades é que substâncias tóxicas estariam depositadas no seu exoesqueleto. A segunda alternativa

seria a secreção ou a eliminação de substâncias voláteis nas micropontuações dos élitros deste besouro. Observando-se um élitro em detalhe sob uma lupa nota-se que este é irrigado por vasos principais e diversas ramificações secundárias, lembrando uma árvore. As ramificações mais finas terminam junto às micropontuações. Minha sugestão é que haveria na hemolinfa destes besouros substâncias de defesa, e que, quando atacados, elas sejam liberadas nas micropontuações.

Há algumas evidências a favor dessa segunda sugestão. *C. cribraria* foi rejeitada pelas duas espécies de aranhas, *Argiope* e *Nephila*, as quais possuem receptores químicos em suas patas. Macucos, que manipularam delicadamente este besouro, rejeitaram-no após mandibularem e tocarem-no com a língua. A evidência mais forte de que realmente a rejeição da presa se deve à eliminação de substâncias voláteis foi o experimento casual realizado com o besouro *Lagria villosa* e *Nephila clavipes*. Após ter manipulado dezenas de *Chelymormpha cribraria*, apanhei uma *Lagria villosa* que lancei à teia de *Nephila clavipes*. A aranha, que estava habituada a predação este tipo de besouro, rejeitou-o prontamente. Em seguida lavei muito bem as mãos e o besouro com sabonete, enxugando-o e lançando-o novamente à teia. Desta vez, o mesmo indivíduo de *Lagria villosa* foi predado. O mais provável é que, com a manipulação de muitos indivíduos de *C. cribraria*, os meus dedos ficaram impregnados por alguma substância proveniente destes besouros. Ao apanhar a presa habitual dada a *Nephila* (em cativeiro), esta tinha sido impregnada por tal substância. Portanto o mais provável é que *C. cribraria* contenha em sua hemolinfa substâncias de defesa que ao invés de serem liberadas

por sangramentos reflexos, são liberadas por micropontuações.

As outras duas espécies, *Chelymorpha nigricolis* e *C. informis*, também apresentam tais micropontuações e foram rejeitadas pelas aves. (Tabelas 42, 43). Alguns pintos, após rejeitarem *C. informis*, limpavam várias vezes o bico e alguns beberam muita água. A impressão que se tinha é de que experimentaram alguma substância picante ou amarga. Um dos pintos bebeu água exageradamente até ficar com o papo completamente cheio.

As outras três espécies de Cassidíneos, *Metriana sexpunctata*, *Metriana* sp. e *Agroiconota judaica*, também apresentam micropontuações e foram rejeitadas por aranhas e aves (Tabelas 46, 49). Talvez nestas espécies os mecanismos de defesa sejam semelhantes aos das espécies de *Chelymorpha*.

Eurygyna helias, após predação de um *Agroiconota judaica*, o introduziu o bico na água e balançou a cabeça, depois, bebeu água num tanque, evidenciando impalatabilidade da presa.

Observando-se os resultados dos experimentos de palatabilidade destes besouros verificou-se que as vezes eram predados, mas na maioria dos casos foram rejeitados.

IV.2.2 Outras Defesas

Outros mecanismos de defesa destes coleópteros são tanatose, dureza e, em especial nos Cassidíneos, o seu formato. As espécies de besouro aqui estudadas, ao serem apanhadas pelas aves exibem tanatose (simulam estar mortas).

Chelymorphe cribraria ao ser bicada por pintos jovens dificilmente era segura, pois com a pressão do bico o besouro era arremessado longe. Na maioria das vezes o besouro estava intacto, continuando em tanatose por alguns segundos. A dureza do exoesqueleto aliada ao formato do besouro e seu comportamento de tanatose, quando esconde a cabeça e as patas sob o pronoto e élitros respectivamente, dificultam sua manipulação pelo predador.

BARROWS (1979) e BARROWS et al. (1980) comentam que o formato dos Cassidíneos pode diminuir a taxa de predação, porque pássaros inexperientes mostraram dificuldades em ingerir estes besouros.

As outras duas espécies de *Chelymorphe* têm formato semelhante a *C. cribraria* e são igualmente difíceis de serem seguras no bico, se o predador for precipitado e inexperiente. *Botanochara impressa* também é dura e resistente à manipulação pelas aves, sendo imediatamente rejeitada quando exhibe sangramento reflexo.

Os outros três cassidíneos, as duas espécies de *Metriana* e *Agroiconota judaica*, resistiram à manipulação por *Eurypyga helias*. Por serem menores, pode-se dizer que são duros, considerando-se as devidas proporções (entre predador e presa, e de mais presas).

Os dois Coccinelídeos, *Epilachna*, *Cycloneda* e o crisomelídeo *Cryptostetha notatiformis*, têm élitros um pouco mais flexíveis que os cassidíneos, mas em compensação parecem mais impalatáveis, sendo rejeitados prontamente. O tempo entre a manipulação e a liberação destas presas é muito curto, sendo praticamente rejeitadas intactas.

Nas espécies de besouros estudadas impalatabilidade, dureza, formato, comportamento de tanatose e coloração de advertência parecem ser atributos defensivos selecionados conjuntamente.

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

O comportamento de tanatose é mais evidente nos besouros com um grau menor de impalatabilidade e maior dureza.

Em termos de defesa contra predadores, o primeiro sinal é a coloração de advertência, se este não é reconhecido, segue-se a tanatose, se apanhados valem-se de sua dureza e defesas químicas.

IV.2.3. Coloração de Advertência

Todos os besouros estudados apresentam colorações vistosas contrastantes com o substrato (Tabela 37). Como estas espécies são impalatáveis surge a questão da evolução da coloração aposemática nestas espécies.

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:

- 1 - por que presas impalatáveis têm coloração vistosa;
- 2 - como evoluiu o aposematismo cromático.

A resposta a estas questões está entremeada em diversos trabalhos.

Em relação à primeira há duas hipóteses. Uma diz que é vantajoso para animais impalatáveis parecerem-se tão diferentes quanto possível das formas que os predadores costumam comer (FISHER, 1958). Embora haja alguma evidência sobre esta hipótese (SHETTLEWORTH, 1972), o mais provável é que predadores aprendam a evitar presas conspícuas mais prontamente que presas crípticas (RETTENMEYER, 1970; TURNER, 1975; MATHEWS, 1977). Esta hipótese foi testada experimentalmente com pintos (GITTLEMAN *et al.*, 1980). Os pintos aprendem mais rapidamente que presas são impalatáveis quando estas contrastam com o substrato (GITTLEMAN & HARVEY, 1980; GITTLEMAN *et al.*, 1980). Entretanto, alguns autores comentam que alguns insetos aposemáticos parecem crípticos sob certas circunstâncias (ROTHSCHILD, 1964; EDMUNDS, 1974; PAPAGEORGIS, 1975; ENDLER, 1978; JARVI *et al.*, 1981), indicando que coloração vistosa não é necessariamente vantajosa para uma espécie quimicamente protegida.

Em *Chelymorpha cribraria*, o padrão caramelo e padrão moldurado são considerados aposemáticos, porém em certos substratos parecem ser 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.

Os Cassidíneos metálicos podem ser considerados crípticos a certa distância e ângulo de reflexão da luz, mas a distâncias menores são muito evidentes e contrastantes com a vegetação. Os demais besouros, aqui estudados, cujos padrões são vermelho e preto, ou laranja e preto, contrastam bastante sobre o fundo verde da folhagem.

A evolução de aposematismo cromático é explicada por seleção de parentesco, seleção individual e seleção de "barba verde" (através de um marcador genético "green beard selection") (GUILFORD, 1985).

Predadores frequentemente aprendem a evitar presas impalatáveis somente depois de apanhá-las, matando ou ferindo um ou alguns indivíduos neste processo (EIBL-EIBESFELDT, 1952; BROWER, 1958a, b, c; HARVEY & GREENWOOD, 1978). Se isto for verdadeiro, então formas aposemáticas raras sempre são selecionadas contra, sendo difícil ver como o gene para coloração aposemática possa se espalhar numa população (WIKLUND & JARVI, 1982). Para resolver este problema, a seleção de parentesco tem sido proposta para explicar a evolução de coloração de advertência (MATTHEWS, 1977; HARVEY & GREENWOOD, 1978; GITTLEMAN & HARVEY, 1980; HARVEY *et al.*, 1982; HARVEY, 1983). Esta idéia foi reforçada porque diversos experimentos sobre palatabilidade de presa foram conduzidos com insetos mortos "a priori" (veja BROWER, 1958a, b, c; COPPINGER, 1969, 1970; BOWERS, 1980).

Presas aposemáticas só seriam selecionadas sobre camuflagem se alcançarem altas frequências, caso contrário seriam selecionadas contra (HARVEY, 1983). Esta é a razão principal de diversos autores explicarem evolução de coloração aposemática através de seleção de parentesco, 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).

Presas impalatáveis podem ser capturadas e liberadas sem danos durante o processo de aprendizagem de evitação (BOYDEN, 1976; JARVY *et al.*, 1981; WIKLUND & JARVY, 1982; SILLÉN-TULLBERG *et al.*, 1982; ENGEN *et al.*, 1986). Estes estudos experimentais e teóricos sobre evolução de coloração aposemática através de seleção individual prespõem 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), anfíbios (BUTLER, 1868, 1869; BELT, 1874), répteis (BUTLER, 1869; BOYDEN, 1976; JONKI & HIDUKA, 1979), pássaros (TRIMEN, 1869; SWYNNERTON, 1926; BRANDON *et al.*, 1979; JARVY *et al.*, 1981; SILLÉN-TULLBERG *et al.*, 1982; WIKLUND & JARVY, 1982) e mamíferos (CARPENTER, 1921; PHILIPS, 1931; BRODIE *et al.*, 1979) que liberam presas impalatáveis intactas após experimentá-las.

No presente trabalho os predadores experimentais *Gallus gallus* rejeitaram os *Chelymorpha cribraria* e *C. informis* intactos. Alguns pintos mais velhos bicaram com maior veemência *Epilachna cacica*, que sofreram pequenos danos nos élitros, mas estavam vivas ao serem liberadas.

O faisão bicou com violência *Botanochara impressa*, matando-o na primeira experiência; no entanto, a presa mimética foi evitada. Os Cracídeos, principalmente o mutum, tem porte avantajado e podem danificar a presa ao ser apanhada. Nos diversos experimentos alguns besouros foram danificados, outros foram rejeitados intactos. Todas as presas rejeitadas pelos Tinanídeos não sofreram nenhuma injúria. Por sua vez, *Eurypyga helias* também é um "predador delicado", que

apanhou, mandibulou e rejeitou os besouros sem danos. Verificou-se nesta série de experimentos de predação que os 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 itens aposemáticos.

Os dados deste trabalho sugerem que 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 à descoberta e ataque do predador.

IV.3. Comportamento dos Predadores

As respostas comportamentais dos predadores utilizados neste trabalho foram classificadas em três categorias: predação, rejeição e evitação. A rejeição se caracterizou pela gustação e liberação da presa, que em muitos casos não sofreu injúrias. A evitação ocorreu em duas condições. A primeira se manifestava quando o predador, por experiência prévia do aposematismo da presa, recusava esta ou outras presas com mesmo padrão de coloração, porém sempre predava a presa controle. Em outros casos ocorreu evitação sem que o predador "ingênuo" tivesse experiência anterior com itens aposemáticos.

As razões são diversas, tais como medo e cautela com itens alimentares desconhecidos (novidade) ou ainda evitação inata a pa-

drões aposemáticos (COPPINCER, 1969, 1970; WIKLUND & JARVY, 1982; DAVIES & GREEN, 1976). Para o observador é difícil separar estes dois motivos de evitação e julgar o seu valor, em relação a aposematismo e mimetismo.

A interação de predador e presa pode ser dividida em três fases denominadas: descoberta, ataque e morte da presa (WIKLUND & JARVI, 1982; SILLÉN-TULLBERG & BRYANT, 1983). A maior dificuldade é a diferença entre as taxas de descoberta e ataque da presa, pois estas coincidem quando a presa é palatável e o predador está com fome (SILLÉN-TULLBERG, 1985).

Para JARVY *et al.* 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 itens impalatáveis;
- 3) estimativa subjetiva de quão impalatável a presa é ou parece ser quando segura com o bico;
- 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 contribuíram 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 frequência de mortes nos ataques.

Relutância inicial, para testar presas aposemáticas foi previamente encontrada por COPPINCER (1969, 1970), que enfatizou o as-

pecto 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 outras 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 elicitar evitação inata ou lembrar experiência passada, como salientado por ROTHSCHILD (1984).

No presente estudo com pintos foram verificadas cautela e relutância ao bico *Chelymorpha cribraria* e *C. informis* oferecidos. As respostas comportamentais destes predadores foram heterogêneas, denotando variações individuais acentuadas. Nos experimentos com pintos 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. Talvez aumentando de experiência os pintinhos possam aumentar eficiência de predação.

A medida que o peixe *Cichlasoma managuense* (Cichlidae) aumenta sua experiência com uma nova presa (novidade), este torna-se menos hesitante em atacá-las, aumentando também sua eficiência em manipulá-la. (MEYER, 1986).

Os Cracídeos, quando deparavam com as presas de coloração vistosa, exibiam sinais de cautela, porém após um certo tempo de hesitação bicavam fortemente a presa. Contudo, depois de algumas experiências, a cautela era maior e a bicada mais delicada. Em contraste todas as presas controle eram prontamente predadas.

Todos os Tinamídeos utilizados nos experimentos e, em especial os macucos, eram cautelosos e delicados na manipulação da presa. Neste grupo de predadores as presas rejeitadas sempre estavam intactas. O pavãozinho do Pará também exibiu comportamento semelhante ao dos Tinamídeos.

Dois artigos na literatura destacam o papel do comportamento dos predadores como um dos elementos fundamentais à maior sobrevivência de presas aposemáticas do que crípticas (WIKLUND & SILLÉN-TULBERG, 1985; SILLÉN-TULBERG, 1985).

Larvas e adultos de *Danaus plexippus* e *Papilio machaon*, que são aposemáticas, sobreviveram mais que suas pupas, que são crípticas, ao ataque por pássaros (WIKLUND & SILLÉN-TULBERG, 1985). Uma possibilidade seria a de que as pupas fossem menos tóxicas, mas isto não é verdade, pois esta 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 aposemáticamente do que quando atacam insetos crípticos. As pupas não foram atacadas com maior frequência, 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 seleção individual possa operar. Uma outra alternativa é que larvas se movimentam, portanto são mais visíveis e precisam identificar-se aposemáticamente ao predador. Pupas, que ficam fixas a um substrato, têm probabilidade menor de serem descobertas se forem crípticas.

SILLÉN-TULLBERG (1985) estudou como presas uma linhagem críptica e outra aposemática de uma espécie de ligeídeo. Seus resultados mostraram que as formas crípticas morreram mais na manipulação pelos pássaros. Duas hipóteses foram formuladas para explicar estes dados. A forma críptica do Ligeídeo pode ser mais frágil, ou como alternativa, a forma aposemática é manipulada com mais cautela pelo predador, daí a sua maior sobrevivência.

Outro fator a ser considerado nos experimentos de impalatabilidade é a diferença individual dos predadores. Estes diferem no comportamento e no limiar de tolerância a gosto ruim ou a substâncias tóxicas. Este fato foi notório nos experimentos com pintos. Dentre os inhambus-guaçu havia um indivíduo que predou todos os *Chelymorpha cribaria* oferecidos, ao passo que os outros indivíduos os rejeitaram (Tabela 48).

Segundo JARVY *et al.* (1981), o número de vezes que os predadores experimentaram larvas de *Papilio* variou de zero a cinco, denotando diferenças individuais.

Pode haver diferenças nas respostas comportamentais dos predadores com idades diferentes. No presente estudo, macucos mais jovens, com três meses de idade, predaram os primeiros indivíduos de

Chelymorpha cribraria oferecidos, passando a rejeitá-los posteriormente. Jovens macucos de cinco meses predaram apenas 49% dos indivíduos de *Chelymorpha cribraria* oferecidos, ao passo que os macucos adultos rejeitaram todos (Tabela 47). Destes experimentos pode ser deduzida a inexperiência dos jovens e provavelmente menor capacidade de discriminação de presas tóxicas; ou maior tolerância a toxinas, que, combinadas com o período probatório, possa capacitar os macucos a discriminar entre itens palatáveis e impalatáveis.

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 (ALCOCK, 1973; BARROWS *et al.*, 1980). Este mesmo comportamento foi verificado em alguns dos predadores experimentais. Alguns, além de balançarem muito a cabeça, limpavam o bico seguidamente e às vezes bebiam muita água.

Segundo BARROWS *et al.* (1980), sabiás jovens ("mocking-birds" *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 itens provavelmente tem alto valor adaptativo para pássaros onívoros, especialmente durante o período pós abandono do ninho (ALCOCK, 1973) e durante mudanças sazonais na disponibilidade de alimento (BARROWS *et al.*, 1980). Portanto, em pássaros jovens e jovens adultos, um período probatório de alimento combinado com alguma tolerância a sabores desagra-

dáveis da presa, fornece-lhes familiaridade com diversos possíveis tipos de alimento, capacitando-os a aprender a evitar diversos alimentos venenosos (BARROWS *et al.*, 1980).

Nos experimentos preliminares de palatabilidade, o sanhaço (frugívoro-insetívoro), os tico-ticos-rei, as cravinas e o pássaro preto (todos granívoro-insetívoros) predaram todos os indivíduos de *Chelymorphe cribraria* oferecidos, sem exibirem sinais de impalatabilidade da presa. Talvez para estes predadores *C. cribraria* seja palatável, por apresentarem maior tolerância a substâncias secundárias, tanto vegetais como animais. Segundo HERRERA (1985), pássaros frugívoros com altas proporções de espécies de frutos tóxicos em sua dieta têm também maiores porcentagens de insetos aposemáticos em suas fezes. Pássaros frugívoros podem ter desenvolvido a tolerância contra toxinas como consequência de herbivoria, ou frugivoria, devido à maior tolerância a toxinas encontradas frequentemente em frutos. Segundo o autor citado, para pássaros frugívoros os insetos aposemáticos podem corresponder a frutos com seis patas. Este fato pode explicar em parte porque *Chelymorphe cribraria* é palatável ao sanhaço, que é essencialmente frugívoro.

Outros estudos têm relatado predação sobre insetos nocivos (BROWN & VASCONCELLOS-NETO, 1976; CALVERT *et al.*, 1979; BARROWS *et al.*, 1980; FINK & BROWER, 1981; COLLINS & WATSON, 1983; FINK *et al.*, 1983).

Nos diversos experimentos com aves, no presente estudo, ficou demonstrado o aposematismo cromático dos coleópteros estudados, bem como o fato de que os predadores associam a impalatabilidade com o padrão de coloração da presa. A partir do momento que ocorre

a aprendizagem, passam a evitar a espécie de presa oferecida, assim como outras com padrão cromático semelhante.

Nessa série de experimentos ficou indicado que as diversas formas cromáticas de *Chelymorpha cribraria* pertencem a vários anéis miméticos Mullerianos.

IV.4. Mimetismo

Os diversos padrões cromáticos de *Chelymorpha cribraria* podem ser considerados como parte de seis anéis miméticos do tipo Mulleriano, pois todas as espécies envolvidas são impalatáveis em maior ou menor grau.

As espécies de coleópteros (Tabela 38 e Figura 4) destes anéis miméticos apresentam formato de corpo e padrões cromáticos semelhantes. Os formatos das espécies envolvidas são diferentes, porém não muito discrepantes. Mesmo com estas pequenas diferenças de tamanho (e às vezes pequenas diferenças no padrão cromático), os predadores com experiência do aposematismo de um determinado anel mimético provavelmente passam a reconhecê-lo e evitá-lo. Como diz o ditado popular "Cachorro que foi picado por cobra tem medo de linguíça". Quem já foi ferroadado por vespa não quer saber se a outra é preta ou vermelha, pequena ou grande.

O falsão (*Phasianus colchicus*), ao bicar avidamente um *Botanochara impressa* (anel vermelho pintado), rejeitou-o drasticamente. A próxima presa, *Chelymorpha cribraria* padrão *multiguttata*, foi evitada. Ao descobrir esta segunda presa, o falsão examinou-a exibindo sinais de medo e cautela. Os pintos que experimentaram *Epilachna coccinea* e *Cryptostetha notatifrons*, presas estas altamente impalatáveis, também exibiram o comportamento semelhante ao do falsão. Após reconhecerem o padrão moldurado e o vermelho passaram a evitar prontamente as formas miméticas de *Chelymorpha cribraria* padrões *cinctipennis* e *ruficeps*, respectivamente.

O padrão laranja pintado é formado por *Chelymorpha informis*, *C. cribraria* padrão *cribraria* e *Metriana sexpunctata* em seu estado fisiológico laranja. Esta última espécie é menor, porém é laranja e tem três pintas pretas em cada élitro. Para o predador, estas espécies possivelmente correspondem a besouros laranja com pintas pretas cujo sabor deve ser desagradável, não importando pequenas diferenças.

Nos mímicos Batesianos, a seleção favorece o aumento da perfeição na imitação (FORD, 1975), embora mímicos parciais tenham certo grau de proteção (FORD, 1971; BROWER *et al.*, 1967).

SILLÉN-TULLBERG *et al.* (1982) realizaram experimentos com adultos e ninfas de *Lygaeus equestris* (Lygaeinae, Heteroptera), mostrando que mesmo em mímicos Mullerianos a semelhança deve ser grande para terem proteção mútua completa. Habitualmente não só as semelhanças entre mímicos Batesianos e modelos aposemáticos, bem como entre mímicos Mullerianos, são grandes (TURNER, 1971a, 1975, 1977). As espécies de besouros aqui estudadas têm semelhanças grandes, a meu ver.

Em coletas de *C. cribraria* diversas vezes fiz falsa identificação, à primeira vista. Algumas vezes pensei ver *Cycloneda*, mas que na realidade era uma *C. cribraria ruficeps* e vice-versa.

Portanto, mesmo para um pesquisador com visão treinada para o problema, o mimetismo cromático (e conseqüentemente erro) ocorreu. A primeira explicação de polimorfismo de *C. cribraria* ocorreu quando detectei uma *Epilachna cacica* pensando ter visto uma *C. cribraria cinctipennis*. Ainda quando foi estudada a biologia de *Botanochara impressa* (HABIB & VANCONCELLLOS-NETO, 1979) várias vezes foram coletados, por engano, *Chelymorpha nigricolis*.

Cycloneda sanguinea jovem é de cor caramelo e pronoto preto com manchas brancas: no adulto mais maduro os élitros são vermelho sanguíneo. Esta espécie pertence aos anéis miméticos caramelo e vermelho. Segundo ENDLER (1978) há predadores com menor acuidade visual que outros. Para este tipo de predador, os anéis caramelo e vermelho podem corresponder a um único, assim como os anéis pintados, sejam eles de fundo vermelho ou laranja.

Segundo ROTHSCHILD (1963, 1961), pássaros predadores selecionam as presas maiores, entre as disponíveis. Portanto, parece vantajoso para os mímicos Batesianos serem menores que os modelos. Nas espécies de besouros estudadas as maiores parecem ser mais impalatáveis, ao passo que as outras, de impalatabilidade menor são menores e as vezes de maior dureza ou maior flexibilidade.

Segundo BARROWS (1979) no campo era difícil distinguir entre o Cassidíneo *Metriona* e outros tipos de joaninhas (Coccinelidae), o mesmo devendo ocorrer com pássaros silvestres. No laboratório *Mimus polyglottus*, tratou *Metriona bicolor* como palatável *Cycloneda munda* como impalatável. Isto sugere que *M. bicolor* seja mímico de *Cycloneda* e outras joaninhas (BARROWS et al., 1980).

No presente trabalho, os dois estados de *Metriona sexpunctata* formam anéis miméticos Mullerianos com outras espécies de Cassidinae.

Metriona sexpunctata (Cassidinae) (laranja) pode também lembrar uma joaninha (Coccinelidae), pois seus élitros só têm seis pintas pretas que são mais evidentes dorsalmente.

Para HERRERA (1985) cores metálicas em presas impalatáveis podem representar coloração de advertência a predadores. Este autor

ressalta que em áreas onde há um grande número de pássaros frugívoros com altas proporções de frutos tóxicos em sua dieta, a porcentagem de insetos aposemáticos nas fezes desses predadores é maior de que nas fezes de predadores cuja dieta de frutos tóxicos é menor. Para HERRERA (1985) estes padrões representam divergência do padrão vistoso de frutos, pois poderia haver um "curto circuito" nos canais de comunicação de aposematismo das presas e atração dos frutos. Mesmo os insetos que têm cores vermelha ou laranja, estas estão sempre combinadas com outras, divergindo de padrões de coloração de frutos. Esta divergência também seria esperada no tipo de defesa química de frutos e besouros, pois pássaros frugívoros são mais tolerantes a substâncias secundárias presentes em frutos tóxicos.

A hemolinfa de *Epilachna cacica* e *Botanochara impressa* têm odor semelhante ao olfato humano, embora estes besouros sejam de anéis miméticos distintos. Neste caso poderia estar ocorrendo mimetismo olfativo como descrito para outros insetos (ROTHSCHILD, 1961). Para aves olfato é pouco desenvolvido, mas este tipo de mimetismo poderia ser eficiente para outros predadores, como aranhas, mamíferos e talvez répteis (lagartos).

Na literatura, há outros casos de mimetismo em besouros como os descritos por LINDROTH (1971) e BALSBAUGH (1967) (veja exemplos em WICKLER, 1968 e EDMUNDS, 1974).

Chelymorpha cribraria é polimórfica e os diversos padrões provavelmente pertencem a anéis miméticos Mullerianos.

Quanto à fenologia das espécies que compõem os anéis miméticos o esperado seria sincronia nas oscilações populacionais, pois

para que o mimetismo seja selecionado deve haver co-ocorrência espacial e temporal das espécies de besouros envolvidos. Embora não tenham sido quantificadas as variações populacionais das espécies de besouros que compõem os anéis miméticos, é notória a sazonalidade e sincronia de suas fenologias. Estes besouros começam a ser encontrados a partir de setembro, com as primeiras chuvas, atingindo maiores frequências em pleno verão.

As populações podem ser observadas até o início do outono. A partir daí, inicia-se um período mais frio e seco. Durante o inverno é muito raro encontrar qualquer uma destas espécies de besouros. A impressão que se tem é que estão todas em diapausa, a qual se estende de maio a setembro. Observei este fenômeno em *Chelymormpha cribraria*, *C. informis*, *C. nigricolis*, *Botanochara impressa* e *Epilachna cacica*.

Sincronismo na fenologia de mímicos Batesianos ou Mullerianos tem sido descrito para outros grupos de animais, como: dípteros e himenópteros (WALDBAUER & SHELDON, 1971; WALDBAUER *et al.*, 1977; WALDBAUER & LABERGE, 1985), lepidópteros (VASCONCELLOS NETO, 1980) e salamandras (BRODIE, 1981).

Parece haver também relação entre as frequências dos diferentes padrões de *Chelymormpha cribraria* e de seus pares miméticos. No campo, os padrões mais comuns são *ruficeps* (vermelho) e *multigutatta* (vermelho pintado), seguidos por *rufipennis* (caramelo) e *cribraria* (laranja pintado). As observações de campo indicaram outras espécies de besouros que compõem os anéis miméticos vermelho e vermelho pintado também são bem frequentes.

Neste trabalho foi analisado apenas o polimorfismo e o mimetismo na região de Campinas, São Paulo. Observando-se espécimes de *C. cribraria* coletados em outras regiões e países, verifiquei a existência de outros padrões cromáticos. Outras espécies de *Coccinellidae* e *Chrysomelidae* destas áreas também têm padrões cromáticos convergentes com *Chelymorpha*. No Paraná, Brasil, há espécies de *C. cribraria* padrão *multiguttata* com pronoto listado. Na Bahia, este padrão é representado por outra espécie de *Chelymorpha*, com pronoto variegado e élitros vermelho pintado. A espécie de *Botanochara* desta região tem pronoto muito semelhante.

Na Argentina e Paraguai, *Chelymorpha variabilis* padrão *crucifera* tem élitros caramelo com uma cruz de malta sobre eles. Nestes países há uma espécie de *Epilachna* sp. com padrão cromático muito semelhante ao padrão *crucifera* de *C. variabilis*.

Na Costa Rica, América Central, ocorre *Chelymorpha militaris*, cujo padrão é caramelo com duas faixas pretas no pronoto e élitros (besouros listados). Desta região são conhecidos espécies de *Carabidae* (Coleoptera) e *Lepitotarsa* miméticos, que se assemelham ao padrão de *C. militaris*.

Chelymorpha cribraria padrão *ruficeps* e padrão *cinctipennis* foi coletada no Acre, Brasil. Portanto há boas chances desta espécie ocorrer também na América Central.

Em Belo Horizonte, Minas Gerais (Brasil), há espécimes de *Chelymorpha cribraria* padrão *inclusa*, com pronoto todo caramelo, ao invés de pronoto listado. De modo semelhante, os padrões *testaceomarginata*, *scitrella* e *disconotata* correspondem a outros padrões cromáticos de *C. cribraria* na Argentina e Paraguai. Portanto,

há boas indicações de que o polimorfismo mimético de *C. cribraria* possa variar em frequências e associações miméticas ao longo de sua distribuição.

Como o gênero *Chelymorphe* não foi revisado, pode ser que muitas das suas espécies nominais descritas como distintas, possam corresponder a outros padrões de *C. cribraria*.

IV.5. Evolução do Polimorfismo Mimético Mulleriano

A revisão da literatura apresentada na introdução deste trabalho mostra que polimorfismo é gerado e selecionado de diversas maneiras nos mais diversos grupos animais. Segundo FORD (1975), os polimorfismos são adaptativos, sendo selecionados principalmente em populações que vivem em ambientes heterogêneos sob pressões seletivas distintas. Se há forças antagônicas e com ponderações diferentes ao longo da distribuição de uma espécie, ou dentro da área de vida de uma população, polimorfismos podem ser gerados (ENDLER, 1978; STILES, 1979; HAGEN *et al.*, 1980; HEAL, 1982; BRAKEFIELD, 1985).

Seleção natural age de maneira diferente em mímicos Batesianos e espécies impalatáveis aposemáticas. Nos dois casos a seleção é dependente de densidade, favorecendo o polimorfismo no primeiro caso, e monomorfismo no segundo (AYALA & CAMPBELL, 1974).

O benefício de coloração de advertência é provavelmente dependente de densidade. A medida que a densidade de uma presa aposemática aumenta, a chance de qualquer presa individual ser atacada

por um predador "ignorante", e ser envolvida na educação sobre sua impalatabilidade, diminui. Portanto, coloração de advertência é mais benéfica quando a presa é comum, e provavelmente deletéria quando muito rara (GUILFORD, 1985). Nestas condições presas aposemáticas raras só poderiam ser selecionadas quando pertencem a anéis miméticos Mullerianos, caso contrário, sob baixas densidades, o melhor seria parecer críptica.

Chelymorphism cribraria é uma presa de impalatabilidade moderada, polimórfica e aparentemente rara. Portanto, parece haver um conjunto de condições responsáveis pela evolução e manutenção de seu polimorfismo cromático do tipo mimético Mulleriano.

A fuga ativa de certas presas como da cigarrinha *Phyllaenus spumarius* e vários Alticinae (Chrysomelidae), é considerada como mecanismo de defesa alternativo ao químico. Predadores associam a dificuldade de manipulação com o padrão da mesma, ocorrendo neste caso seleção de padrões de advertência. Como há vários predadores que tratam a presa de modo diferente, estas podem ora ser selecionadas apostaticamente, ora aposemáticamente, gerando polimorfismos cromáticos (LINDROTH, 1971; GIBSON, 1980; THOMPSON, 1984b).

O formato e a dureza do corpo de *Chelymorphism cribraria* dificultam sua manipulação pelas aves. Muitas vezes, quando segura sob pressão, ela é arremessada de tal modo que simula escape. Este fato poderia gerar no predador a associação de padrão de advertência e dificuldade em segurar a presa.

Segundo GREENWOOD *et al.* (1981) e THOMPSON (1984b), presas de impalatabilidade moderada podem ser selecionadas ora apostaticamente, ora aposemáticamente. Presas de impalatabilidade moderada

podem ser tratadas como palatáveis ou impalatáveis dependendo da espécie de predador ou de seu limiar de fome em épocas de escassez de alimento. Este fato gera um balanço dinâmico de forças seletivas antagônicas, seleção apostática e aposemática, que favorecem o polimorfismo, especialmente o mimético Mulleriano, uma vez que *Chelymorpha cribraria* é rara.

Para OWEN (1970), o polimorfismo de modelos pode ser gerado por sobrecarga de mímicos Batesianos. Em áreas onde diminui a pressão de predadores visualmente orientados formas mais raras podem ser selecionadas por outros fatores (BRAKEFIELD & LIEBERT, 1985). Na área de vida da população de *Chelymorpha cribraria* há diversos modelos aposemáticos. A heterogeneidade espacial poderia favorecer os polimorfismos miméticos (PLOWRIGHT & OWEN, 1980; BROWN & BENSON, 1974).

A combinação da raridade (baixa densidade) da presa, de sua impalatabilidade moderada, seu mecanismo de escape, da heterogeneidade de modelos na área e da pressão de predadores visuais, provavelmente é responsável pelo polimorfismo cromático mimético Mulleriano de *Chelymorpha cribraria*.

V . CONCLUSÕES

Este estudo representa a primeira pesquisa realizada sobre a genética de um polimorfismo mimético estável sobre uma espécie aparentemente impalatável.

Nesta sessão estão relacionadas as conclusões mais gerais havendo outras, mais particulares, em "Resultados" e "Discussão".

- 1) *Chelymorpha cribraria* é uma espécie polimórfica, tendo diversos padrões cromáticos sido descritos como espécies distintas.
- 2) Na região de Campinas, São Paulo, o polimorfismo cromático é composto por oito fenótipos distintos, formando seis anéis miméticos bem definidos.
- 3) O padrão de coloração das diferentes formas cromáticas de *Chelymorpha* é dado pelo menos por cinco genes.
- 4) O padrão de herança dos caracteres cromáticos é tipicamente Mendeliano, exceto para pronoto variegado, provavelmente dado por um conjunto de genes. Todos estes caracteres não estão ligados ao sexo.
- 5) Há diferentes tipos de pronoto, que vão desde listado até todo claro, com apenas duas pintas. Esta gama de variação do pronoto foi aqui definida como pronoto "variegado".

- 6) Pronoto preto é dado por um gene epistático, e, quando está presente em sua forma recessiva, há expressão do caráter variegado do pronoto.
- 7) Em relação aos élitros há um gene com três alelos para as cores caramelo, vermelho sanguíneo e laranja. Estes élitros podem ter ornamentações de dois tipos: uma proveniente de deposição de melanina e outra da alteração de estrutura dos élitros. No primeiro caso há um gene com três alelos: moldurado, normal e pintado. No segundo caso, os élitros ou são normais, ou metálicos (dourados).
- 8) As características, cor do pronoto, cor e ornamentação dos élitros, estão ligadas e são segregadas como blocos gênicos.
- 9) Há indicações de que o polimorfismo deste Cassidíneo não seja mantido por heterose.
- 10) Foram encontrados no campo e no laboratório apenas oito fenótipos dos 36 possíveis, porque os genes estão no mesmo cromossomo e não há recombinação. Estes fenótipos correspondem a padrões cromáticos de outras espécies de besouros simpátricas.

- 11) Predadores visualmente orientados podem ser os responsáveis pela seleção e manutenção do polimorfismo de *E. cribraria*.
- 12) Os diferentes padrões cromáticos de *Chelymorpha cribraria* compoem associações miméticas Mullerianas, com várias espécies de besouros das famílias Coccinellidae e Chrysomelidae.
- 13) Todas as espécies de coleópteros estudadas são aposemáticas, exibem mecanismos comportamentais e químicos de defesa, aliados a dureza e coloração vistosa.
- 14) O grau de impalatabilidade das diferentes espécies de presa variou com as espécies de predador. Houve também variação individual dos predadores.
- 15) O comportamento dos predadores é fundamental na sobrevivência das presas aposemáticas. Diversas aves exibiram cautela, bicando e mandíbulando as presas delicadamente.
- 16) Além da impalatabilidade e coloração vistosa de presas aposemáticas, outros atributos como dureza, flexibilidade, formato do corpo e o comportamento da presa provavelmente são selecionados como um conjunto.

- 17) Como *Cheimorpha cribraria* tem impalatabilidade moderada e frequentemente sobrevive à manipulação por predadores devido à sua dureza e formato, tanto a seleção apostática quanto aposemática podem estar operando, gerando polimorfismo cromático.
- 18) Presas aposemáticas raras poderiam ser penalizadas, a menos que participem de anéis miméticos Mullerianos. Este fato, associado à heterogeneidade espacial de modelos na área de *Cheimorpha cribraria*, favoreceu a evolução e manutenção de seu polimorfismo.
- 19) Embora em animais aposemáticos seleção dependente de frequência favoreça o monomorfismo, em *Cheimorpha cribraria* há um conjunto de forças seletivas heterogêneas que favorecem o polimorfismo.
- 20) Predadores visualmente orientados, aliados a esta heterogeneidade de condições são os provavelmente os principais responsáveis pela evolução e manutenção do polimorfismo de *Cheimorpha cribraria*.

VI RESUMO

Cheylimorpha cribraria F. 1775. (Cassidinae, Chrysomelidae) é uma espécie polimórfica na região de Campinas, São Paulo. Os diferentes padrões cromáticos de *C. cribraria* foram descritos por outros autores como espécies distintas. No presente estudo estas espécies foram colocadas em sinonímia e seus epítetos passaram a caracterizar os diferentes padrões cromáticos.

Os diferentes padrões cromáticos são dados pela coloração do pronoto e coloração dos élitros. Estas características são controladas geneticamente por, pelo menos, cinco genes e seus alelos (até três). Estes genes estão fortemente ligados, sendo segregados em blocos gênicos, não tendo sido verificado nenhum caso de recombinação. A população de *C. cribraria* possui seis blocos gênicos, que combinados produzem 21 genótipos e oito fenótipos. A herança destes caracteres não está ligada ao sexo e é mendeliana, exceto para o caráter variegado do pronoto, que foi considerado como um caráter único no modelo de herança.

Os diferentes padrões de *C. cribraria* formam associações miméticas com outras espécies de Chrysomelidae e Coccinellidae simpátricas. Neste estudo foram realizados vários experimentos para verificar a impalatabilidade e mimetismo destas espécies de besouro, utilizando-se aranhas e aves como predadores experimentais. Os diferentes padrões de *C. cribraria* pertencem a seis anéis miméticos Mullerianos. Os indivíduos destas espécies de Coleóptero ou são de impalatabilidade 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, sua impalatabilidade moderada, e heterogeneidade espacial de modelos aposemáticos.

VI.2. SUMMARY

Chelymorphe cribraria F. 1775 (Cassidinae, Chrysomelidae) is a polymorphic species in Campinas, state of São Paulo (Brazil). The different color patterns of *C. cribraria* were described as different species by other authors. In the present study these species were grouped as synonyms and their epithetum were used to assign the corresponding color patterns.

The different forms of *C. cribraria* are given by the combination of the pronotum and elytra colorations. These characters are genetically controled by at least five genes and its alleles (maximun of three). These genes are strongly linked, segregating as genic blocs. No case of recombination was observed. The population of *C. cribraria* has six genic blocs and their combinations produce 21 genotypes and 8 phenotypes. The inheritance of these characters is not linked to sex and the mode of inheritance is mendellian, except for the variegate pattern of the pronotum, wich was considered to be one single character in this genetic model of inheritance.

The different patterns of *C. cribraria* are members of mimetic associations with other Chrysomelidae and Coccinelidae sympatric species.

In the present study various experiments were realized to verify the unpalatability and mimicry of the beetle species, using spiders and birds as experimental predators. The different patterns of *C. cribraria* belong to six Mullerian mimetic rings. These Coleoptera species have moderate or high unpalatability.

The polymorphism of *C. cribraria* seems to be selected by visually oriented predators, allied to a series of conditions, such as low prey density, its moderate unpalatability, and the spacial heterogeneity of aposematic beetle models.

VII - REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALCOCK, J. 1973. Bird avoidance of distasteful food. Am. Midl. Nat., 83: 307-313.
- ALLEN, J.A. 1972. Evidence for stabilising and apostatic selection by wild blackbirds. Nature, 237: 348-349.
- ALLEN, J.A. 1974. Further evidence for apostatic selection by wild passerine birds: training experiments. Heredity, 33: 361-373.
- ALLEN, J.A. 1976. Further evidence for apostatic selection by wild passerine birds: 9:1 experiments. Heredity, 36: 173-180.
- ALLEN, J.A. & CLARKE, B. 1968. Evidence for apostatic selection by wild passerines. Nature, 220: 501-502.
- ALLISON, A.C. 1954. Notes on sickle-cell polymorphism. Ann. Hum. Genet., 19: 39-57.
- ALLISON, A.C. 1956. The sickle-cell and haemoglobin C genes in some African Populations. Ann. Hum. Genet., 21: 67-89.
- ANDRÉN, C. & NILSON, C. 1981. Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus*. Biol. J. Linn. Soc., 15: 325-246.
- ARAVENA, R.O. & MATTA, A.B. 1926. Metamorphosis de um coleoptero del genero *Gratiana*. Rev. Soc. Ent. Arg., 1(1): 31-34.
- ARNOLD, D.A. & CROCKER, J. 1967. *Arctosa perita* (Latr.) from colliery spoil heaps in Warwickshire and Leiscestershire. Bull. Br. Spider Study Group, 35: 7-8.
- AYALA, F.J. & CAMPBELL, C.A. 1974. Frequency dependent selection. Ann. Rev. Ecol. Syst., 5: 115-138.
- BALSBAUGH, E.U. 1967. Possible mimicry between certain Carabidae and Chrysomelidae. Coleopt. Bull., 21: 139-140.
- BANTOCK, C.R. & HARVEY, P.H. 1974. Colour polymorphism and selective predation experiments. J. Biol. Educ., 8: 323-329.
- BARKER, J.F. 1960. Variation of chiasma frequency in and between natural populations of Acrididae. Heredity, 14: 211-214.

- BARKER, J.F. 1968. Polymorphism in a west African snail. Heredity,23: 81-98.
- BARKER, J.F. 1969. Polymorphism in a west African snail. Am. Nat.,103: 253-266.
- BARLOW, G.W. 1976. The midas cichlid in Nicaragua. In.: THORSON, T.B. (ed.) Investigation of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes. p.332-358. University of Nebraska Press, Lincoln.
- BARLOW, G.W. & BALLIN, P. 1976. Predicting and assessing dominance for size and coloration in the polychromatic midas cichlid. Anim. Behav.,24: 793-813.
- BARROWE, E. 1979. Life cycles, mating and color change in tortoise beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). The Coleopt. Bull.,33(1): 9-16.
- BARROWS, E.M.; ACQUAVELLA, A.P.; WEINSTEIN, P.J.S. & NOSAL, R.E. 1980. Response to novel food in captive, juvenile mockingbirds. Wilson Bull.,22: 399-402.
- BATES, H.W. 1862. Contributions to the insect fauna of the Amazon Valley, Lepidoptera: Heliconidae. Trans. Linn. Soc. Lond.,22: 495-566.
- BEATSON, R.R. 1976. Environmental and genetical correlates of disruptive coloration in the water snake, *Natrix sipedon sipedon*. Evolution,30: 241-252.
- BEGOSI, A. 1984. Hábitos alimentares e coloração de advertência em alguns alticíneos (Coleoptera: Chrysomelidae). Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Estado de São Paulo, 231 p.
- BELT, T. 1874. The naturalist in Nicaragua. London.
- BENGTSON, S.A. & HAGEN, R. 1975. Polymorphism in the two spot ladybird *Adalia bipunctata* in western Norway. Oikos,26: 328-331.
- BENGTSON, S.A. & HAGEN, R. 1977. Melanism in the two spot ladybird *Adalia bipunctata* in relation to climate in western Norway. Oikos,28: 16-19.
- BENHAM, B.R.; LONSDALE, D. & MUGGLETON, J. 1974. Is polymorphism in two spot ladybird an example of non-industrial melanism? Nature249: 179-180.
- BENSON, W.W. 1971. Evidence for the evolution of unpalatability through kin selection in the Heliconiinae. Am. Nat.,105: 213-226.

- BENSON, W.W. 1972. Natural selection for Mullerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. Science, 176: 936-939.
- BENSON, W.W. 1977. On the supposed spectrum between Batesian and Mullerian mimicry. Evolution, 31: 454-455.
- 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. pp.608-640. Columbia University Press, New York.
- BERRY, R.J. 1981. Mimicry 1981. Biol. J. Linn. Soc., 16: 1-3.
- 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. J. Appl. Evol., 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. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 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. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B., 281: 517-542.
- BLACKWELDER, R.E. 1946. Checklist of the Coleopterous insects of Mexico, Central America, the west Indies and south America. Bull. U.S. Nat. Mus. (Washington, D.C.), 1055(4): 733-757.
- BLUM, M.S.; WALLACE, J.B.; DUFFIELD, R.M.; BRAND, J.M. & SOKOLOSKI, E.A. 1978. Chrysolidial in the defensive secretion of the leaf beetle *Gastrophysa cyanea* Melsheimer. J. Chem. Ecol., 4: 47-53.
- BODMER, W. F. & PARSONS, P.A. 1962. Linkage and recombination in evolution. Advances in Genetics, 11: 1-100.
- BOHEMAN, C.H. 1850-1862. Monographia Cassididarum. Holmiae, Ex. Officina Norstedtiana. 4 vols.: 2017 pp.
- BOHEMAN; C.H. 1854. Monographia Cassididarum. Holmiae, Ex. Officina Norstedtiana. Tomus II. 506 pp.

- BOHEMAN, C.H. 1856. Nomenclature of coleopterous insects in the collection of the British Museum. 9 (Cassididae) 225 pp.
- BONDAR, G. 1922. Cultura e as pragas no cacoeiro no Estado da Bahia. Publ. Secr. Agr. Viac. Ind. Obr. Publ. Bahia: 38 p.
- BONDAR, G. 1926. O cacao. Parte II. Moléstias e inimigos do cacoeiro no Estado da Bahia. Imp. Oficial do Estado: 126 pp.
- BONDAR, G. 1929. O cascudinho dourado da Bahia. Notas biológicas sobre alguns cassidídeos da Bahia. Bol. Lab. Pathol. Veg., 8: 38-40.
- BOVEY, P. 1941. Contribution à l'étude génétique et biogéographique de *Zygaena ephialtes* L. (Lep., Zygaenidae). Revue Suisse Zool., 48: 1-90.
- BOVEY, P. 1942. Apparition de formes orangées dans un croisement interracial de *Zygaena ephialtes*. Arch. Julius Klaus-Stiff. Vereb. Forsch., 17: 432-433.
- BOVEY, P. 1948. Determinisme génétique des formes orange chez *Zygaena ephialtes* (L.). Arch. Julius Klaus-Stiff. Vereb. Forsch., 23: 499-502.
- BOVEY, P. 1950. Deux formes nouvelles de *Zygaena ephialtes* (L.) obtenues par croisement. Arch. Julius Klaus-Stiff. Vereb. Forsch., 23: 35-38.
- BOVEY, P. 1966. Le probleme des formes orange chez *Zygaena ephialtes*. Revue Suisse Zool., 73: 193-218.
- BOWERS, M.D. 1980. Unpalatability as a defense strategy of *Euphydryas phaeton* (Lepidoptera: Nymphalidae). Evolution, 34: 586-600.
- 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 hypothesis. Biol. J. Linn. Soc., 26: 243-267.
- BRAKEFIELD, P.M. & LIEBERT, T.C. 1985. Studies of colour polymorphism in some marginal populations of the aposematic jersey tiger moth *Callimorpha quadripunctaria*. Biol. J. Linn. Soc., 26: 225-241.

- BRANDON, R.A.; LABANICK, C.M. & HUNDEY, J.E. 1979. Relative palatability, defensive behavior, and mimetic relationship of red salamanders (*Pseudotriton ruber*), mud salamanders (*Pseudotriton montanus*), and red eft (*Notophthalmus viridescens*). *Herpetologica*, 35: 289-303.
- BRODIE, E.D., Jr. 1981. Phenological relationship of model and mimic salamanders. *Evolution*, 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, J.V.Z. 1958a. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. I. *Danaus plexippus* and *Limenitis archippus archippus*. *Evolution*, 12: 32-47.
- BROWER, J.V.Z. 1958b. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. II. *Battus philenor* and *Paillio troilus*, *P. polyxenes*, and *P. glaucus*. *Evolution*, 12: 123-136.
- BROWER, J.V.Z. 1958c. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part III. *Danaus gilippus berenice* and *Limenitis archippus floridensis*. *Evolution*, 12: 273-285.
- BROWER, J.V.Z. 1960. Experimental studies of mimicry. IV. The reactions of starlings to different proportions of models and mimics. *Amer. Natur.*, 94: 271-282.
- BROWER, J.V.Z. 1963. Experimental studies and evidence on the evolution of mimicry in butterflies. *Proc. Intern. Congr. Zool., 16th Washington*, 4: 156-161.
- BROWER, L.P. & BROWER, J.V.Z. 1962. Experimental studies of mimicry. VI. The reaction of toads (*Bufo terrestris*) to honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis vinetorum*). *Am. Nat.*, 96: 297-307.
- BROWER, L.P. & BROWER, J.V.Z. 1964. Birds, butterflies and plant poisons: a study in ecological chemistry. *Zoologica*, 46: 137-159.
- BROWER, L.P. & BROWER, J.V.Z. & COLLINS, C.T. 1963. Experimental studies of mimicry. VII. Relative palatability and Mullerian mimicry among Neotropical butterflies of the subfamily Heliconiinae. *Zoologica*, 48: 65-84.
- BROWER, L.P.; COOK, L.M. & CROZE, H.J. 1967. Predator responses to artificial Batesian mimics released in a neotropical environment. *Evolution*, 21: 11-23.

- BROWER, L.P.; POUCH, F.H. & MECK, H.R. 1970. Theoretical investigation of automimicry. I. Single trial learning. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 66: 1059-1066.
- BROWER, L.P.; RYERSON, W.N.; COPPINGER, L.L. & GLAZIER, S.C. 1968. Ecological chemistry and palatability spectrum. Science, 161: 1349-1351.
- BROWN, K.S., Jr. 1979. Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais. Tese Conc. Livre Docência, Campinas, pp. 265.
- BROWN, K.S., Jr. & BENSON, W.W. 1974. Adaptative polymorphism associated with multiple Mullerian mimicry in *Heliconius numata* (Lep., Nymph.). Biotropica, 6: 205-228.
- BROWN, K.S., Jr. & VASCONCELLOS NETO, J. 1976. Predation on aposematic ithomiine butterflies by tanagers (*Pipraeidea melanozona*). Biotropica, 8: 136-141.
- BRUCH, C. 1938. El cárido de las palmeras. Rev. Fac. Agron. La Plata, 23: 19-25.
- BRUSSARD, P.F. 1978. Ecological genetics: the interface. Springer Verlaq, N.Y.
- BULLINI, L.; SBORDONI, V. & REGAZZINI, P. 1969. Mimetismo Mulleriano in popolazioni italiane di *Zygaena epialthes* (Lepidoptera, Zygaenidae). Archivio Zoologico Italiano, 54: 181-214.
- BUTLER, A.G. 1868. The larvae of *Abraxus prossulariate* distateful to frogs. Ent. Month. Mag., 5: 131-132.
- BUTLER, A.G. 1869. Remarks upon certain caterpillars etc., which are unpalatable to their enemies. Trans. Ent. Soc. London, 1869: 27-229.
- BUZZI, Z.J. 1975a. Contribuição ao conhecimento da biologia de *Anacassis fuscata* (Klunq, 1829) (Coleoptera, Chrysomelidae). Rev. Brasil. Biol., 35(4): 764-774.
- BUZZI, Z.J. 1975b. Redescrição e bionomia de *Anacassis cribrum* (Klunq, 1829) (Coleoptera, Chrysomelidae). Acta Biol. Par., Curitiba., 4(1,2): 59-89.
- BUZZI, Z.J. 1976a. Contribuição ao conhecimento da biologia de *Zatrephina meticulousa* (Spaeth, 1909) (Coleoptera, Chrysomelidae). Rev. Brasil. Biol., 36(2): 381-395.

- BUZZI, Z.J. 1976b. Sobre a biologia de *Dorynota perizonata* (Germar, 1824). (Coleoptera, Chrysomelidae). *Dusenla*, 9(2): 41-46.
- BUZZI, Z.J. 1976c. Uma nova espécie de *Anacassis* do sul do Brasil (Coleoptera, Chrysomelidae). *Dusenla*, 9(3): 107-111.
- BUZZI, Z.J. 1977. Nota sobre a ontogenia de *Botanochara impressa* (Panzer, 1798) (Coleoptera - Chrysomelidae - Cassidinae). *Dusenla*, 10(4): 221-228.
- BUZZI, Z.J. 1980. Estágios imaturos de *Acromis nebulosa* (Boheman, 1854) (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). *Dusenla*, 12(2): 63-67.
- BYRNE, O.R. 1967a. Polymorphism in the Australian Acrididae. I. Inheritance of colour patterns in the plague locust, *Chortoicetes terminifera*. *Heredity*, 22: 561-568.
- BYRNE, O.R. 1967b. Polymorphism in the Australian Acrididae. II. Changes in colour pattern gene frequencies in the plague locust, *Chortoicetes terminifera*. *Heredity*, 22: 569-589.
- CAIN, A.J. 1953. Visual selection by tone in *Cepaea nemoralis* L. *J. Conch*, 23: 333-336.
- CAIN, A.J. & SHEPPARD, P.M. 1950. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Heredity*, 4: 275-294.
- CAIN, A.J. & SHEPPARD, P.M. 1954. Natural selection in *Cepaea*. *Genetics*, 39: 89-116.
- CAIN, A.J.; KING, J.M.B. & SHEPPARD, P.M. 1960. New data on the genetics of polymorphism in the snail *Cepaea nemoralis* L. *Genetics*, 45: 393-411.
- CALEF, E. 1957. Effect on linkage maps of selection of cross over between closely linked markers. *Heredity*, 11: 265-279.
- CALVERT, W.H.; HEDRICK, L.E. & BROWER, L.P. 1979. Mortality of the monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.): avian predation at five overwintering sites in Mexico. *Science*, 204: 847-851.
- CAMIN, J.H. & EHRLICH, P.R. 1958. Natural selection in water snakes (*Natrix sipedon* L.) on islands in Lake Erie. *Evolution*, 12: 504-511.

- CARPENTER, G.D.H. 1921. Experiments on the relative edibility of insects, with special reference to their coloration. Trans. Entomol. Soc. London, 1921: 1-105.
- CARROL, C.R. 1977. Besouros, parasitóides e *Ipomoea* (Convolvulaceae): um estudo sobre discriminação de hospedeiro. Acta Amazonica, 7(1): 15-22.
- CARROL, C.R. 1978. Beetles, parasitoids and tropical morning glories: a study in host discrimination. Ecol. Entomol., 3: 79-86.
- CARTER, M.A. 1968. Studies on *Cepaea*. II. Area effects and visual selection in *Cepaea nemoralis* (L.) and *Cepaea hortensis*. Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B., 253: 397-446.
- CASPARI, E. 1950. On the selective value of the alleles *Rt* and *rt* in *Epehstia kuhniella*. Am. Nat., 84: 367-380.
- CHITTENDEN, F.H. 1924. The arqus tortoise-beetle. J. Agric. Research, 26: 43-51.
- CLARKE, B. 1960. Divergent effects of natural selection on two closely related polymorphic snails. Heredity, 14: 423-443.
- 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.
- CLARKE, B. 1978. Some contributions of snails to the development of Ecological genetics. pp. 159-170. In.: BRUSSARD, P.F. (ed.) Ecological genetics: the interface. Springer-Verlag, N.Y.
- CLARKE, B.; ARTHUR, W.; HORSLEY, D.T. & PARKIN, D.T. 1978. Genetic variation and natural selection in pulmonate molluscs. pp. 219-270. In.: PEAKE, J. (ed.) The pulmonates. vol. 2. N.Y., Academic Press.
- CLARKE, B. & O'DONALD, P. 1964. Frequency dependent selection. Heredity, 19: 201-206.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1959a. The genetics of some mimetic forms of *Papilio dardanus*, Brown and *Papilio glaucus*, Linn. J. Genet., 56: 236-260.

- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1959b. The breeding in England of *Papilio dardanus*, Brown. Technique and some results. Entomologist, 92: 89-95.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1959c. The genetics of *Papilio dardanus*, Brown. I. Race *cenea* from South Africa. Genetics, 44: 1347-1358.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1960a. The genetics of *Papilio dardanus*, Brown. II. Races *dardanus*, *polytrophus*, *meseres* and *tribullus*. Genetics, 45: 439-457.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1960b. The genetics of *Papilio dardanus*, Brown. III. Race *antinaris* from Abyssinia and race *meriones* from Madagascar. Genetics, 45: 683-698.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1960c. The evolution of mimicry in the butterfly *Papilio dardanus*. Heredity, 14: 163-173.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1960d. Super-genes and mimicry. Heredity, 14: 175-185.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1962. The genetics of *Papilio dardanus*, Brown. IV. Data on race *ochracea*, race *flavicornis*, and further information on races *polytrophus* and *dardanus*. Genetics, 47: 909-920.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1963. Interactions between major genes and polygenes in the determination of the mimetic patterns of *Papilio dardanus*. Evolution, 17: 404-413.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1971. Further studies on the genetics of the mimetic butterfly *Papilio memnon* L. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., 263: 35-70.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1972. The genetics of the mimetic butterfly *Papilio polytes* L. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., 263: 431-458.
- CLARKE, C.A.; SHEPPARD, P.M. & THORNTON, I.W.B. 1960. The genetics of the mimetic butterfly *Papilio memnon* L. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., 254: 37-89.
- CLOUDSLEY THOMPSON, J.L. 1981. Comments on the nature of deception. Biol. J. Linn. Soc., 16: 11-14.
- COLLINS, C.T. & WATSON, A. 1983. Field observation of bird predation on neotropical moths. Biotropica, 15: 53-60.

- CONN, D.L.T. 1972. The genetics of mimetic colour polymorphism in the large narcissus bulb fly, *Merodon equestris* Fab. (Diptera: Syrphidae). Phil. Trans. Roy. Soc. London, 264: 353-402.
- COOK, L.M. & KING, J.M.B. 1966. Some data on the genetics of shell-character polymorphism in the snail *Arianta arbustorum*. Genetics, 53: 415-425.
- COOK, L.M. & MILLER, P. 1977. Density-dependent selection of polymorphic prey-some data. Am. Nat., 111: 594-598.
- COOK, L.M., BROWER, L.P. & ALCOCK, J. 1969. An attempt to verify mimetic advantage in a neotropical environment. Evolution, 23: 339-345.
- COPPINGER, R.P. 1969. The effect of experience and novelty on avian feeding behavior with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. I. Reactions of wild-caught adult blue jays to novel insects. Behaviour, 35: 45-60.
- 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. Reactions of naive birds to novel insects. Am. Nat., 106: 323-334.
- COTT, H.B. 1940. Adaptative coloration in animals. Methuen & Co. Ltd., London. 508 p.
- CREED, E.R. 1966. Geographic variation in the two-spot ladybirds in England and Wales. Heredity, 21: 57-72.
- CREED, E.R. 1971a. Ecological genetics and evolution. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- CREED, E.R. 1971b. Melanism in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata*, in Great Britain. In: CREED, E.R. (ed.) Ecological genetics and evolution. pp.134-151. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- CREED, E.R. 1971c. Industrial melanism in the two-spot ladybird and smoke abatement. Evolution, 25: 290-293.
- CREED, E.R. 1974. Two-spot ladybird as indicators of intense local air pollution. Nature, 249: 390-392.
- CROZE, H.T. 1970. Searching image in carrion crows. Z. Tierpsychol., 5: 1-85.
- CUENOT, L. 1896. Sur la saignée réflexe et les moyens de défense de quelques insectes. Arch. Zool. Exp. Gen., 4: 665-680.

- DARLINGTON, C.D. & MATHER, K. 1949. The elements of genetics. Allen & Unwin Ltd., London. 446 pp.
- DARLINGTON, P.J., Jr. 1938. Experiments on mimicry in Cuba; with suggestions for future study. Trans. Roy. Entom. Soc., 87: 681-695.
- DAVIES, N.B. & GREEN, R.E. 1976. The development and ecological significance of feeding techniques in the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*). Anim. Behav., 24: 213-229.
- DALOZE, D. & PASTEELS, J.M. 1979. Production of cardiac glycosides by chrysomelid beetles and larvae. J. Chem. Ecol., 5: 63-77.
- DASGUPTA J. & CHAKRAVARTI, A. 1972. Cytological study on the six species of Chrysomelidae (Insecta: Coleoptera). Curr. Sci., 41: 490-491.
- DEARN, J.M. 1981. Latitudinal cline in a color pattern polymorphism in the Australian grasshopper *Phaulacridium vittatum*. Heredity, 47: 111-119.
- DEROE, C. & PASTEELS, J.M. 1982. Distribution of adult defense glands in chrysomelids (Coleoptera: Chrysomelidae) and its significance in the evolution of defense mechanisms within the family. J. Chem. Ecol., 8: 67-82.
- DIXEY, F.A. 1908. On Mullerian mimicry and diaposematism. A reply to Mr. G. A. K. Marshall. Trans. Entomol. Soc. Lond., 1908: 559-583.
- DOBZHANSKY, T. 1933. Geographical variation in lady-beetles. Am. Nat., 67: 97-126.
- DOBZHANSKY, T. 1973. Genética do processo evolutivo. São Paulo, Polígono, Ed. Univ. São Paulo.
- DRYJA, A. 1959. Badania nad polimorfizmem Krasnika Zmiennego (*Zygona ephialtes* L.). Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, 1: 402.
- DUFFEY, S.S. Sequestration of plant natural products by insects. Ann. Rev. Entomol., 25: 447-477.
- EDMUNDS, M. 1969. Polymorphism in the mimetic butterfly *Hypolimnas misippus* L. in Ghana. Heredity, 24: 251-302.

- EDMUNDS, M. 1974. Defense in animals. Longman, Essex.
- EDMUNDS, M. 1981. On defining 'mimicry'. Biol. J. Linn. Soc., 16: 9-10.
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1952. Nahrungserwerb und Beuteschema der Erkröte (*Bufo bufo* L.). Behavior, 4: 1-36.
- EISNER, J. & GRANT, R.P. 1981. Toxicity, odor aversion and "olfactory aposematism". Science, 213: 476.
- EISNER, T. 1970. Chemical defense against predation in arthropods. pp.157-217. In.: SONDHEIMER, E. & SIMEONE, J.B. (eds.) Chemical ecology. Academic Press, New York.
- EISNER, T.; van TASSELL, E. & CARREL, J.E. 1967. Defensive use of a "fecal shield" by a beetle larva. Science, 158: 1471-1473.
- ELTON, R.A. & GREENWOOD, J.J.D. 1970. Exploring apostatic selection. Heredity, 25: 629-633.
- EMSLEY, M.G. 1964. The geographical distribution of the color-pattern components of *Heliconius erato* and *Heliconius melanone* with genetical evidence for the systematic relationships between the two species. Zoologica, 49: 254-286.
- ENDLER, J.A. 1978. A predator's view of animal color patterns. Evol. Biol., 11: 319-364.
- ENDLER, J.A. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. Evolution, 34: 76-91.
- ENDLER, J.A. 1981. An overview of the relationships between mimicry and crypsis. Biol. J. Linn. Soc., 16: 25-31.
- 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 in poeciliid 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.
- FIEBRIC, K. 1910. Cassiden und Cryptocephaliden Paraguays, ihre Entwicklungstadien und Schutzvorrichtungen. Zool. Jahrb., Suppl., 12: 161-264.

- FINK, L.S. & BROWER, L.P. 1981. Birds can overcome the cardenolide defence of monarch butterflies in Mexico. Nature, 291: 67-70.
- FINK, L.S.; BROWER, L.P.; WAIDE, R.B. & SPITZER, P.R. 1981. Overwintering monarch butterflies as food for insectivorous birds in Mexico. Biotropica, 15: 151-153.
- FISHER, R.A. 1927. On some objections to mimicry theory; statistical and genetic. Trans. R. Ent. Soc. Lond., 75: 269-278.
- 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+291pp.
- FORD, E.B. 1936. The genetics of *Papilio dardanus* Brown. Trans. Roy. Soc. London, 85: 435-460.
- FORD, E.B. 1953. The genetics of polymorphism in the Lepidoptera. Advanc. Genet., 5: 43-87.
- FORD, E.B. 1975. Ecological genetics. Chapman & Hall, London. 442 pp.
- FORD, H.A. 1971. The degree of mimetic protection gained by new partial mimics. Heredity, 26: 227-236.
- FRAZER, J.F.D. & ROTHSCHILD, M. 1960. Defense mechanisms in warningly coloured moths and other insects. Proc. 11th Congr. Entom. Symp., 4: 249-256.
- FREEMAN, T.N. 1958. The distribution of Arctic and Subarctic butterflies. Proc. 10th Congr. Entom., 1: 659-672.
- FREIRE, A.J.P. 1982. Flutuação na abundância e distribuição de *Gratiana spadicea* (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) em *Solanum sisymbriifolium* Lam. (Solanaceae). Dissertação de Mestrado, UFRGS, Porto Alegre. 154 p.
- FRERS, P. 1922. Metamorfosis de Coleopteros Argentinos. Physis (Buenos Aires), 5: 245-262.
- FRERS, P. 1925. Metamorfosis de Coleopteros Argentinos. Physis (Buenos Aires), 8: 82-93.

- FRIERO COSTA, F.A. 1984. Natalidade e mortalidade no estágio de ovo de uma população natural de *Gratiana spodicea* (Klung, 1929) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) em *Solanum sisymbriifolium* Lam. (Solanaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (RS). p.116
- FULLICK, T.G. & GREENWOOD, J.J.D. 1979. Frequency-dependent food selection in relation to two models. Am. Nat., 113: 762-765.
- GERSHENSON, S. 1945. Evolutionary studies on the distribution and dynamics of melanism in the hamster (*Ericetus cricetus* L.). I. Distribution of black hamster in the Ukranian and Bashkirian Socialist Republics. Genetics, 30: 207-232.
- GIBSON, D.O. 1980. The role of escape in mimicry and polymorphism: I. The response of captive birds to artificial prey. Biol. J. Linn. Soc., 14: 201-214.
- GIESEL, J.T. 1970. On the maintenance of a shell pattern and behavior polymorphism in *Acmacea digitalis*, a limpet. Evolution, 24: 98-119.
- GILL, A.E. 1977. Maintenance of polymorphism in an island population of the California vole, *Microtus californicus*. Evolution, 31: 512-525.
- GILL, P.D. 1979. Colour-pattern variation in relation to habitat in the grasshopper *Chorthippus brunneus* (Thunberg). Ecol. Entom., 4: 249-257.
- 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. Anim. Behav., 28: 879-899.
- GREENWOOD, J.J.D. 1969. Apostatic selection and population density. Heredity, 24: 157-161.
- GREENWOOD, J.J.D. & ELTON, R.A. 1979. Analysing experiments on frequency-dependent selection by predators. J. Anim. Ecol., 48: 721-737.
- GREENWOOD, J.J.D.; WOOD, E.M. & BATCHELOR, S. 1981. Apostatic selection of distasteful prey. Heredity, 47: 27-34.
- GRESSITT, J.L. 1952. The tortoise beetles of China (Chrys., Cas.). Proc. Calif. Acad. Sci., 27: 433-592.

- GUERRAZZI, M.Z. & BENSON, W.W. 1985. Associação entre palatabilidade e resistência a danos mecânicos em borboletas. Resumos de XII Congr. Bras. Zool., 156-157.
- GUILFORD, T. 1985. Is kin selection involved in the evolution of warning coloration? Oikos, 45: 31-36.
- HAAS, R. 1976a. Sexual selection in *Nothobranchius quatheri* (Pisces: Cyprinodontidae). Evolution, 20: 614-622.
- HAAS, R. 1976b. Behavioral biology of the annual killifish, *Nothobranchius quatheri*. Copeia, 1976: 80-91.
- HABIB, M.E.M. & VASCONCELOS NETO, J. 1979. Biological studies on *Botanochara impressa* Panzer, 1798 (Coleoptera; Chrysomelidae). Rev. Biol. Trop., 27(1): 103-110.
- HAGEN, D.W. & MOODIE, G.E.E. 1979. Polymorphism for breeding colors in *Gasterosteus aculeatus*. I. Their genetics and geographic distributions. Evolution, 33: 641-648.
- 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. Proc. Roy. Soc. B., 144: 217-220.
- HALDANE, J.B.S. 1962. The selection of double heterozygotes. J. Genet., 59: 125-128.
- HALKKA, O. 1962. Polymorphism in populations of *Philaenus spumarius* close to equilibrium. Ann. Acad. Sci. Fenn., 59: 1-22.
- HAPP, G.M. & EISNER, T. 1961. Hemorrhage in a Coccinellid beetle and its repellent effect on ants. Science, 134: 329-331.
- HARBORNE, J.B. 1982. Introduction to ecological biochemistry, 2nd edition. Academic Press, London.
- HARPER, G. & WHITTAKER, J.B. 1976. The role of natural enemies in the colour polymorphism of *Philaenus spumarius* (L.). J. Anim. Ecol., 45: 91-104.
- HARVEY, P.H. 1983. Why do some insects look pretty nasty? New Sci., 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.
- HARVEY, P.H.; JORDAN, C.A. & ALLEN, J.A. 1974. Selection behaviour of wild blackbirds at high prey densities. Heredity,32: 401-404.
- HARVEY, P.H.; BULL, J.J.; PEMBERTON, M. & PAXTON, R. 1982. The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: a family model. Am. Nat.,119: 710-719.
- HASIMOTO, H. 1960. Selection of crossover value between Striped and Yellow in the silkworm. 11th Conf. Tecniyne Sericicole Intern; Murci. (Espagna): 365-367.
- HEAL, J.R. 1979a. Colour patterns of Syrphidae: I. Genetic variation in the dronefly *Eristalis tenax*. Heredity,42: 223-236.
- HEAL, J.R. 1979b. Colour patterns of Syrphidae: II. *Eristalis intricarius*. Heredity,43: 229-238.
- HEAL, J.R. 1981. Colour patterns of Syrphidae: III. Sexual dimorphism in *Eristalis arbustorum*. Ecol. Entomol.,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.
- HELLER, J. 1979. Visual versus non-visual selection of shell colour in a Israeli freshwater snail. Oecologia (Berl.),44: 98-104.
- HELLER, J. 1981. Visual versus climatic selection in the land snail *Theba pisana* in Israel. Journal of Zoology,194: 85-101.
- HELLER, J. & VOLOKITA, M. 1981. Shell-banding polymorphism of the land snail *Xeropicta vestalis* along the coastal plain of Israel. Biol. J. Linn. Soc.,16: 279-284.
- HERRERA, C.M. 1985. Aposematic insects as six-legged fruits: incidental short-circuiting of their defense by frugivorous birds. Am. Nat.,126: 286-293.
- HINCKS, W.D. 1950. The Spaeth collection of Cassidinae (Coleoptera, Chrysomelidae). Ent. Mo. Mag.,86: 144-146.
- HINCKS, W.D. 1952. The genera of the Cassidinae (Coleoptera, Chrysomelidae). Trans. R. Ent. Soc. London,103: 327-359.

- HINTON, H.E. 1976. Colour changes. pp.389-412. In.: CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. & MacDONALD, A.G. (eds.) Environmental physiology of animals. Blackwell Scientific, London.
- HOFFMANN, R.J. 1978. Environmental uncertainty and evolution of physiological adaptation in *Colias* butterflies. Am. Nat., 112: 99-1015.
- HOLLANDE, A.Ch. 1911. L'autohémorrhée ou le rejet du sang chez les insectes. Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp., 13: 171-318.
- HOLLANDER, M. & WOLFE, D.A. 1973. Non-parametric statistical method. New York, John Willey & Sons.
- HOLLING, C.S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. Mem. Ent. Soc. Can., 45: 1-60.
- 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. J. Anim. Ecol., 48: 483-490.
- HOSINO, Y. 1940. Genetical studies on the pattern types of the lady bird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas. J. Genetics, 40: 215-228.
- HUBBARD, S.F.; COOK, R.M.; GLOVER, J.G. & GREENWOOD, J.J.D. 1982. Apostatic selection as an optimal foraging strategy. J. Anim. Ecol., 51: 625-633.
- HUHEEY, J.E. 1961. Studies in warning coloration and mimicry. III. Evolution of Mullerian mimicry. Evolution, 15: 567-568.
- HUHEEY, J.E. 1964. Studies in warning coloration and mimicry. IV. A mathematical model of model-mimic frequencies. Ecology, 45: 185-188.
- HUHEEY, J.E. 1976. Studies in warning coloration and mimicry. VII. Evolutionary consequences of a Batesian-Mullerian spectrum: a model for Mullerian mimicry. Evolution, 30: 86-93.
- HUHEEY, J.E. 1980. Batesian and Mullerian mimicry: semantic and substantive differences of opinion. Evolution, 34: 1212-1215.
- 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.

- JEFFORDS, M.R.; STERNBURG, J.G. & WALDBAUER, G.P. 1979. Batesian mimicry: field demonstration of the survival value of pipivine swallowtail and monarch color patterns. Evolution,33: 275-286.
- JOHKI, Y. & HIDUKA, T. 1974. Function of the "warning coloration" in larvae of a diurnal moth, *Pachria sinica*, Moore (Lepidoptera: Zygaenidae). Appl. Ent. Zool.,14: 164-172.
- JOHNSON, G.B. 1973. Enzyme polymorphism and biosystematics: the hypothesis of selective neutrality. Ann. Rev. Ecol. Syst.,4: 93-116.
- JOHNSON, G.B. 1974. Enzyme polymorphism and metabolism. Science,184: 28-37.
- JONES, F.M. 1932. Insect coloration and the relative acceptability of insects to birds. Trans. R. Entomol. Soc. London,80: 345-385.
- JONES, J.S.; BRISCOE, D.A. & CLARKE, B. 1974. Natural selection on the polymorphic snail *Hydrobia striolata*. Heredity,33: 102-106.
- JONES, J.S.; LEITH, B.H. & RAWLINES, P. 1977. Polymorphism in *Cepaea*: a problem with too many solutions? Ann. Rev. Ecol. Syst.,8: 109-143.
- 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. Ann. Rev. Ent.,6: 245-262.
- KETTLEWELL, H.B.D. 1961b. Geographical melanism in the Lepidoptera of Shetland. Heredity,16: 393-402.
- KIMURA, M. 1956. A model of a genetic system which leads to closer linkage by natural selection. Evolution,10: 278-287.
- KOJIMA, K. & SCHAFER, H.E. 1964. Accumulation of epistatic gene complexes. Evolution,18: 127-129.
- KONAI, T. 1954. An actual instance of microevolution observed in an insect population. Proc. Japan Acad.,30: 970-975.
- KONAI, T. & EMURA, S. 1955. A study of population genetics on the polymorphic land snail *Bradybaena similaris*. Evolution,9: 400-418.

- KOMAI, T. & EMURA, S. 1955. A study of population genetics on the polymorphic land snail *Bradybaena similaris*. Evolution, 9: 400-418.
- KOMAI, T. & HOSINO, Y. 1951. Contributions to the evolutionary genetics of the lady beetle *Harmonia*. II. Microgeographic variations. Genetics, 36: 382-390.
- KOMAI, T.; CHINO, M. & HOSINO, Y. 1950. Contributions to the evolutionary genetics of the lady beetle *Harmonia*. I. Geographic and temporal variations in the relative frequencies of the elytral pattern type and in the frequency of elytral ridge. Genetics, 35: 589-601.
- KOSIOR, A. 1975. Biology, ecology and economic importance of *Cassids* (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) of the Ojców National Park. Acta Zool. Cracow, 20: 251-292.
- LAWTON, J.H.; BEDDINGTON, J.R. & BONSER, R. 1974. Switching in invertebrate predators. In: Ecology Stability, ed. USHER, M.B. & WILLIAMSON, M.H., pp. 141-158. Chapman & HALL, London.
- 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 pendaria*, 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. J. Anim. Ecol., 44: 67-83.
- LEES, D.R.; CREED, E.R. & DUCKETT, J.G. 1973. Atmospheric pollution and industrial melanism. Heredity, 30: 227-232.
- LEWIS, G. 1975. Shell polymorphism in the snail *Cochlicella acuta* (Muller) and some data on its genetics. Biol. J. Linn. Soc., 7: 147-160.
- LEWIS, G. 1977. Polymorphism and selection in *Cochlicella acuta*. Phil. Trans. R. Soc. Ser. B, 276: 399-451.
- LI, C.C. 1962. On "reflexive selection". Science, 136: 1055-1056.
- LIMA, A. da COSTA 1914. Nota relativa ao Cassidideo *Omoelata callidipennis* (Dejean). Mem. Inst. Osw. Cruz, 6: 112-145.

- LIMA, A. da COSTA 1955. Coleópteros. In: LIMA, da COSTA Insetos do Brasil. 9º tomo, cap. XXIX, 3ª parte. Escola Nacional de Agronomia, Série Didática vol. 11. 289 pp.
- LINDROTH, C.C. 1971. Disappearance as a protective factor. A supposed case of Batesian mimicry among beetles (Coleoptera; Carabidae and Chrysomelidae). Entomol. Scand., 2: 41-48.
- MAJERUS, M.E.N. 1981. The inheritance and maintenance of the melanic form *niqrescens* of *Pachynemia hippocastanaria* (Lepidoptera: Ennominae). Ecol. Entomol., 6: 417-422.
- MACKIE, D.W. 1960. *Ostearius melanopygius* (O.P.C.). Bull. Br. Spider Study Group, 8: 3-4.
- MACKIE, D.W. 1964. A melanic form of *Salticus scenicus* (Clerck). Bull. Br. Spider Study Group, 24: 4.
- MACKIE, D.W. 1965. An enquiry into the habits of *Drapetisca socialis* (Sund.). Bull. Br. Spider Study Group, 27: 4-6.
- MANLY, B.F.J. 1973. A linear model for frequency-dependent selection by predators. Research in Population Ecology, 14: 137-150.
- MANLY, B.F.J. 1974. A model for certain types of selection experiments. Biometrics, 30: 281-294.
- MANLY, F.J.; MILLER, P. & COOK, L.M. 1972. Analysis of a selective predation experiment. Am. Nat., 106: 719-736.
- MANNA, C.K. & LAHIRE, M. 1972. Chromosome complement and meiosis in forty-six species of Coleoptera. Chrom. Inform. Serv., 13: 9-11.
- MANSON, 1929. Transient color changes in the tortoise beetles (Col., Chrys.). Ent. News, 40: 52-56.
- MARQUES, L.A.A. 1932. Insetos daninhos a batata doce, seus hábitos e os meios de combatê-los. O Campo, 3(1): 44-48; (2): 33-37 e Bol. Inst. Biol. Def. Agr., vol. 9. 45pp.
- MATHEWS, E.C. 1977. Signal based frequency-dependent defense strategies and the evolution of mimicry. Am. Nat., 111: 213-222.
- MAW, M.G. 1976. Biology of the tortoise beetle, *Cassida hemisphaerica* (Coleoptera: Chrysomelidae), a possible biological control agent for bladder campion, *Silene cucubalus* (Caryophyllaceae), in Canada. Can. Entom., 108(9): 945-954.

- MAYR, E. 1963. Animal species and evolution. Harvard University Press.
- McKAYE, K.R. & BARLOW, G.W. 1976. Competition between color morphs of the midas cichlid, *Cichlasoma citrinellum*, in Lake Jilola, Nicaragua. p.465-475. In: THORSON, T.B. (ed.). Investigation of the Ichthyofauna of Nicaraguan lakes. University of Nebraska Press, Lincoln.
- McPHAIL, J.D. 1969. Predation and the evolution of a stickleback (*Gasterosteus*). J. Fish. Res. Board Canada, 26: 3183-3208.
- MERRELL, D.J. 1981. Ecological genetics. Longman, London.
- MEYER, A. 1986. Changes in behavior with increasing experience with a novel prey in fry of Central American cichlid, *Cichlasoma managuense* (Teleostei: Cichlidae). Behavior, 98: 145-167.
- MILSTEAD, W.W.; RAND, A.S. & STEWART. 1974. Polymorphism in cricket frogs: an hypothesis. Evolution, 28: 489-490.
- MOMENT, C.B. 1962. Reflexive selection: a possible answer to an old puzzle. Science, 136: 262-263.
- MONTE, D. 1932. Alguns cassidideos pragas da batata doce. Bol. Agr. Zool. Vet. Bello Horizonte, 5(4): 43-46.
- MOODIE, G.E.E. 1972. Predation, natural selection and adaptation in an unusual threespine stickleback. Heredity, 28: 155-167.
- MOOK, J.H.; MOOK, L.J. & HEIKENS, H.S. 1960. Further evidence for the role of "searching images" in the hunting behaviour of titmice. Arch. Néerl. Zool., 13: 448-465.
- MORRELL, G.M. & TURNER, J.R.G. 1970. Experiments on mimicry: I. The response of wild birds to artificial prey. Behavior, 36: 116-130.
- MOSTLER, G. 1935. Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry. Z. Morph. Ökol. Tiere, 29: 381-454.
- MOYER, S.E. 1964. Selection for modification of recombination frequency of linked genes. Diss. Abstr., 25: 1508-1509.
- MUELLER, H.C. 1971. Oddity and specific searching image more important than conspicuousness in prey selection. Nature, 233: 345-346.

- MUGGLETON, J. 1978. Selection against the melanic morphs of *Adalia bipunctata* (two spot ladybird): a review and some new data. Heredity,40: 269-280.
- MUGGLETON, J.; LONSDALE, D. & BENHAM, B.R. 1975. Melanism in *Adalia bipunctata* L. (Col., Coccinellidae) and its relationship to atmospheric pollution. J. Appl. Ecol.,12: 451-464.
- MUIR, F. & SHARP, D. 1904. On the egg cases and early stages of some Cassididae. Trans. R. Ent. Soc. Lond.,1: 1-23.
- MULLER, F. 1878. Ueber die Vortheile der Mimicry bei Schmetterlingen. Zool. Anz.,1: 54-55.
- MULLER, F. 1879. *Ituna* and *Thyridia*; a remarkable case of mimicry in butterflies. Trans. Roy. Entom. Soc.,1879: XX-XXIX.
- MURDOCH, W.W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. Ecol. Monogr.,39: 335-354.
- MURDOCH, W.W.; & MARKS, J.R. 1973. Predation by coccinellid beetles: experiments on switching. Ecology,54: 160-167.
- MURDOCH, W.W.; & DATEN, A. 1975. Predation and population stability. Advances in Ecological Research,9: 1-131.
- MURRAY, J. 1975. The genetics of the Mollusca. In: KING, J.C. Handbook of genetics. N.Y., Academic Press.
- MURRAY, J. & CLARKE, B. 1976. Supergenes in polymorphic land snails. I. *Partula taeniata*. Heredity,37: 253-269.
- MURTON, R.K. 1971. The significance of specific search image in the feeding behavior of the wood pigeon. Behavior,40: 10-42.
- NABOURS, R.K. 1929. The genetics of the Tetrigidae (grouse locusts). Bibliogr. Genet.,5: 27-104.
- NABOURS, R.K.; LARSON, I. & HARTWIG, C.N. 1933. Inheritance of color-pattern in the grouse locust *Acradium arenosum* Burmeister (Tetrigidae). Genetics,10: 159-171.
- NEVILLE, A.C. 1977. Metallic gold and silver colours in some insect cuticles. J. Insect Physiol.,23: 1267-1274.
- NEVO, E. 1973. Adaptive color polymorphism in cricket frogs. Evolution,27: 353-367.

- NUR, U. 1970. Evolutionary rates of models and mimics in Batesian mimicry. Am. Nat., 104: 477-486.
- OLIVEIRA, P.S. 1985. On the mimetic association between nymphs of *Hyalymenus* spp. (Hemiptera: Alydidae) and ants. Zool. J. Lin. Soc., 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. Am. Nat., 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). Proc. Zool. Soc. Lond., 144: 361-381.
- OWEN, D.F. 1966. Animal Ecology in Tropical Africa. San Francisco, W.H. Freeman.
- OWEN, D.F. 1970. Mimetic polymorphism and the palatability spectrum. Oikos, 21: 333-336.
- OWEN, D.F. & REID, J.C. 1986. The white snails of Africa: the significance of man in the maintenance of a striking polymorphism. Oikos, 46: 267-269.
- OWEN, D.F. & WEIGERT, R.G. 1962. Balanced polymorphism in the meadow spittlebug, *Philaenus spumarius*. Am. Nat., 96: 353-359.
- PALMER, R. 1979. Fish predation and the evolution of gastropod shell sculpture: experimental and geographic evidence. Evolution, 33: 697-713.
- PAPAGEORGIS, C. 1975. Mimicry in Neotropical butterflies. Am. Sci., 63: 522-532.
- PARKIN, D.T. 1971. Visual selection in the land snail *Arianta arbustorum*. Heredity, 26: 35-47.

- PARKIN, D.T. 1972. Climatic selection in the land snail *Arianta arbustorum* in Derbyshire, England. Heredity, 28: 49-56.
- PARKIN, D.T. 1973. A further example of natural selection of phenotypes of the land snail *Arianta arbustorum* (L.). Biol. J. Linn. Soc., 5: 221-233.
- PARSONS, P.A. 1958. Selection for increased recombination in *Drosophila melanogaster*. Am. Nat., 92: 255-256.
- PARSONS, P.A. & MCKENZIE, J.A. 1972. The ecological genetics of *Drosophila*. Evol. Biol., 5: 87-132.
- PASTEELS, J.M. & DALOZE, D. 1977. Cardiac glycosides in the defensive secretion of chrysomelid beetles: Evidence for their production by the insects. Science, 197: 70-72
- PASTEELS, J.M.; GRÉGOIRE, J.C. & ROWELL-RAHIER, M. 1983. The chemical ecology of defense in arthropods. Ann. Rev. Entomol., 28: 263-289.
- PASTEELS, J.M.; DALOZE, D.; van DORSSER, W. & ROBA, J. 1979. Cardiac glycosides in the defensive secretion of *Chrysolina herbacea* (Coleoptera; Chrysomelidae). Identification, biological role and pharmacological activity. Comp. Biochem. Physiol., 63C: 117-121.
- PASTEELS, J.M.; DEROE, C.; TURSCH, C.; BRAEKMEN, J.C.; DALOZE, D. & HOOTELE, C. 1973. Distribution et activités des alcaloïdes défensifs des Coccinellidae. J. Insect Physiol., 19: 1771-1784.
- PAULSON, D.R. 1973. Predator polymorphism and apostatic selection. Evolution, 27: 269-277.
- PAYNE, R.B. 1967. Interspecific communication signals in parasitic birds. Am. Nat., 101: 363-375.
- PETITPIERRE, E. 1977. A chromosome survey of five species of Cassidinae (Coleoptera. Chrysomelidae). Cytobios, 18: 135-142.
- PETITPIERRE, E. 1985. New chromosomal findings on the Cassidinae (Coleoptera. Chrysomelidae). Chrom. Inf. Serv., 32: 19-21.
- PHILLIPS, W.W.A. 1931. The food of the Ceylon slender loris (*Loris tardigradus*) in captivity. Spolia Zeylanica, 16: 205-208.
- PLATT, A.P.; COPPINGER, R.P. & BROWER, L.P. 1971. Demonstration of the selective advantage of mimetic *Limnitis* butterflies presented to caged avian predators. Evolution, 25: 692-701.

- 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 northern England. Heredity, 42: 133-142.
- POPESCU, C.; BROADHEAD, E. & SHORROCKS, B. 1978. Industrial melanism in *Mesopsocus unipunctatus* (Mull.) (Psocoptera) in northern England. Ecol. Entomol., 3: 209-219.
- POPHAM, E.J. 1941. The variation in the color of certain species of *Arctocoris* (Hemiptera: Corixidae) and its significance. Proc. Zool. Soc. Lond. A., 111: 135-172.
- POPHAM, E.J. 1942. Further experimental studies on the selective action of predators. Proc. Zool. Soc. Lond. A., 112: 105-117.
- POUGH, F.H.; BROWER, L.P.; MECK, H.R. & RUSSEL, R. 1973. Theoretical investigations of automimicry: multiple trial learning and the palatability spectrum. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 70: 2261-2265.
- POULTON, E.B. 1884. Notes upon, or suggested by, the colours, and protective attitudes of certain lepidopterous larvae and pupae, and of phytophagous hymenopterous larvae. Trans. Ent. Soc. Lond. (1884): 15-56.
- PRICE, P.W. 1975. Insect ecology. John Wiley & Sons, N.Y.
- RABAUD, E. 1920. Notes sommaires sur la biologie de Cassides, III - La formation du paquet stercoral. Bull. Soc. Ent. Fr., 173-174.
- RAND, A.S. 1967. Predator-prey interactions and evolution of aspect diversity. Atas do Simpósio Sobre a Biota Amazônica, 55: 73-83.
- RAWAT, R.R. & MODI, B.N. 1972. Preliminary study on the biology and natural enemies of tortoise beetle, *Docassida pudibunda* Boh. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) in Madhya Pradesh. Indian J. Agric. Sci., 42(9): 854-856.
- REICHL, E.R. 1958. *Zygaena ephialtes* L.: I. Formenverteilung und Rassen Grenzen im niederösterreichischen Raum. Zeit. Wien. Ent. Ges., 43: 250-265.

- REICHL, E.R. 1959. *Zygaena ephialtes* L.: II. Versuch einer Deutung der Rassen und Formenverteilung auf populationsgenetischer. Zeit. Wien. Ent. Ges., 44: 50-64.
- RETTENMEYER, C.W. 1970. Insect mimicry. Ann. Rev. Entomol., 15: 43-74.
- RICHARDS, O.W. An introduction to the study of polymorphism in insects. In: KENNEDY, J.S. (ed.) Insect polymorphism. Symp. 1 R. Entom. Soc. London.
- RICKLEFS, R.E. 1973. Ecology. Chiron, Newton, Massachussets.
- RICKLEFS, R.E. & O'ROURKE, K. 1975. Aspect diversity in moths: a temperate-tropical comparison. Evolution, 29: 313-324.
- ROBINSON, M.H. 1969. Predatory behavior of *Argiope argentata*. Am. Zool., 9: 161-173.
- ROBINSON, M.H. 1981. A stick is a stick and not worth eating: on the definition of mimicry. Biol. J. Linn. Soc., 16: 15-20.
- ROBINSON, M.H. & MIRICK, H. 1971. The predatory behavior of the golden-web spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae). Psyche, 78: 123-139.
- ROBINSON, M.H. & ROBINSON, B. 1973. Ecology and behaviour of the giant wood spider *Nephila maculata* (Fabricius) in New Guinea. Smithsonian Contributions Zool., 149: 1-76.
- ROESKE, C.N.; SEIBER, J.N.; BROWER, L.P. & MOFFITT, C.M. 1976. Milkweed cardenolides and their comparative processing by monarch butterflies (*Danaus plexippus* L.). pp.93-167. In: WALLACE, J.W. & MANSELL, R.L. (ed.) Biochemical interactions between plants and insects. vol.10, Recent advances in phytochemistry. Plenum Press, N.Y.
- ROLAND, J. 1978. Variation in spectral reflectance of alpine and arctic *Colias* (Lepidoptera: Pieridae). Can. J. Zool., 56: 1447-1453.
- ROLAND, J. 1982. Melanism and activity of Alpine *Colias* (Lepidoptera: Pieridae). Oecologia (Berl.), 53: 214-221.
- ROLSTON, L.H.; MAYES, R.; EDWARDS, P. & WINGFIELD, M. 1965. Biology of the eqqplant Tortoise beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). J. Kang. Ent. Soc., 38(4): 362-366.

- ROTHSCHILD, M. 1961. Defensive odours and Mullerian mimicry among insects. Trans. R. Ent. Soc. Lond., 113: 101-121.
- ROTHSCHILD, M. 1963. Is the Buff Ermine a mimic of the white Ermine? Proc. R. Entomol. Soc. Lond., Series A, 38: 159-164.
- ROTHSCHILD, M. 1964. An extension of Dr. Lincoln Brower's theory on bird predation and food specificity, together with some observations on bird memory in relation to aposematic colour pattern. Entomologist, 97: 73-78.
- ROTHSCHILD, M. 1972a. Colour and poisons in insect protection. New Scientist, 11: 318-320.
- ROTHSCHILD, M. 1972b. Some observations on the relationship between plants, toxic insects and birds. In.: HARBORNE, J.B. (ed.) Phytochemical ecology. pp. 1-12, Academic Press, London.
- ROTHSCHILD, M. 1972c. Secondary plant substances and warning coloration in insects. In.: van EMDEN, H.F. (ed.) Insect/plant relationships. pp. 59-83. Symp. R. Ent. Soc. Lond., vol. 6, John Wiley & Sons, New York.
- ROTHSCHILD, M. 1984. Aide mémoire mimicry. Ecological Entomology, 9: 311-319.
- ROTHSCHILD, M. & FORD, E.B. 1968. Warning signals from a starling (*Sturnus vulgaris*) observing a bird rejecting impalatable prey. Ibis, 110: 104-105.
- ROTHSCHILD, M. & KELLETT, D. 1972. Reactions of various predators to insects storing heart poisons. J. Ent. A, 46: 103-110.
- ROTHSCHILD, M. & LANE, C. 1960. Warning and alarm signals by birds seizing aposematic insects. Ibis, 102: 328-330.
- ROTHSCHILD, M.; von EUW, J. & REICHSTEIN, T. 1970. Cardiac glycosides in the Oleander aphid *Aphis nerii*. J. Insect Physiol., 16: 1141-1145.
- De SANTIS, L. 1949. Nota sobre um parasito de larvas de *Chelysophus indigitata*. Not. Mus. La Plata, 14 (Zool.): 123.
- SARGENT, T.D. 1971. Melanism in *Phidalia litae* (Cramer) (Lepidoptera: Geometridae). J. N. Y. Entomol. Soc., 79: 122-129.
- SAVORY, T. 1970. Arachnida. London, Academic Press.

- SBORDONI, V. & BULLINI, L. 1971. Further observations on mimicry in *Zygaena ephialtes* (Lepidoptera: Zygaenidae). Fragmenta Entomologica, 8: 49-56.
- 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. Ecol. Entomol., 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. Trans. R. Ent. Soc. Lond., 127: 163-169.
- SCHOENER, T. W. & SCHOENER, A. 1976. The ecological context of female pattern polymorphism in the lizard *Anolis saepei*. Evolution, 30: 650-658.
- SCHUBART, D.; AGUIRRE, A.C. & SICK, H. 1965. Contribuição para o conhecimento da alimentação das aves brasileiras. Arquivos de Zoologia, 12: 95-249.
- SCHULTZ, J. C. 1981. Adaptative changes in antipredator behavior of a grasshopper during development. Evolution, 35: 175-179.
- SELANDER, R.K. & JOHNSON, W.E. 1973. Genetic variation among vertebrate species. Ann. Rev. Ecol. Syst., 4: 75-91.
- SHEPPARD, P.M. 1951. Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.). Heredity, 5: 125-134.
- SHEPPARD, P.M. 1952b. Natural selection in two colonies of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. Heredity, 6: 233-238.
- SHEPPARD, P.M. 1953. Polymorphism, linkage and the blood groups. Amer. Natur., 87: 293-294.
- SHEPPARD, P.M. 1961. Recent genetical work on polymorphic mimetic *Papilio*s. In: KENNEDY, J.S. (ed.) Insect polymorphism. pp. 20-29. Symposia Roy. Entomol. Soc. Lond. 1.
- SHEPPARD, P.M. 1962. Some aspects of geography, genetics and taxonomy of a butterfly. In: NICHOLS, D. (ed.) Taxonomy and geography. pp. 135-152. Syst. Ass. Publ. 4, Oxford.
- SHEPPARD, P.M. 1969. Evolutionary genetics of animal populations: the study of natural populations. Proc. XII Int. Congr. Genet., 3: 271-279.

- SHEPPARD, P.M. & TURNER, J.R.C. 1977. The existence of Mullerian mimicry. *Evolution*, 31: 452-453.
- SHEPPARD, P.M.; TURNER, J.R.C.; BROWN, K.S.; BENSON, W.W. & SINGER, M.C. Genetics and the evolution of Mullerian mimicry in *Heliconius* butterflies. *Phil. Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 308: 433-613.
- SHETTLEWORTH, S.J. 1972. The role of novelty in learned avoidance of unpalatable "prey" by domestic chicks (*Gallus gallus*). *Anim. Behav.*, 20: 29-35.
- SICK, H. 1985. *Ornitologia brasileira, uma introdução*. vol.1 Brasília, Editora da Univ. de Brasília. 481 p.
- SIEBERT, M.W. 1975. Candidates for the biological control of *Solanum elaeagnifolium* Cav. (Solanaceae) in South Africa. I. Laboratory studies on the biology of *Gratiana lutescens* (Boh.) and *Gratiana pallidula* (Boh.) (Coleoptera: Cassidinae). *J. Ent. Soc. Sth. Afr.*, 38(2): 297-304.
- SILLÉN-TULLBERG, B. 1985. Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia (Berlin)*, 67: 411-415.
- SILLÉN-TULLBERG, B. & BRYANT, E.H. 1983. The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: an individual selection model. *Evolution*, 37: 993-1000.
- SILLÉN-TULLBERG, B.; WIKLUND, C. & JARVI, T. 1982. Aposematic coloration in adults and larvae of *Lygaeus equestris* and its bearing on Mullerian mimicry: an experimental study on predation on living bugs by the great tit *Parus major*. *Oikos*, 39: 131-136.
- SILVA, A.G. da; GONÇALVES, C.R.; GALVÃO, D.M.; GONÇALVES, A.J.L.; GOMES, J.; SILVA, M.N. & SIMONI, L. *Quarto catálogo dos insetos que vivem nas plantas do Brasil. Seus parasitas e predadores*. Rio de Janeiro, Ministério da Agricultura. 622 pp.
- SMITH, D.A.S. 1971. Polymorphism and population density in *Donax rugosus* (Lamellibranchiata: Donacidae). *J. Zool. Lond.*, 164: 429-442.
- SMITH, D.A.S. 1976. Phenotypic diversity, mimicry and natural selection in the African butterfly *Hypolimnas misipheus* L. (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 8: 183-204.
- SPAETH, F. 1909. Kritische studien über *Chelymorpha* Boh. und die verwandten Gattungen, (Col.). *Deutsch. Ent. Zeitscher*, 1909: 715-733.

- STEWART, R.C. 1976. Experiments on resting side selection by the typical and melanic forms of the moth *Allophyes oxyacantae* (Caradrinidae). J. Zool. Lond., 176: 107-115.
- STEWART, R.C. 1977a. Multivariate analysis of variation within the insularia complex of the moth *Biston betularia*. Heredity, 39: 97-109.
- STEWART, R.C. 1977b. Melanism and selective predation in three species of moth. J. Anim. Ecol., 46: 483-496.
- STEWART, R.C. 1977c. Industrial and non-industrial melanism in the peppered moth *Biston betularia* (L.). Ecol. Entomol., 2: 231-243.
- STILES, E.W. 1979. Evolution of color patterns and pubescence characteristics in male bumblebees: automimicry vs. thermoregulation. Evolution, 33: 941-957.
- STILING, P.D. 1980. Colour polymorphism in nymphs of the genus *Eupteryx* (Hemiptera: Cicadellidae). Ecol. Entomol., 5: 175-178.
- SUGAWARA, F.; MATSUDA, K.; KOBAYASHI, A. & YAMASHITA, K. 1979a. Defensive secretion of chrysomelid larvae *Gastrophysa atrocyanea* Motschubsky and *Phaedon brassicae* Baly. J. Chem. Ecol., 5: 635-645.
- SUGAWARA, F.; MATSUDA, K.; KOBAYASHI, A. & YAMASHITA, K. 1979b. Defensive secretion of chrysomelid larvae *Linnaeidea aenea* Linné and *Plagioderia versicolora distincta* Baly. J. Chem. Ecol., 5: 929-934.
- SWYNNERTON, C.F.M. 1926. An investigation into the defenses of butterflies of the genus *Charaxes*. 3rd Int. Entomol. Congr. Zurich (1923), 2: 478-506.
- TAKIZAWA, H. 1980. Immature stages of some Indian Cassidinae (Col., Chrys.). Insect. Matsum., 21: 19-48.
- TAKENOUCI, Y. & SHIITSU, T. 1972. A survey of the chromosomes in eleven species of chrysomelid beetles (Coleoptera). Kontyu, 40: 297-302.
- TAN, C.C. 1946. Mosaic dominance in the inheritance of color-patterns in the ladybird beetle *Harmonia axyridis*. Genetics, 31: 195-210.
- THOMPSON, V. 1972. Spittlebug polymorphic for warning coloration. Nature, 242: 126-128.
- THOMPSON, V. 1974. Reply to: Spittlebug morph mimics avian excrement. Nature, 250: 352-353.

- THOMPSON, V. 1984a. Distributional evidence for thermal melanic color forms in *Philaenus spumarius*, the polymorphic spittlebug. Am. Midl. Nat., 111: 288-295.
- THOMPSON, V. 1984b. Polymorphism under apostatic and aposematic selection. Heredity, 53(3): 677-686.
- TINBERGEN, L. 1960. The natural control of insects in pinewoods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. Arch. Néerl. Zool., 13: 265-336.
- TRIMEN, R. 1869. On some remarkable mimetic analogies among African butterflies. Trans. Linn. Soc. Zool., 26: 497-522.
- TURNER, J.R.G. 1963. Mimetic multilocus polymorphism in South American butterflies (*Heliconius* spp.) (Lepidoptera, Nymphalidae). Proc. XI Int. Congr. Genet. Hague, 1: 146.
- TURNER, J.R.G. 1965. Evolution of complex polymorphism and mimicry in distasteful South American butterflies. Proc. XII Int. Congr. Ent., Lond., 1964: 267.
- TURNER, J.R. 1967. On supergenes. I. The evolution of supergenes. Am. Nat., 101: 195-221.
- TURNER, J.R.G. 1971a. Studies of Mullerian mimicry and its evolution in burnet moths and Heliconid butterflies. In: CREED, R. (ed.) Ecological genetics and evolution. pp. 224-260. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- TURNER, J.R.G. 1971b. Two thousand generations of hybridization in a *Heliconius* butterfly. Evolution, 25: 471-482.
- TURNER, J.R.G. 1972. The genetics of some polymorphic forms of the butterflies *Heliconius melpomene* (Linnaeus) subspecies of *H. erato* (Linnaeus). II. Hybridization of subspecies of *H. melpomene* from Suriname and Trinidad. Zoologica N.Y., 56: 125-157.
- TURNER, J.R.G. 1975. A tale of two butterflies. Nat. Hist., 84: 28-37.
- TURNER, J.R.G. 1977. Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. Evol. Biol., 10: 163-206.
- TURNER, J.R.G. & CRANE, J. 1962. The genetics of some polymorphic forms of the butterflies *Heliconius melpomene* Linnaeus and *H. erato* Linnaeus. I. Major genes. Zoologica, 47: 141-152.

- VAIO, E.S. & POSTGLIONI, A. 1974. Stolaine cassidines (Coleoptera, Chrysomelidae) with Xyp sex-chromosomes and a derivative system Xp neoX neoyp. Can. J. Genet. Cytol., 6: 433-440.
- VAIO, E.S., De; CORBELLA, E. & MARTÍNEZ, N. 1975. Estudios genéticos sobre el polimorfismo de *Chelymorpha variabilis* Boheman (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). Rev. Biol. del Uruguay, 3: 19-27.
- VANE-WRIGHT, R.I. 1976. A unified classification of mimetic resemblances. Biol. J. Linn. Soc., 8: 25-56.
- VANE-WRIGHT, R.I. 1980. On the definition of mimicry. Biol. J. Linn. Soc., 13: 1-6.
- VANE-WRIGHT, R.I. 1981. Only connect. Biol. J. Linn. Soc., 16: 33-40.
- VANE-WRIGHT, R.I.; ACKERY, P.R. & SMILES, R.L. 1975. The distribution and mimicry of *Heliconius telesiohe* (Doubleday) and the species of *Podotricha* Michener (Lepidoptera: Heliconiinae). Trans. R. Ent. Soc. Lond., 126: 611-636.
- VANE-WRIGHT, R.I.; ACKERY, P.R. & SMILES, R.L. 1977. The polymorphism, mimicry, and host plant relationships of *Hypolimnas* butterflies. Biol. J. Linn. Soc., 9: 285-295.
- VASCONCELLOS-NETO, J. 1980. Dinâmica de populações de Ithomiinae (Lep., Nymphalidae) em Sumaré - SP. Diss. de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, Estado de São Paulo. 206 p.
- VASCONCELLOS-NETO, J. & LENINSOHN, T. 1984. Discrimination and release of impalatable butterflies by *Nephila clavipes*, a neotropical orb-weaving spider. Ecol. Entomol., 9: 337-344.
- WALDBAUER, G.P. & LaBERGE, W.E. 1985. Phenological relationships of wasps, bumblebees, their mimics and insectivorous birds in northern Michigan. Evol. Entomol., 10: 99-110.
- WALDBAUER, G.P. & SHELDON, J.K. 1971. Phenological relationships of some hymenoptera, their dipteran mimics, and insectivorous birds. Evolution, 25: 371-382.
- WALDBAUER, G.P. & STERNBURG, J.C. 1975. Saturniid moths as mimics: an alternative interpretation of attempts to demonstrate mimetic advantage in moths. Evolution, 29: 650-658.

- WALDBAUER, G.P.; STERNBURG, J.G. & MAIER, C.T. 1977. Phenological relationships of wasps, bumblebees, their mimics and insectivorous birds in Illinois sand area. Ecology, 58: 583-591.
- WALLACE, J.B. & BLUM, M.S. 1969. Refined defensive mechanisms in *Chrysomela scripta*. Ann. Entomol. Soc. Am., 62: 503-506.
- WARD, R.H. & PIENKOWSKI, R.L. 1978a. Mortality and parasitism of *Cassida rubiginosa*, a thistle-feeding shield beetle accidentally introduced into North America. Environmental Entomology, 71(4): 536-540.
- WARD, R.H. & PIENKOWSKI, R.L. 1978b. Biology of *Cassida rubiginosa*, a thistle-feeding shield beetle. Entomol. Soc. Amer., 71(4): 585-591.
- WATT, W.B. 1968. Adaptive significance of pigment polymorphism in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. Evolution, 22: 437-458.
- WATT, W.B. 1969. Adaptive significance of pigment polymorphism in *Colias* butterflies. II. Thermoregulation and photoperiodically controlled melanin variation in *Colias eurytheme*. Proc. Nat. Acad. Sci., 63: 767-774.
- WEISE, J. 1921. Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen entomologischen Reise des Herrn Dr. A. Roman in Amazonas 1914-1915. 6. Chrysomelidae. Arkiv. fur Zoologi, 214: 189-205.
- WEYENBERG, H. 1874. Historie attendrissant de l'amour maternal de l'*Oncopeltus flavus*. Period. Zool., 1: 47-52.
- WICKLER, W. 1968. Mimicry in plants and animals. World Univ. Library, London.
- WIKLUND, C. 1975. Pupal color polymorphism in *Papilio machon* L. and the survival in the field of cryptic versus non-cryptic pupae. Trans. R. Entomol. Soc. 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 cryptic pupae: evidence from predation experiments on monarch and the European Swallowtail. Evolution, 39: 1155-1158.
- WILLIAMS, E.E.; HINTON, R. & COOPER, D.M. 1968. Breakdown of polymorphism of the red-backed salamander on Long Island. Evolution, 22: 76-86.
- WILLIS, A.J.; MCEWAN, J.W.T.; GREENWOOD, J.J.D. & ELTON, R.A. 1980. Frequency-dependent selection by chicks: the effects of density and colour of the food. Anim. Beh., 28: 874-880.
- WOLDA, H. 1969. Stability of a steep cline in morph frequencies of the snail *Cepaea nemoralis*. J. Anim. Ecol., 38: 623-633.
- YADAV, J.S. & PILLAI, R.K. 1975. Karyological notes on four species of Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). Genen. Phaenom., 18: 55-63.
- ZOLLESSI, L.C. De 1968. Estudio genetico de las variaciones cromáticas y studio anatomico de *Chelymorpha variabilis* Boh. (= *C. crucifera* Boh), 1854 (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). Rev. Soc. Uruguay Ent., 7: 20-44.