

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA**

Estudos do mimetismo em Lycidae (Insecta: Coleoptera)

Elynton Alves do Nascimento

**Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, como
parte das exigências para obtenção do título de
Doutor em Ciências - Área: Entomologia**

RIBEIRÃO PRETO / SP

2009

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA**

Estudos do mimetismo em Lycidae (Insecta: Coleoptera)

Elynton Alves do Nascimento

Orientador: Prof. Dr. Kleber Del Claro

**Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, como
parte das exigências para obtenção do título de
Doutor em Ciências - Área: Entomologia**

RIBEIRÃO PRETO / SP

2009

“Na minha opinião, este é um dos mais extraordinários e admiráveis artigos que eu já li na minha vida. Os casos miméticos são verdadeiramente maravilhosos e você conectou de forma excelente um grande número de fatos análogos.... eu fico feliz por ter deixado de lado esse tema no ‘Origens’, pois eu teria feito uma grande confusão no assunto. Você claramente estabeleceu e resolveu um magnífico problema... Seu artigo é bom demais para ser totalmente compreendido pela escória de naturalistas desalmados, mas acredite que isto terá um valor muito duradouro, e eu cordialmente o parabenejo pelo seu primeiro grande trabalho. Você verá, eu acredito, que Wallace apreciará integralmente esta obra.”

Carta de Charles Darwin para Henry Bates – 20-XI-1867

“Os Lycidae formam o centro de um grande grupo convergente; eles são muito abundantes, seus tegumentos são extremamente flexíveis, e eles têm tido sua impalatabilidade comprovada por experimentos... Onde quer que os Lycidae ocorram, serão encontrados outros insetos com coloração similar; eles são encontrados da mesma maneira na África, Austrália e América do Sul, e são tão numerosos que uma coleção com insetos exibindo coloração licóide, se trazidos juntos, provenientes de todas as partes do mundo, ocupariam várias salas.”

Robert Shelford, 1916 – A Naturalist in Borneo

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, Alceu e Terezinha, por todo apoio, em todos os sentidos e por permitirem me tornar o que sou hoje;

À Giovanna, pelo amor, cumplicidade e paciência;

À Elaine e Emerson, por me darem duas lindas sobrinhas, Nicole e Nataly;

Ao professor Kleber, por toda a confiança e por acreditar no meu potencial. Também por conseguir a bolsa de doutorado sanduíche na República Tcheca;

À professora Milada Bocakova, por transferir seu conhecimento sobre a taxonomia de Lycidae e pela ajuda na minha estadia na República Tcheca;

Ao professor Garófalo por todo o apoio e por permitir usar seu laboratório desde o mestrado;

Ao Cleber, pela amizade e por me ajudar sempre que preciso, inclusive nas divertidíssimas coletas na Mata Santa Tereza e na Serra do Japi;

Ao Lucas e ao Gabriel, pelo auxílio em muitas coletas e pelo companheirismo;

A todos os especialistas que auxiliaram nas identificações dos insetos, listados em ‘Material e métodos’;

Aos professores, pelos ensinamentos, e aos colegas e funcionários da FFCLRP, especialmente à Renata, pela ajuda sempre que foi preciso;

Aos órgãos que concederam as licenças de coleta: IBAMA, IF e prefeitura de Jundiaí e aos funcionários da Serra do Japi;

Ao PPG Entomologia pelo auxílio;

Ao CNPq, pelas bolsas de doutorado e doutorado sanduíche;

Enfim, a todos que contribuíram de alguma maneira para a realização deste estudo.

RESUMO

A coloração animal e seus diferentes padrões representam importantes atributos ecológicos que são essenciais para a manutenção das populações em ambientes naturais. Dentre as principais funções ecológicas da coloração, estão a termorregulação, a evasão à predação e a comunicação inter e intraespecífica. A coloração conspícua, ou aposemática, geralmente está associada com algum tipo de defesa natural. No mimetismo, onde um organismo compartilha uma ou mais características com outro, havendo benefício para pelo menos um deles, o aposematismo, ou sinalização de advertência é uma característica bastante imitada. Vários táxons estão envolvidos em casos de mimetismo, desde plantas a vertebrados, porém, é nos invertebrados que este fenômeno ocorre com maior frequência.

Os besouros da família Lycidae são bastante conhecidos por serem aposemáticos e por possuírem toxinas que fazem com que muitos predadores os rejeitem como fonte alimentar. Estes besouros desempenham o papel de modelos centrais em complexos miméticos, sendo imitados por vários grupos de insetos. Durante o ano de 2007 foram realizadas coletas sistematizadas em dois remanescentes de Mata Atlântica caracterizados por floresta semi-decidual do estado de São Paulo, onde foi encontrado um total de 60 espécies de Lycidae atuando como modelos centrais e 116 espécies de mímicos, tanto müllerianos quanto batesianos. Dentre os mímicos, foram encontrados outros besouros, hemípteros, himenópteros e lepidópteros.

Os modelos e mímicos encontrados pertencem a três padrões de coloração, sendo que cadaanel mimético possui suas próprias particularidades. Foram encontrados vários táxons que atuam nos diferentes papéis nas duas localidades, o que nos leva a concluir que este tipo de fenômeno é composto de diferentes atores que desempenham os mesmos papéis, em diferentes locais.

ABSTRACT

The animal coloration and its different patterns represent important ecological features, that are essential to support populations in natural environments. Thermoregulation, predation avoiding and inter and intra-specific communication are the main ecological function of coloration. Conspicuous or aposematic coloration is often linked to some kind of natural defence. In mimicry, where an organism share features with another one, and at least one of them receive some benefit, the aposematism, or warning signal, is a common feature. Many taxa are involved in mimicry, since plants to vertebrates, however, in the invetebrates this phenomenon is more usual.

The net-winged beetles, from Lycidae family, are well known as aposematic and toxic insects, and are refused by many predators. These beetles play a central model role in mimetic complexes, being mimicked by many other insect taxa. In 2007 were performed field collections in two Atlantic Forest remnants, characterized by semi-deciduous forest in the São Paulo state, being found 60 species of lycids acting as central models and 116 species of Müllerian and Batesian mimics. The mimics were other beetles, hemipterans, hymenopterans and moths.

The models and mimics belong to three color patterns, and every mimetic ring possess their own specificities. Many taxa were found playing different roles in the two sites, and it shows that this kind of phenomenon is composed by distinct actors that play the same roles in different sites.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Exemplos de coloração animal	17
Figura 2. Animais aposemáticos na Serra do Japi	20
Figura 3. Mimetismo em Hymenoptera	23
Figura 4. Mimetismo em Coleoptera e sangramento reflexo em Lycidae	25
Figura 5. Localização dos sítios de coleta	40
Figura 6. Variáveis climáticas (temperatura x pluviosidade) no ano 2007 na Serra do Japi	44
Figura 7. Abundância de cada gênero de Lycidae da Serra do Japi, de acordo com o padrão de coloração	45
Figura 8. Abundância de modelos e mímicos em 2007 na Serra do Japi	47
Figura 9. Número de espécies e de indivíduos de modelos e mímicos em cada padrão de coloração na Serra do Japi	48
Figura 10. Abundância de modelos e mímicos dos complexos PRT, PEA e PAP em 2007 na Serra do Japi	48
Figura 11. Número de espécies e de indivíduos de modelos e mímicos em cada padrão de coloração na Serra do Japi	49
Figura 12. Modelos e mímicos da Serra do Japi: Horário de atividade; Preferência de estrato; Preferência de hábitos	50
Figura 13. Representantes do padrão ‘preto’ na Serra do Japi	53
Figura 14. Modelos e mímicos do padrão ‘PRT’ na Serra do Japi: Horário de atividade; Preferência de estrato; Preferência de hábitos	54
Figura 15. Representantes do padrão ‘preto e amarelo’ na Serra do Japi	57
Figura 16. Modelos e mímicos do padrão ‘PEA’ na Serra do Japi: Horário de atividade; Preferência de estrato; Preferência de hábitos	58
Figura 17. Representantes do padrão ‘preto-amarelo-preto’ na Serra do Japi	61
Figura 18. Modelos e mímicos do padrão ‘PAP’ na Serra do Japi: Horário de atividade; Preferência de estrato; Preferência de hábitos	62

Figura 19. Variáveis climáticas (temperatura x pluviosidade) no ano 2007 na Mata Santa Tereza	63
Figura 20. Abundância de cada gênero de Lycidae da Mata Santa Tereza, de acordo com o padrão de coloração	64
Figura 21. Abundância de modelos e mímicos em 2007 na Mata Santa Tereza	66
Figura 22. Número de espécies e de indivíduos de modelos e mímicos em cada padrão de coloração na Mata Santa Tereza	66
Figura 23. Abundância de modelos e mímicos dos complexos PRT, PEA e PAP em 2007 na Mata Santa Tereza	67
Figura 24. Número de espécies e de indivíduos de modelos e mímicos em cada padrão de coloração na Mata Santa Tereza	68
Figura 25. Modelos e mímicos da Mata Santa Tereza: Horário de atividade; Preferência de estrato; Preferência de hábitos	69
Figura 26. Representantes do padrão ‘preto’ na Mata Santa Tereza	72
Figura 27. Modelos e mímicos do padrão ‘PRT’ na Mata Santa Tereza: Horário de atividade; Preferência de estrato; Preferência de hábitos	73
Figura 28. Representantes do padrão ‘preto e amarelo’ na Mata Santa Tereza	76
Figura 29. Modelos e mímicos do padrão ‘PEA’ na Mata Santa Tereza: Horário de atividade; Preferência de estrato; Preferência de hábitos	77
Figura 30. Representantes do padrão ‘preto-amarelo-preto’ na Mata Santa Tereza	80
Figura 31. Modelos e mímicos do padrão ‘PAP’ na Mata Santa Tereza: Horário de atividade; Preferência de estrato; Preferência de hábitos	81

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Táxons registrados para o padrão de coloração ‘preto’ no ano de 2007 na Serra do Japi	52
Tabela 2. Táxons registrados para o padrão de coloração ‘preto e amarelo’ no ano de 2007 na Serra do Japi	56
Tabela 3. Táxons registrados para o padrão de coloração ‘preto-amarelo-preto’ no ano de 2007 na Serra do Japi	60
Tabela 4. Táxons registrados para o padrão de coloração ‘preto’ no ano de 2007 na Mata Santa Tereza	71
Tabela 5. Táxons registrados para o padrão de coloração ‘preto e amarelo’ no ano de 2007 na Mata Santa Tereza	75
Tabela 6. Táxons registrados para o padrão de coloração ‘preto-amarelo-preto’ no ano de 2007 na Mata Santa Tereza	79

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	12
Visão Geral	13
Importância da coloração animal.....	14
Defesas distais e proximais.....	15
Cripticidade e camuflagem	15
Conspicuidade, retro-orientação	16
Aposematismo ou coloração de advertência.....	18
Mimetismo	21
Mimetismo em besouros da família Lycidae.....	31
MATERIAL E MÉTODOS	37
Reserva Biológica Serra do Japi	38
Estação Ecológica de Ribeirão Preto	39
Identificações taxonômicas.....	39
Os padrões de cores	41
RESULTADOS	43
<u>Serra do Japi</u>	44
Modelos	44
Mímicos	45
Modelos x mímicos.....	46
Padrão de coloração ‘Preto’ (PRT).....	51
Padrão de coloração ‘Preto e Amarelo’ (PEA).....	55
Padrão de coloração ‘Preto-Amarelo-Preto’ (PAP).....	59
<u>Mata Santa Tereza</u>	63
Modelos	63
Mímicos	64
Modelos x mímicos.....	65
Padrão de coloração ‘Preto’ (PRT).....	70
Padrão de coloração ‘Preto e Amarelo’ (PEA).....	74
Padrão de coloração ‘Preto-Amarelo-Preto’ (PAP).....	78

DISCUSSÃO..... 82

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... 98

ANEXOS..... 123

ANEXO I

Tabela 1. Lista de aves insetívoras e onívoras na Serra do Japi 124

Tabela 2. Lista de aves insetívoras e onívoras na Mata Santa Tereza 126

ANEXO II

Histórico sobre a taxonomia de Lycidae e contribuições atuais sobre os lícideos da região Neotropical 128

ANEXO III

Nascimento, E.A. & Bocakova, M. 2009. A revision of the genus *Lycomorphon* (Coleoptera: Lycidae). *Zootaxa* 2132: 40-52 134

ANEXO IV

Nascimento, E.A. & Bocakova, M. A new genus of net-winged beetles from Neotropical Region (Coleoptera: Lycidae). *Annales de la Société Entomologique de France* (no prelo) 147

ANEXO V

Nascimento, E.A. & Bocakova, M. Review of the Neotropical genus *Cartagonum* (Coleoptera: Lycidae). *The Canadian Entomologist* (no prelo) 158

Introdução

Introdução

Visão Geral

Esta tese é composta por uma introdução, um corpo principal e cinco anexos. A introdução, que trata sobre a coloração animal, já está aceita para ser publicada como um capítulo do livro sobre a Serra do Japi: ‘Novos olhares sobre a Serra do Japi’, organizado pelo Prof. Dr. João Vasconcellos-Neto (UNICAMP). O corpo principal da tese aborda o estudo sobre os anéis miméticos de Lycidae em remanescentes de Mata Atlântica, que envolve várias espécies de modelos e mímicos pertencentes a três padrões de coloração. O primeiro anexo traz uma lista de aves insetívoras e onívoras, que são considerados os principais agentes seletivos em casos de mimetismo.

O anexo seguinte traz um histórico sobre taxonomia da família Lycidae e perspectivas futuras sobre o tema na região neotropical, sendo complementado pelos anexos seguintes, que são artigos já publicados ou aceitos em revistas internacionais, publicados em parceria com a Prof. Dra. Milada Bocakova, da República Tcheca (Palacky University). São duas revisões de gêneros e a descrição de um gênero novo de Lycidae (Calopterini) da América do Sul, com ocorrência para o Brasil e Bolívia.

Importância da coloração animal

Dentre as diversas características que podem ser encontradas nos animais, a coloração sempre foi uma das mais fascinantes, seja para leigos, seja para os mais renomados naturalistas da história da ciência. Desde Aristóteles, *ca.* 350 A.C., passando por Carl Linnaeus, Georges-Louis Leclerc de Buffon, Georges Cuvier, Charles Darwin, Alfred Wallace, Henry Bates, Fritz Müller, Edward Poulton, muitos têm contribuído para o entendimento das ciências naturais, utilizando-se dos padrões de coloração, tanto como ferramenta taxonômica (*e.g.* Cuvier & Latreille 1834, Gorham 1880), quanto buscando seus significados ecológicos (*e.g.* Wallace 1870, Darwin 1871, Poulton 1890).

A coloração animal e seus diferentes padrões representam importantes atributos ecológicos que são essenciais para a manutenção das populações em ambientes naturais. Dentre as principais funções ecológicas da coloração, estão a termorregulação, a evasão à predação e a comunicação inter e intraespecífica, (Wallace 1889, Poulton 1890, Endler 1978, Parrish & Fowler 1983, Mallet & Singer 1987, Waldbauer 1988, DeJong & Brakefield 1998, Wilson *et al.* 2001). Mas, além disso, podemos citar outras características relevantes como a absorção ou proteção contra raios ultra-violeta e também a predação, neste caso quando tratamos de animais que se utilizam da camuflagem para não ser percebidos pelas presas (Pasteels *et al.* 1983, Kiltie 1988, Johnsen & Widder 2001, Sazima 2002).

A termorregulação é extremamente importante em vertebrados e invertebrados, principalmente nos animais ectotérmicos (Angilletta *et al.* 2002; Fig. 1a). Muitas vezes, além da coloração, o comportamento do animal tem uma influência direta sobre a temperatura corporal, funcionando em conjunto para o seu ajuste, tanto para o aquecimento quanto para o resfriamento, podendo envolver diversos fatores fisiológicos (veja Stevenson 1985, Wolf & Walsberg 2000, Forsman *et al.* 2002, Herczeg *et al.* 2007, Trullas *et al.* 2007, Dillon *et al.* 2009). A coloração como mecanismo adaptativo à termorregulação também pode interagir com outros fatores, como a seleção sexual, camuflagem (ou cripticidade), aposematismo e mimetismo (*e.g.* Williams 2007, Punzalan *et al.* 2008, Lindstedt *et al.* 2008, 2009).

Defesas distais e proximais

A visibilidade dos padrões de coloração de um organismo é afetada não apenas pelas características inerentes do padrão, mas também pela visão do predador, táticas de caça, comportamento das presas e pelo pano de fundo ambiental, entre outros (Endler 1978). Devido aos diferentes requisitos exigidos para a sobrevivência e reprodução dos seres vivos, estas funções podem, muitas vezes, trabalhar em conjunto para a mudança e fixação dos padrões de coloração (Edmunds 1974, Endler 1978, Ham *et al.* 2006, Speed & Ruxton 2005, Ratcliffe & Nydam 2008, Ruxton *et al.* 2008).

A defesa através de coloração, excetuando-se comportamentos deimáticos – onde a presa exhibe coloração ou outro comportamento que causa surpresa ou espanto ao predador (*e.g.* Vallin *et al.* 2007, Toledo & Haddad 2009; Fig. 1c), é do tipo distal ou primária, ou seja, opera à distância independentemente do contato com um predador (Edmunds 1974). Todavia, muitos organismos que apresentam defesas distais ou primárias também possuem defesas proximais, ou secundárias, *i.e.* aquelas que operam durante o contato com o predador (*e.g.* presença de substâncias químicas).

Cripticidade e camuflagem

Em termos de evasão à predação, existem vários tipos de adaptações, que são constituídas não apenas pelos padrões de coloração, mas também por fatores como formato corporal e comportamento, cujo conjunto é muito importante para a efetividade da evasão (*e.g.* Carrascal *et al.* 2001). Estes tipos de defesa, como camuflagem ou cripticidade, são considerados muitas vezes como altamente custosas, levando, por exemplo, à redução de oportunidades em termos de procura de recursos alimentares ou parceiros em microhábitats incompatíveis com a coloração críptica do animal, aumentando os riscos de predação quando a presa se movimenta para um lugar onde não consegue passar despercebida (*cf.* Ruxton *et al.* 2004).

Segundo Robinson (1981), a cripticidade (*crypsis*) deve ser diferenciada da camuflagem, ou seja, a camuflagem funciona de modo a evitar a detecção por parte do predador, sendo que a potencial presa deve parecer-se com uma porção randômica do pano de fundo em que habita (Endler 1978; Fig 1d). A cripticidade, por sua vez, ocorre em animais

que passam uma informação falsa a potenciais predadores, como imitadores de folhas ou galhos, fazendo-se parecer com algo não comestível ou que não desperte interesse no predador (Poulton 1908, Rettenmeyer 1970, Robinson 1981, Fig. 1b). Isso funciona também no modo inverso, quando o predador passa despercebido para capturar presas (Fig. 1e). Fica claro, portanto que a camuflagem não envolve a detecção da presa, enquanto que na cripticidade o predador nota a presença da presa, mas não a reconhece como parte de sua dieta. Tal diferenciação se faz necessária na medida em que alguns autores, equivocadamente confundem a cripticidade com mimetismo batesiano (Edmunds 1974).

Desse modo, os termos dissimulação (*desguise*) ou mascaramento (*masquerade*) devem ser considerados como sinônimos de cripticidade (*sensu* Robinson 1981), que equivale à clássica categoria proposta por Cott (1940): ‘semelhanças protetoras especiais’. Existem inúmeros exemplos desse tipo de adaptação, como várias espécies de louva-a-deus, esperanças, etc. (Fig. 1e), porém alguns exemplos menos conhecidos são hemípteros da família Phloeidae e coleópteros da tribo Chlamisini (Chrysomelidae) (Fig. 1b) (*e.g.* Guilbert 2003, Réu & Del-Claro 2005).

Outras formas pelas quais os animais evitam a detecção, como coloração disruptiva, contra-iluminação e contra-sombra, transparência, entre outros, são adaptações pouco estudadas, porém efetivas, sendo também encontradas em diversos grupos animais, particularmente nos insetos (veja Poulton 1890, Cott 1940, Edmunds 1974, Ruxton *et al.* 2004).

Conspicuidade, retro-orientação

A terceira principal função da coloração animal é a comunicação intra e interespecífica. Adaptações como a retro-orientação, por exemplo, são comuns em algumas espécies de borboletas da família Lycaenidae, onde há listras escuras que simulam nervuras convergindo em direção à porção apical das asas, parecendo com que ali, na região posterior alar, esteja localizada a cabeça (Robbins 1980, Wourms & Wasserman 1985; Fig. 1f). Além disso, algumas espécies de licenídeos possuem estruturas semelhantes a antenas no ângulo anal das asas posteriores, dando a impressão de que realmente a cabeça está localizada naquela região (*e.g.* Robbins 1981), o que direcionaria o ataque dos predadores para regiões não-vitais, permitindo a fuga da presa, que sairia praticamente ileso.

Figura 1. Exemplos de coloração animal: **a.** Lagarto *Mabuya* tomando sol (termorregulação), nas primeiras horas da manhã na Serra do Japi; **b.** besouro *Chlamisini*; **c.** louva-a-deus folha seca, normalmente camuflado (esquerda), quando perturbado exhibe o comportamento deimático, abrindo as asas e exibindo o abdome colorido (direita); **d.** mariposa críptica que se confunde com folhas secas, à direita ela pode ser vista em detalhes, no centro da foto; **e.** ninfa de louva-a-deus com coloração críptica na Serra do Japi; **f.** *Arawacus* sp. (Lycaenidae) mostrando padrão de coloração utilizado na retro-orientação na Mata Santa Tereza. Fotos: K. Del-Claro (a, c, d) e E.A. Nascimento (b, e, f).



Outros sinais importantes que envolvem os padrões de coloração são as manchas ocelares ou *eyespot*s. Estas estruturas são conhecidas, sendo frequentemente associadas às borboletas-coruja (*Caligo* spp.), que possuem esse nome popular devido à errônea suposição que as manchas ocelares destas borboletas serviam para imitar os olhos de uma coruja, ou de outros predadores (*e.g.* Stradling 1976, Langerholc 1991).

Segundo Poulton (1908), estas estruturas têm a função de desviar a atenção de predadores, que atacam as manchas ocelares presentes em regiões não-vitais do corpo das presas, assim como ocorre na retro-orientação. Entretanto, existem evidências que estes sinais, também chamados de deimáticos (Edmunds 1974), agem, na verdade, causando surpresa ou espanto nos potenciais predadores, que ficam confusos ou recuam, enquanto a presa foge ou simplesmente não é atacada. Estudos recentes têm demonstrado a função de reconhecimento específico e relativa eficiência dos *eyespot*s como sinais deimáticos (Robbins 1980, Stevens 2005, Vallin *et al.* 2007, Stevens *et al.* 2008, Kodandaramaiah *et al.* 2009, Oliver *et al.* 2009).

Aposematismo ou coloração de advertência

Finalmente, dentro da comunicação intra e interespecífica, destaca-se o aposematismo. O aposematismo é um termo proposto por Poulton (1890) – baseado nos estudos de Bates, Wallace, Darwin e Müller – fortemente ligado à coloração, indicando essencialmente a combinação entre sinais de advertência e defesas secundárias, onde os padrões de coloração conseqüentemente podem ser compartilhados entre diferentes táxons, favorecendo o surgimento de relações miméticas (Bates 1862, Wallace 1867, Müller 1879; Figs. 2-4).

Poulton (1890) sugeriu que os sinais de advertência poderiam ter surgido a partir de sinalizações sociais ou, em alguns casos, de seleção sexual. Segundo vários autores (*e.g.* Ruxton *et al.* 2004), o aposematismo resultou de um processo evolutivo onde animais com defesas químicas passaram a ter uma coloração vistosa, ganhando vantagem por alertar seus possíveis predadores sobre sua impalatabilidade. Dessa forma, estes animais puderam explorar novos nichos, já que não dependiam mais da coloração críptica como forma de defesa. Associado a isso, estaria a capacidade de aprendizado do predador, o que resultaria na manutenção das espécies aposemáticas (Harvey *et al.* 1982).

Todavia, o problema a ser tratado é responder como ocorre a estabilização de ‘formas’ aposemáticas, já que indivíduos com coloração chamativa supostamente deveriam ter altos índices de predação, pois seriam uma novidade a ser experimentada por predadores que estariam acostumados com presas crípticas. Uma teoria, exposta por Thomas *et al.* (2003) propõe que indivíduos aposemáticos na verdade não seriam predados por animais que possuem ‘preservação de dieta’, ou seja, comem somente aquilo que estão acostumados a preda. Isso proveria um mecanismo estocástico, no qual mutantes aposemáticos sobreviveriam e alcançariam grande abundância nas populações constituídas previamente por animais com coloração críptica. Esta teoria tem relação com a teoria da seleção apostática, em que a predação ficaria concentrada nas formas mais comuns, sendo que os fenótipos mais raros não seriam predados ou teriam baixo índice de predação (*e.g.* Clarke 1969).

Uma outra abordagem para explicar a origem e manutenção do aposematismo é a teoria da seleção de parentesco, estabelecida por Fisher (1930), onde a predação de poucos indivíduos-irmãos providos de defesas químicas protegeria os sobreviventes, já que o predador não atacaria outros animais impalatáveis nas proximidades. Dessa maneira, indivíduos aposemáticos com comportamento gregário teriam grande vantagem seletiva, promovendo a evolução das defesas secundárias e dos sinais de advertência (*e.g.* Fisher 1930, Gamberale & Tullberg 1998, Zrzavý & Nedvěd 1999, Ruxton & Sherratt 2006).

Uma teoria sobre a evolução do aposematismo que recebe várias críticas é a da seleção individual (veja Ruxton *et al.* 2004). Essa teoria vem sendo defendida por alguns autores (*e.g.* Wiklund & Järvi 1982, Engen *et al.* 1986, Halpin *et al.* 2008a, 2008b), que argumentam que indivíduos aposemáticos com defesas secundárias eficientes muitas vezes sobrevivem à predação sem sofrer grandes danos, o que seria uma vantagem seletiva para indivíduos aposemáticos raros em relação a outros com coloração críptica. Dessa maneira, os aposemáticos passariam a ser evitados pelos predadores que tiveram uma experiência ruim com eles.

Apesar destas teorias, de acordo com Speed & Ruxton (2005), o processo evolutivo mais importante foi o desenvolvimento de defesas secundárias, e depois disso, o aposematismo evoluiu de maneira a reforçar o reconhecimento, acelerar o aprendizado e aumentar a memória por parte dos predadores (Wallace 1967, Poulton 1890, Gittleman & Harvey 1980, Speed 2000, Ham *et al.* 2006, Johnston & Burne 2008). Além disso, os aspectos olfatórios são importantes complementos das defesas químicas na evolução do aposematismo (Gohli & Hogstedt 2009).

Figura 2. Animais aposemáticos na Serra do Japi: **a.** Aranha aposemática; **b.** *Heliconius erato phyllis* (Heliconiinae, Nymphalidae); **c.** *Plateros* sp. (Lycidae); **d.** *Calopteron* sp. (Lycidae); **e.** *Calopteron* sp. na Mata Santa Tereza; **f.** casal de *Calopteron* sp. em cópula na Serra do Japi, note que o macho é menor que a fêmea; **g.** *Omophoita octoguttata* (Chrysomelidae); **h.** besouro cerambicídeo. Fotos: E.A. Nascimento (a-d, g), C.M. Polegatto (e), K. Del-Claro (f) e T.T.S. Del-Claro (h).



Mimetismo

Henry Walter Bates (1862) sugeriu que a conspicuidade (ou aposematismo) agiria de modo a evidenciar a presença da potencial presa no ambiente, com sua coloração contrastando com o pano de fundo ambiental, de maneira que os predadores rapidamente percebessem que aquele animal de padrões tão discrepantes, em relação ao substrato, deveria ser evitado, pois provavelmente seria tóxico. Uma vez que um animal tóxico e aposemático é experimentado pelo predador, a ação protetiva do aposematismo tende a aumentar, pois os predadores lembram-se destas experiências cada vez que se deparam com animais com padrões de coloração próximos às presas com as quais tiveram experimentações frustradas (Aronsson & Gamberale-Stille 2008, Johnston & Burne 2008, Lindstöm *et al.* 2001, Skelhorn & Rowe 2007).

O aposematismo, ou sinal de advertência, é uma característica muito útil para diferenciar o mimetismo de outros tipos de defesa pela coloração. Um sinal de advertência pode ser visual (*e.g.* De Cock & Matthysen 2003), químico (*e.g.* Camazine 1985), sonoro (*e.g.* Dunning & Kruger 1995, Barber *et al.* 2009), entre outros, sendo que mais de um destes sinais podem estar presentes em um animal aposemático. Sinais de advertência visuais são compostos de cores vistosas como amarelo, laranja ou vermelho combinados com preto, ou brilhantes, como o azul, por exemplo, entre outras combinações (Figs. 2-4). Estes sinais, além de advertir, podem facilitar interações sociais, como em algumas espécies de vespas, inclusive proporcionando o mimetismo entre espécies agressivas, como *Polybia* e *Agelaiia*, sendo imitadas por espécies menos agressivas, como as do gênero *Myschocyttarus* (Richards 1978, Parrish & Fowler 1983, O'Donnell & Joyce 1999).

Segundo Fisher (1930), o mimetismo é a melhor aplicação pós-darwiniana do conceito da seleção natural, tendo contribuído muito para o avanço das ciências naturais, pois chamou a atenção para a importância das observações ecológicas para a interpretação do material depositado em museus. Este fenômeno, amplamente distribuído entre os seres vivos (*e.g.* Wikcler 1968), desde sua descoberta tem sido alvo de estudos, mas também da procura da definição teórica perfeita. O termo originalmente foi proposto por Bates (1862), numa alusão à mímica de um animal por outro em seus estudos com borboletas na Amazônia, porém o mimetismo possui várias definições, sendo que o tema já foi alvo de calorosas discussões (veja Vane-Wright 1980, Cloudley-Thompson 1981, Edmunds 1981, Endler 1981, Robinson 1981, Rothschild 1981, Vane-Wright 1981).

Para Robinson (1981), por exemplo: “*O mimetismo envolve um organismo (o mímico) que simula propriedades de outro organismo (o modelo) de tal maneira que ambos são confundidos por um terceiro organismo vivo, sendo que o mímico ganha proteção, comida, vantagem de acasalamento (ou qualquer outra vantagem que pensemos que seja testável) como consequência da confusão*”. Esta busca por definições busca contemplar todos os tipos de mimetismo existentes, no entanto, estritamente para os mimetismos batesiano e mülleriano, podemos dizer que o mimetismo é a imitação do padrão de coloração ou outro sinal de advertência, de um organismo que possui algum tipo de defesa, por outro que também possui (mülleriano) ou não possui (batesiano) algum tipo de defesa natural, a fim de reforçar o aprendizado (mülleriano) ou provocar um engano (batesiano) em um terceiro organismo, geralmente um predador. É importante, destacar que há alguns casos de convergência de padrões de coloração que não podem ser consideradas como mimetismo (*e.g.* Burt & Gatz 1982).

Bates (1862) postulou a primeira teoria acerca do mimetismo, que mais tarde levou o seu nome (mimetismo batesiano). Neste tipo de mimetismo há uma espécie chamada de “modelo”, geralmente aposemática e tóxica aos predadores, e outra espécie denominada “mímico”, que é palatável, com padrão de coloração semelhante ao do modelo. Segundo Holling (1965) e Rettenmeyer (1970), o modelo é geralmente caracterizado por ser impalatável ao predador, mas qualquer propriedade que o torne desagradável, ou indesejável (*e.g.* substâncias indigestíveis ou venenosas, ferrões, pelos urticantes, exudatos pegajosos, tegumento duro ou espinhoso, compartimentos impenetráveis ou mecanismos de escape efetivos) pode, teoricamente, protegê-lo.

O mímico batesiano se aproveita das características defensivas dos modelos que foram previamente experimentados pelos predadores (ou operadores), ou seja, os mímicos batesianos não precisam desenvolver nenhum tipo de defesa, apenas imitar a coloração, comportamento ou outro padrão aposemático dos modelos para serem evitados pelos predadores (Figs. 3,4). Esses mímicos são considerados muitas vezes como parasitas dos modelos (Wickler 1968, Kokko *et al.* 2003). Geralmente, quando os modelos estão presentes em abundância no campo, os predadores, são ainda jovens e estão iniciando suas experimentações alimentares enquanto que, nesse período, muitas vezes os mímicos batesianos apresentam-se em baixa quantidade na natureza ou estão até mesmo ausentes, aumentando a eficiência do aprendizado da evitação dos insetos potencialmente tóxicos (Rettenmeyer 1970, Waldbauer & Sheldon 1971, Waldbauer 1988, Del-Claro 1991b).

Figura 3. Mimetismo em Hymenoptera: **(a-f)** formigas e seus mímicos: **a.** Hemiptera; **b.** louva-a-deus; **c.** *Camponotus sericeiventris* (modelo); **d.** aranha; **e.** besouro (Carabidae); **f.** *Pachycondyla smaradigna* (modelo); **(g-i)** ortópteros imitando vespas: **g.** vespa Pompilidae (*Pepsis* sp. - modelo); **h.** *Scaphura nigra* ‘padrão *Pepsis*’; **i.** *S. nigra* mímico de uma vespa Polistinae; **(j-l)** dípteros e lepidópteros mímicos de vespas: **j.** mosca da família (Mydidae), mímica de vespas caçadoras de aranhas; **k.** mariposa *Pseudosphex* sp.; **l.** mosca da família Syrphidae, mímica de vespídeos. Fotos: K. Del-Claro (a-i, k) e E.A. Nascimento (j, l).



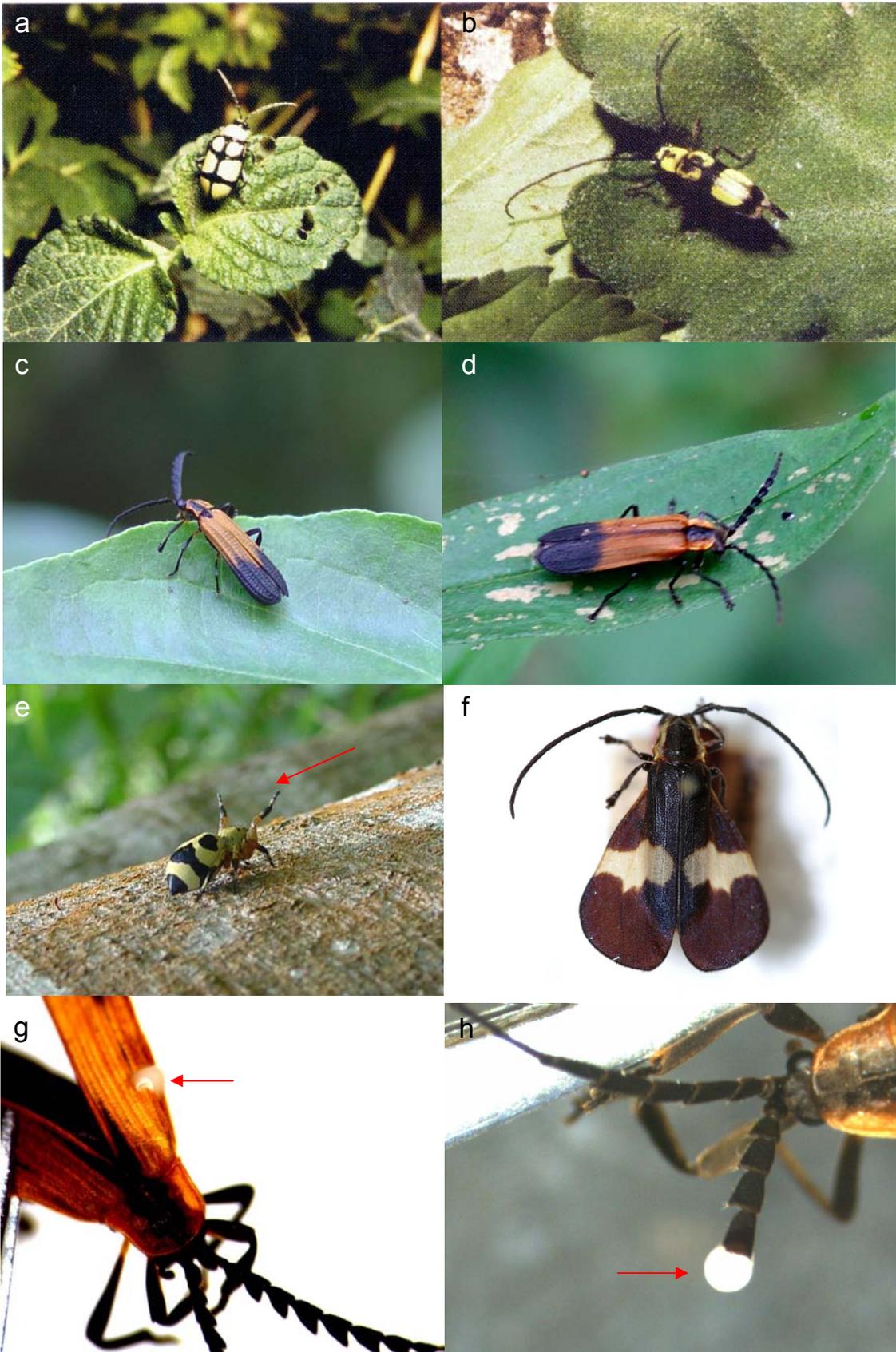
Todos os tipos de defesa através da coloração têm seus benefícios e seus custos (Edmunds 1974). Baseando-se nas categorias de custos para organismos que se utilizam da camuflagem como mecanismo de defesa, elencadas por Tollrian & Harvell (1999 *apud* Ruxton *et al.* 2004), modificadas em Ruxton *et al.* (2004), podemos considerar que custos de alocação, de oportunidade, ambientais, de design e auto-dano podem ser abordados, com muito cuidado, no que diz respeito aos custos dos mímicos batesianos (*e.g.* Srygley 2004). Por exemplo, o custo de moscas da família Syrphidae (Fig. 31), que devem comportar-se como uma abelha ou vespa para potencializar a eficiência do mimetismo, é reduzido em relação a um tipo de comportamento não usual, já que ambos utilizam-se de flores como recurso alimentar. Neste sentido, o desenvolvimento de defesas químicas poderiam ser mais custosas do que a evolução do mimetismo nos mímicos batesianos.

Um aspecto muito importante, portanto, é o mimetismo comportamental, que por vezes é considerado mais importante que a imitação do padrão de coloração em alguns grupos, como Hymenoptera (Rettenmeyer 1970, Waldbauer & Sheldon 1971, Waldbauer 1988 –*e.g.* Fig. 3). Neste sentido, há um exemplo muito interessante onde o mimetismo é utilizado para vencer a competição reprodutiva, envolvendo uma vespa macho (Braconidae), que imita o comportamento da fêmea antes de outro macho copular com esta fêmea e depois de ele mesmo realizar a cópula, para que somente o seu sêmen permaneça na fêmea (Field & Keller 1993). Neste caso, o padrão comportamental é fundamental para que funcione este tipo de mimetismo.

As defesas químicas estão amplamente distribuídas em animais e plantas (Roth & Eisner 1962, Rettenmeyer 1970, Williamson 1982, Pough 1988, Woolfson & Rothschild 1990). Os insetos, em particular, possuem um arsenal magnífico de defesas físicas, químicas e comportamentais (Judd 1899, Edmunds 1974, Pasteels *et al.* 1983, Ruxton *et al.* 2004, Poinar *et al.* 2007). As defesas químicas estão presentes em praticamente todas as ordens de insetos, mas são extremamente comuns em himenópteros, lepidópteros, hemípteros e coleópteros, sendo que na ordem Coleoptera, várias famílias possuem altos graus de toxinas (Dettner 1987, Moore & Brown 1989, Eisner *et al.* 2005).

Figura 4. (a-f) Mimetismo em Coleoptera: **(a,b)** modelo e mímico: **a.** *Omophoita octoguttata* (Chrysomelidae); **b.** *Adesmus colligatus* (Cerambycidae); **(c-f)** mímicos müllerianos: **c.** *Mesopteron* sp. (Lycidae); **d.** *Discodon* sp. (Cantharidae); **e.** aranha mímica de besouros, veja as pernas anteriores levantadas, para simular as antenas dos coleópteros; **f.** *Lycomimus albocinctus* (Cerambycidae), mímico de *Calopteron* spp., note a expansão lateral na porção apical dos élitros; **(g-h)** Sangramento reflexo em Lycidae: liberação da hemolinfa pelos élitros, em *Plateros* sp. **(g)** e antenas em *Calopteron* spp. **(h)**. Fotos: K. Del-Claro (a, b), E.A. Nascimento (c-e, g, h) e Martins *et al.* 2009¹ (f).

¹ Martins U.R., Monné M.A., Monné M.L., Lingafelter S.W., Micheli C.J. & Nearn E.H. 2009. Cerambycidae Holotypes of the Museu de Zoologia Universidade de São Paulo (MZSP). Disponível em: <http://www.cerambycids.com/brazil/mzsp/> (Acesso em 29/10/2009)



Em espécies aposemáticas, uma substância tóxica ou impalatável deve ser acompanhada por vários sinais, como odores, cores ou outros estímulos, para que seja associada como indesejável e memorizada pelo predador (Rettenmeyer 1970, Waldbauer 1988). Ruxton *et al.* (2004), postula que componentes visuais, sinais de advertência, no mesmo indivíduo, geralmente consistem de combinações de sons, cheiros, gostos e possivelmente da textura das presas. Estes sinais são conhecidos como multimodais (veja também Ratcliffe & Nydam 2008). Muitos insetos, além de outros animais e plantas, com defesas químicas usam odores de pirazina, em combinação com sinais de advertência e alguns combinam aparência e gosto com silvos ou outros sons (Woolfson & Rothschild 1990, Ruxton *et al.* 2004).

De acordo com Franks & Noble (2004) a existência de mímicos batesianos influencia a formação de grupos miméticos em pequeno número com várias espécies, porém, a inexistência de mímicos batesianos (situação comum na natureza, especialmente na região Neotropical –veja Marden & Chai 1991) permite o surgimento de grupos de espécies similares com diferentes graus de palatabilidade. Estes grupos são denominados anéis miméticos ou müllerianos, em homenagem ao seu descobridor, Johannes Friedrich ('Fritz') Müller.

Müller (1878, 1879) ampliou a teoria do mimetismo de Bates, postulando que havia uma correlação entre diferentes espécies de insetos impalatáveis que apresentavam o mesmo padrão de coloração aposemático, criando, desse modo, uma relação mutualística entre os membros, por vezes formando-se complexos anéis miméticos, compostos por co-modelos. O trabalho mais popular de Fritz Müller foi publicado em 1879, mas um ano antes ele já havia publicado uma nota explicando sobre a semelhança nos padrões de coloração de espécies tóxicas. Este tipo de mimetismo vem sendo estudado há muito tempo, porém, o escasso conhecimento sobre a palatabilidade de muitos grupos em relação aos predadores permite que vários casos considerados mimetismo batesiano sejam na verdade müllerianos (Rettenmeyer 1970).

Algumas teorias acerca da evolução do mimetismo mülleriano consideram a hipótese de dois passos (Nicholson 1927) onde, primeiramente, um salto evolutivo estabeleceria uma similaridade com o modelo, e posteriormente atuariam mudanças evolutivas graduais (Turner 1984, Sheppard *et al.* 1985). Porém, mais recentemente, a teoria gradual de Fisher (1927) vem ganhando espaço (Rettenmeyer 1970), associada à influência do espectro do predador, segundo Balogh & Leimar (2005), que também afirmam que mudanças coevolucionárias no mimetismo mülleriano são comuns.

Todavia, Franks & Noble (2004) indicam que a convergência de duas espécies, que resultam no mimetismo mülleriano, somente ocorre quando ambas já possuem uma semelhança inicial. Segundo Rettenmeyer (1970), o mimetismo mülleriano foi originalmente considerado para espécies filogeneticamente distantes, porém, Wallace (1889) tratou de incluir espécies próximas, inclusive congenéricas neste tipo de mimetismo. Para Ruxton *et al.* (2004), os mímicos müllerianos geralmente são espécies próximas, que sofreram as mesmas pressões seletivas que promoveram e mantêm a similaridade.

Pássaros e répteis são os principais predadores de insetos, especula-se que cores aposemáticas como laranja e vermelho são muito bem percebidas pelas aves, principalmente contra um substrato verde. Cores amarelas são melhor percebidas por pássaros do que por humanos (Rothschild 1972). Vários autores, realizando experimentos com vários grupos de insetos e trabalhando com pássaros jovens e experientes, respectivamente sem e com experiências anteriores com insetos tóxicos, relataram que as aves rapidamente detectam a toxicidade das presas, soltando-os, muitas vezes, sem danos físicos (Boyden 1976, Järvi *et al.* 1981, Sillén-Tullberg *et al.* 1982, Wiklund & Järvi 1982, Vasconcelos-Neto & Lewinsohn 1984, Del-Claro & Vasconcelos-Neto 1992). Este é um fator que amplia ainda mais os benefícios do mimetismo e reforça a teoria da seleção individual, considerada como base para a manutenção do mimetismo e para o melhor aprendizado dos predadores, já que estes não precisam ficar “doentes” para aprenderem a rejeitar insetos tóxicos. Trabalhos com répteis, como *Ameiva ameiva* Linnaeus, 1758 (Teiidae) (Boyden 1976) e *Tropidurus itambere* Rodrigues, 1987 (Iguanidae) (Del-Claro 1991b) demonstram que estes animais servem como excelentes predadores em estudos acerca do mimetismo, pois também representam importantes agentes seletivos do mimetismo em ambientes naturais.

Alguns autores afirmam que não há um ponto exato definindo sobre o que seja mimetismo batesiano ou mülleriano, mas há sim um “espectro” de toxicidade entre estes dois extremos (Huheey 1975, Benson 1977, Turner 1984). Para este tipo ‘intermediário’ de mimetismo, Speed (1993) deu o nome de quasi-batesiano, sugerindo que os predadores periodicamente experimentam presas para encontrar graus de palatabilidade, determinando um *ranking* de animais impalatáveis que podem ser consumidos em épocas de escassez de alimento ou na falta de presas alternativas. Isso deve ser levado em conta, pois o predador provavelmente preferirá alimentar-se de animais pouco tóxicos do que morrer por falta de alimento.

Poulton (1890), já afirmava que diferentes predadores têm suscetibilidades distintas às toxinas das presas, que, por sua vez geralmente apresentam diferenças nas quantidades de toxinas acumuladas em seus organismos (Rettenmeyer 1970, Brower *et al.* 1972, Rothschild & Kellett 1972). Além disso, Rowland *et al.* (2007) indicam que há benefício para mímicos müllerianos mesmo quando existe diferentes graus de toxinas.

Em casos de mimetismo batesiano, como entre *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (modelo) e o sirfídeo *Eristalis tenax* (Linnaeus, 1758) (mímico) (Golding & Edmunds 2000), fica claro que nem todo modelo é capaz de sempre evitar todos os predadores, como no caso dos asilídeos, que regularmente predam estas abelhas. Isto nos leva a questionar que, talvez haja sempre um predador que tolere ou saiba como lidar com a impalatabilidade ou outra defesa do animal (no caso, o ferrão), mas a baixa densidade populacional do predador e a presença de presas alternativas acabam mantendo o equilíbrio das populações dos modelos e, conseqüentemente, dos mímicos (Rettenmeyer 1970, Edmunds 1974, Lindström *et al.* 2004).

Muitos grupos estão envolvidos com o mimetismo, inclusive muitos táxons de vertebrados e inclusive plantas, sendo extremamente abundantes nas regiões tropicais (Wickler 1968, Dafni 1984, Pough 1988, Marques & Puerto 1991, Williamson 1992, Savage & Slowinski 1992, Provenza *et al.* 2000, Randall 2005). Provavelmente por sua grande vistosidade e grande quantidade de polimorfismos em certos grupos abundantes, além de ter sido o grupo que alavancou os trabalhos acerca do mimetismo a ordem Lepidoptera ainda é o grupo mais abordado na grande maioria dos estudos acerca do mimetismo (Bates 1962, Müller 1879, Poulton 1909), o que se deve também ao bom conhecimento taxômico do grupo. Inúmeros trabalhos recentes sobre o mimetismo neste grupo podem ser citados, principalmente em lepidópteros neotropicais (*e.g.* Brown 1992, Tyler *et al.* 1994, Mallet & Gilbert 1995, Kappan 2001, Joron 2005, Pinheiro 2007) e africanos (*e.g.* Smith 1976, Clarke *et al.* 1995, DeVries 2003), entre outros (*e.g.* Yen *et al.* 2005, Mullen 2006).

Dentre os artrópodes, devido à sua grande diversidade biológica, e ampla gama de defesas naturais, existem casos de mimetismo em praticamente todos os grupos, com relação principalmente aos insetos, sendo que dentre os principais modelos, além dos lepidópteros, estão os insetos das ordens Hymenoptera, Coleoptera e Hemiptera (*e.g.* Wallace 1867, 1879, Shelford 1902, 1916), onde podem ser observados uma grande quantidade de anéis miméticos müllerianos. Várias espécies de Lepidoptera são polimórficas, sendo que alguns outros grupos de insetos também apresentam certos

graus de polimorfismo, como ortópteros, neurópteros, hemípteros, coleópteros, himenópteros e dípteros (*e.g.* Conn 1972, Richards 1978, Del-Claro 1991a, Opler 1981, Oliveira 1985, Vasconcellos-Neto 1987, Machado & Valiati 2006).

Apesar de Franks & Noble (2004) indicarem a necessidade de semelhança inicial entre modelos e mímicos para que ocorra a evolução do mimetismo, podemos notar que, particularmente em artrópodes, há uma enorme gama de grandes mudanças evolutivas que ocorreram nos mímicos, sejam elas comportamentais ou morfológicas. Dentre as mudanças morfológicas, são exemplos extremos as modificações em mímicos de formigas e vespas, que possuem afilamento do abdômen (ou certa transparência nos primeiros segmentos abdominais para ‘simular’ uma cintura, Fig. 3) e extrema redução das asas posteriores (em coleópteros e hemípteros), ou, por exemplo, expansão dos élitros para imitar licídeos (Linsley 1959; Martins & Galileo 1991a, Weller *et al.* 2000, Simmons & Weller 2002; Fig. 4f)

Grande parte dos himenópteros possuem ferrões associados a glândulas de veneno, o que faz desse grupo uma ótima fonte de modelos, sendo possível discutir o mimetismo mülleriano para diversos táxons, sem deixar de lado a possibilidade do significado social na evolução dos padrões de coloração (Poulton 1890, Waldbauer & Sheldon 1971, Richards 1978, Parrish & Fowler 1983). Vespas (incluindo Vespidae, Pompilidae, Sphecidae e Ichnemoneoidea) e abelhas (Apidae), em geral têm poderosos ferrões que são utilizados na defesa, sendo que algumas espécies são extremamente agressivas, podendo, dessa forma, ser imitadas por outras vespas e abelhas menos agressivas ou desprovidas de ferrão (Judd 1899, Richards 1978, O’Donnell & Joyce 1999, Smith-Prado 2005) além de outros insetos, como moscas, besouros, mariposas, esperanças e mantispídeos (Shelford 1902, Linsley 1959, Silberglied & Eisner 1969, Waldbauer & Sheldon 1971, Opler 1981, Del-Claro 1991a; Fig. 3g-l). Muitas espécies de abelhas e mamangavas também são bastante agressivas, sendo modelos para moscas, besouros e hemípteros (Linsley 1959, Waldbauer & Sheldon 1971, Waldbauer 1988). Na Serra do Japi, existe um caso muito interessante de polimorfismo mimético em *Scaphura nigra* Thunberg, 1824 (Orthoptera), que possui três tipos diferentes de padrão de coloração, o que os permite imitar três espécies diferentes de vespas (Del-Claro 1991a; Fig. 3g-i).

O mimetismo químico produz interações extremamente interessantes (*e.g.* Dettner & Liepert 1994, Yeorgan 1994), sendo extremamente importantes e comuns nos grupos eusociais, principalmente em relação a mímicos parasitas (*e.g.* Akino *et al.* 1999,

Brandt *et al.* 2005). Formigas são bastante imitadas, principalmente por aranhas, besouros, hemípteros, mantódeos, entre outros, pois além do comportamento agressivo associado à presença do ferrão, muitos predadores apresentam aversão inata às formigas e, conseqüentemente, aos seus mímicos (Oliveira 1988, McIver & Stonedahl 1993, Ito *et al.* 2004, Opitz 2005, Nelson & Jackson 2006, Dellapé & Melo 2007, Ceccarelli 2008 –veja também várias referências em Edmunds 1974; Fig. 3a-f).

Diversas famílias dentro da ordem Coleoptera são constituídas de espécies com defesas químicas (*e.g.* Blum 1981, Dettner 1987), sendo que várias espécies de coleópteros atuam como modelos centrais em casos de mimetismo. Este grupo, o mais diverso dentre os animais, apresenta particular abundância e diversidade na região Neotropical, contendo *ca.* 20% da fauna mundial, apesar de ser ainda pouco estudada se comparada com outras regiões (Costa 2000). Nesse sentido, a diversidade destes animais que possuem defesas químicas na região Neotropical também é grande, bem como a quantidade de espécies que atuam como modelos e mímicos.

A família Chrysomelidae possui diversas espécies notadamente tóxicas distribuídas nas suas várias subfamílias, sendo que algumas apresentam sangramento reflexo (*e.g.* Matsuda 1982), ou seja, ocorre a liberação da hemolinfa quando há certa pressão sobre alguma estrutura corporal. Estes besouros são geralmente bastante coloridos ou brilhantes e além de toxinas, exibem um comportamento de fuga particular, que muitas vezes também são observados nos mímicos. Na Serra do Japi, encontramos um caso desse tipo entre *Omophoita octoguttata* (Fabricius, 1775) e *Adesmus coligatus* (Redtenbacher, 1867) (Del-Claro 1991b; Fig. 4a,b). Diversos táxons podem imitar os besouros desta família, como aranhas, baratas e outros coleópteros, além de ocorrer polimorfismo mimético e mimetismo mülleriano em algumas espécies (Chopard 1949, Linsley 1959, Vasconcellos-Neto 1988, Del-Claro 1991b, Staines 1999, Chaboo 2007).

Várias outras famílias de besouros, como Meloidae, Oedemeridae, Carabidae, Staphylinidae, Coccinellidae, Pyrochroidae, Lycidae, Lampyridae, Cantharidae entre outros, possuem várias espécies tóxicas e com coloração aposemática, nos quais ocorrem diversos tipos de liberação de toxinas (*cf.* Blum 1981, Dettner 1987, Eisner *et al.* 2005). Estes besouros podem estar envolvidos em casos de mimetismo batesiano ou mülleriano, sendo que as toxinas presentes nestes e em outros grupos podem ser obtidas através da síntese orgânica ou da assimilação e modificação de substâncias obtidas através da alimentação, principalmente herbivoria.

Mimetismo em besouros da família Lycidae

Um grupo de Coleoptera que chama atenção em relação aos padrões de coloração e toxicidade é a superfamília Elateroidea. A maioria dos besouros antigamente denominados como ‘Malacodermes’ (*viz.* Cantharidae, Lampyridae, Lycidae e relativos), são bem conhecidos há muito tempo por sua coloração aposemática, gosto desagradável e por serem especialmente abundantes e diversos em regiões tropicais, além de apresentarem simpatria com grupos de padrão de coloração semelhante (*e.g.* Wallace 1870, 1879, Gorham 1880). Segundo Dettner (1987) há uma surpreendente variedade de componentes químicos defensivos nestas três principais famílias. Na região Neotropical, este grupo possui quase 6.000 espécies descritas, o que representa *ca.* 30% das espécies conhecidas no mundo, enquanto que no Brasil, este grupo representa *ca.* 15% da fauna mundial (Costa 2000). Vários são os grupos que atuam como mímicos destas famílias ao redor do planeta, sendo que em uma mesma família de mímicos (*e.g.* Cerambycidae), podemos encontrar diferentes espécies que imitam espécies de Cantharidae, Lampyridae e Lycidae (Linsley 1959).

A família Lycidae em especial, é bem conhecida por ser constituída de espécies que são modelos centrais em casos de mimetismo (Wallace 1867, Belt 1874, Marshall & Poulton 1902, Shelford 1902, 1916). Estes besouros possuem coloração vistosa, com padrões de coloração envolvendo tons de amarelo, laranja e vermelho, frequentemente combinados com preto (veja Gorham 1880; Waterhouse 1879, Marshall & Poulton 1902, Linsley *et al.* 1961, Bocak & Yagi, no prelo) (Figs. 2c-f; 4c-d). São tóxicos e/ou impalatáveis aos predadores, sendo muitas vezes soltos sem grandes injúrias quando algum animal tenta predá-los (Marshall & Poulton 1902, Shelford 1916, Darlington 1938, Linsley *et al.* 1961, Selander *et al.* 1963, Crowson 1981, Moore & Brown 1981, Del-Claro & Vasconcellos-Neto 1992).

Estudos sobre a composição química dos compostos presentes em algumas espécies de licídeos demonstram a presença de ácidos acetilênicos e de grande quantidade de ácido licídico, entre outras substâncias, que ocasionam alta rejeição por parte dos predadores (Moore & Brown 1981, 1989, Eisner *et al.* 2008). As propriedades tóxicas presentes em animais impalatáveis podem ter duas origens: biosíntese (Veith *et al.* 1997, Laurent *et al.* 2003, Pankewitz *et al.* 2007 –veja também Kunert *et al.* 2008) ou através do seqüestro de toxinas, pela alimentação (Brower 1969, Tullberg *et al.*

2000, Aliabadi *et al.* 2002). Segundo Eisner *et al.* (2008), em Lycidae, é bastante provável que ocorra a síntese orgânica, já que indivíduos de diferentes espécies, coletados em locais diferentes apresentam grande quantidade e pouca variação de substâncias tóxicas, além do que os adultos desta família não são herbívoros, então não poderiam retirar as toxinas de plantas com substâncias tóxicas.

Uma característica comum em besouros da família Lycidae é o sangramento reflexo, sendo que a hemolinfa tóxica pode ter coloração branca, cinza-claro, amarela ou rosa, podendo ser liberada por diversas partes do corpo, como junções (segmentos abdominais, pelas suturas do tórax e pelas pernas), através da ruptura de membranas finas do corpo do animal (*e.g.* élitros; Fig. 4g) (Marshall & Poulton 1902, Darlington 1938, Costa Lima 1953, Linsley *et al.* 1961, Eisner *et al.* 2008) e até pelas antenas, quando cortadas (E.A. Nascimento, obs. pess.; Fig. 4h).

Esta família possui distribuição mundial, com *ca.* 3500 espécies, sendo bastante abundantes nas regiões tropicais. Se comparada a Cantharidae e Lampyridae, historicamente esta família tem sido pouco estudada na região Neotropical (*ca.* 25% da licidofauna mundial), sendo ainda menos conhecida no Brasil (que atualmente comporta pouco mais de 4% da fauna mundial) (Costa 2000). Estes valores baixos, especialmente no Brasil, não se tratam da baixa diversidade, mas sim da grande escassez de estudos na região.

Mais recentemente a família Lycidae vem recebendo maior atenção a partir do trabalho de Bocak & Bocakova (1990), que fizeram uma consistente revisão das categorias taxonômicas acima de gênero (supragenérica) dos licídeos. Atualmente, além da ampliação do conhecimento sobre a distribuição geográfica, têm se resolvido várias questões acerca da taxonomia e das relações filogenéticas do grupo, através de revisões e descrições de novos táxons e do posicionamento mais preciso nas filogenias, abordando especialmente os grupos neotropicais (Bocakova 2003, 2005, Nascimento & Bocakova 2009), o que pode prover um maior entendimento das relações miméticas na família e uma compreensão da evolução e dinâmica do mimetismo entre os táxons de Lycidae.

A respeito dos aspectos ecológicos, como seria esperado, devido ao desconhecimento taxonômico, pouco se sabe sobre a ecologia dos licídeos em geral. São besouros que têm andar e vôo lentos, principalmente quando comparados com espécies dos grupos-irmãos Cantharidae e Lampyridae, que procuram fugir quando

percebem algum tipo de ameaça, ao contrário dos licídeos que apresentam letargia mesmo quando manipulados (Marshall & Poulton 1902).

Os hábitos alimentares das larvas de Lycidae não são bem conhecidos, sendo que a literatura apresenta espécies em que as larvas possuem hábitos predadores e detritívoros (Shelford 1916, Miller 1988, Bocak & Matsuda 2003), são comumente encontradas sob cascas de árvores (Costa Lima 1953, Costa *et al.* 1988, Miller 1988) ou em troncos em decomposição (Miller 1997, Bocak & Matsuda 2003, Biffi 2009). As larvas geralmente são vistas agregadas, principalmente quando se preparam para a fase de pupa (Withycombe 1926, Bocak & Matsuda 2003, Hall & Branham 2008). De acordo com alguns autores (Shelford 1916, Costa *et al.* 1988, Bocak & Matsuda 2003), além dos adultos, as larvas de algumas espécies também apresentam coloração aposemática, indicando que, provavelmente, já sejam tóxicas neste estágio, o que pode corroborar a hipótese da síntese orgânica de toxinas.

Em alguns gêneros, o dimorfismo sexual é acentuado, como em *Calopteron*, onde a fêmea possui tamanho corporal consideravelmente maior que o macho em muitas espécies (Fig. 2f). Em alguns gêneros, os machos possuem antenas pectinadas (*Calocladon*, *Emplectus*, *Leptoceletes*, *Lycoplateros*; *e.g.* Fig. 17.4) ou fortemente serradas (*Idiopteron*, *Mesopteron*; *e.g.* Fig. 28.4), diferentemente das fêmeas, que têm antenas filiformes ou fracamente serradas.

Dentre os adultos, algumas espécies, principalmente aquelas pertencentes aos gêneros que apresentam rostro e que visitam flores (*viz.* *Lycus*, *Lycostomus*, *Macrolygisterus*, *Metriorrhynchus*), podem atuar como polinizadores complementares (Bernhardt 2000, Hawkeswood & Turner 2004, Shuttleworth & Johnson 2009). Em geral, indivíduos adultos vivem sobre folhas nas plantas, geralmente solitários, provavelmente procurando por detritos ou líquidos, onde os padrões de coloração aposemáticos chamam ainda mais a atenção, devido ao contraste com um substrato verde (Figs. 2c-f; 4c,d). Algumas espécies vivem agregadas, forrageando e/ou copulando (Linsley *et al.* 1961, Eisner & Kafatos 1962, Williams & Blackmer 1991).

Em Lycidae, hábitos gregários, andar e vôo lentos e exposição sobre folhas, agitando as antenas para cima e para baixo, levantando e abaixando os élitros, entre outros fatores, são importantes comportamentos comuns a serem imitados pelos mímicos (Linsley *et al.* 1961, Eisner *et al.* 1962). Possuem hábitos diurnos, apesar de alguns indivíduos serem atraídos por fontes ou armadilhas luminosas (Darlington 1938, E.A. Nascimento, obs. pess.). Hábitos gregários, em insetos aposemáticos, aumentam o

poder de sinalização de advertência para os predadores (Pasteels *et al.* 1983, Gamberale & Tullberg 1998, Riipi *et al.* 2001, Bonacci *et al.* 2009). Para alguns grupos de mímicos este processo é facilitado, pois algumas espécies de besouros e hemípteros emitem feromônios de agregação e são, em grande parte, monófagos (Pasteels *et al.* 1983).

Um dos primeiros naturalistas a perceber e fazer notas sobre o mimetismo em Lycidae foi o naturalista William J. Burchell, viajando pela África (1810 a 1815) e Brasil (1825 a 1830) (Poulton 1909). Wallace (1870) relatou licídeos e seus mímicos na América Central, Ásia e Austrália, relatando a rejeição de modelos por parte de predadores. Guy A. K. Marshall, também notou os anéis miméticos em Lycidae, quando identificou os insetos coletados por W. J. Burchell e atestando sobre a toxicidade destes animais de ‘esquemas de cores conspícuos e simples’ na África (Marshall & Poulton 1902, Poulton 1909). Shelford (1902, 1916) fez grandes contribuições ao estudar anéis miméticos de licídeos, principalmente em Bornéu. Chopard (1949) também chamou a atenção para o assunto, atribuindo inclusive himenópteros e dípteros como mímicos de Lycidae, além de outros coleópteros, hemípteros e lepidópteros. A respeito dos nomes utilizados para indicar a semelhança com os licídeos, os mímicos têm sido denominados como “lycoids” (Marshall & Poulton 1902, Shelford 1902), “lycidomorphes” (Chopard 1949) ou “lyciformes” (Martins & Galileo 1991a).

Algumas publicações tratam dos anéis müllerianos em Lycidae e seus mímicos, porém raramente foram feitas coletas sistematizadas (Marshall & Poulton 1902, Shelford 1902, 1916, Darlington 1938, Linsley *et al.* 1961, Selander *et al.* 1963). Marshall & Poulton (1902) relatam vários táxons de modelos e mímicos, ilustrados em uma belíssima prancha, onde seis espécies de *Lycus* atuam como modelos. Os mímicos, na maioria müllerianos, segundo Marshall & Poulton (1902), são coleópteros (Cantharidae, Scarabaeidae, Prionoceridae, Megalopodidae, Chrysomelidae, Tenebrionidae e Cerambycidae), himenópteros (Braconidae, Pompilidae, Crabronidae, Vespidae), hemípteros (Lygaeidae, Reduviidae e Pyrrhocoridae), lepidópteros (Noctuidae e Zygaenidae) e um díptero (Asilidae).

No sudeste asiático, Shelford (1902, 1916) encontrou várias espécies mímicas de Lycidae, como coleópteros das famílias Cerambycidae, Eucnemidae, Elateridae, Cleridae, Rhipiceridae, Chrysomelidae, além de hemípteros (Reduviidae, Rhopalidae e Pyrrhocoridae) e uma espécie de mariposa (Zygaenidae), sendo os modelos espécies dos gêneros *Metriorrhynchus*, *Lycostomus*, *Calochromus*, *Cautires*, *Taphes*, *Ditoneces* e *Melampyrus* (os dois últimos atualmente estão incorporados ao gênero *Plateros*).

Darlington (1938) apresentou um trabalho sobre licídeos de Cuba e seus mímicos, apontado três espécies de *Lycus* como modelos e onze espécies de mímicos, distribuídas em cinco famílias de Coleoptera: Lampyridae, Cantharidae, Oedemeridae, Elateridae e Cerambycidae. Posteriormente, Pearsons (1940) acrescentou Throscidae e Chrysomelidae (Hispinæ) à lista de mímicos de *Lycus* em Cuba.

Linsley *et al.* (1961) trataram de duas assembléias miméticas de espécies-irmãs de *Lycus* (4 spp.) e seus mímicos (2 espécies de Cerambycidae e 4 espécies de Lepidoptera) nos Estados Unidos. Todavia, Linsley *et al.* (1961) sugerem a existência de outros dois anéis miméticos, sendo que um deles teria espécies de gêneros diferentes como modelos: *Lycus lateralis* Melsheimer, 1846 e *Caenia dimidiata* (Fabricius, 1801).

Pelo menos 200 espécies em 60 gêneros e 21 tribos de Cerambycidae são consideradas mímicas de Lycidae (Linsley 1959). De acordo com Moore & Brown (1981, 1989), os licídeos são imitados por pelo menos seis outras famílias de Coleoptera (Buprestidae, Meloidae, Oedemeridae, Cerambycidae, Pythidae e Belidae – as duas últimas composta de mímicos batesianos). Algumas espécies de Noctuidae (Acrtiinae), também são consideradas como mímicos müllerianos de Lycidae (Forbes 1939, Linsley *et al.* 1961, Adams 1992, Sherrat 2008). No México, Selander *et al.* (1963) encontraram mímicos e modelos já reportados por Linsley *et al.* (1961). Algumas inferências mais recentes sobre anéis müllerianos e sua evolução são feitas para licídeos asiáticos (Dvorak & Bocak 2007, Bocak & Yagi, no prelo).

No Brasil, o estudo destes anéis ou complexos miméticos não foram pesquisados a fundo, proporcionando uma grande lacuna para este imenso grupo em relação aos já bem estudados anéis miméticos, como, por exemplo, em Lepidoptera (*e.g.* Bates 1862, Müller 1878, Brown 1979, 1992, Francini & Penz 2006 –veja também Jiggins 2008). Costa Lima (1953) cita besouros cerambicídeos (*Lycomimus albocinctus* Melzer, 1931) e clerídeos (*Ichnea lycoides* Castelnau, 1836; *Platynoptera lyciformis* Chevrolat, 1834 e *P. lycoides* Spinola, 1844) além de mariposas da família Noctuidae (*Correbidia lycoides* (Walker, 1854) e *C. terminalis* (Walker, 1856)) como modelos de Lycidae.

No Paraná, Torres (2000) defendeu uma tese interessante, coletando sistematicamente licídeos e seus mímicos durante um ano, encontrando como mímicos müllerianos, espécies das famílias Lycidae, Meloidae, Oedemeridae, Cantharidae e Lampyridae, além de Coreidae (Hemiptera), e como mímicos batesianos de Lycidae, as famílias Cerambycidae, Belidae, Elateridae e Chrysomelidae. Os licídeos encontrados foram identificados como três espécies de *Calopteron* e uma espécie de Platerodini. Os

crisomelídeos (identificados como *Chalepus* spp.) que foram indicados como mímicos batesianos, provavelmente são mímicos müllerianos. Costa Lima (1953) já sentia a falta de informação sobre o mimetismo em Lycidae, sendo que atualmente o quadro permanece semelhante, tendo-se poucas citações acerca do mimetismo para este grupo no Brasil, sendo o trabalho de Torres (2000) o mais sistemático, enquanto que há outros mais gerais, com algumas citações (Del-Claro & Vasconcellos-Neto 1992, Monné & Monné 2004, Martins & Galileo 1991a, 1991b, Galileo & Martins 2005).

Desse modo, estudos sobre mimetismo em Lycidae são necessários no Brasil, sendo que, aliados à taxonomia podem gerar resultados consistentes e muito interessantes no que diz respeito às interações miméticas entre os próprios licídeos e também, com outros grupos. Portanto, nesta tese busca-se comprovar ou refutar, principalmente através de dados observacionais de campo, as seguintes hipóteses:

1. Os Lycidae são animais aposemáticos, sendo que várias espécies são modelos centrais para diversas espécies de mímicos, o que caracteriza um anel mimético;
2. Existem diferentes padrões de coloração nos licídeos, o que proporciona a existência de diferentes anéis miméticos, constituídos por espécies distintas de modelos e mímicos;
3. Os anéis miméticos persistem ao longo do tempo, variando as espécies que os compõe, dependendo de condições físicas e bióticas do ambiente.

Assim, buscou-se identificar, de acordo com os padrões de coloração, quais são os táxons que atuam como modelos e mímicos dos licídeos na vegetação de Floresta Atlântica semi-decídua de interior no sudeste do Brasil, e qual o comportamento destes táxons ao longo do tempo, relacionando em que época do ano ocorrem e em quais localidades, bem como os horários em que ocorrem e suas preferências comportamentais.

Material e métodos

Material e métodos

O estudo foi realizado em duas áreas naturais, inseridas em duas Unidades de Conservação do Estado de São Paulo, no sudeste brasileiro, na Reserva Biológica Serra do Japi (município de Jundáí) e na Estação Ecológica de Ribeirão Preto (Mata Santa Tereza – município de Ribeirão Preto) (Fig. 5).

As coletas sistematizadas foram realizadas de janeiro a dezembro de 2007, durante o período de luz do dia, por um coletor, utilizando-se de rede entomológica, caminhando por trilhas na vegetação, sempre em um mesmo sentido, sendo consideradas as bordas das trilhas e até três metros em direção ao interior da mata. Foram coletados todos os licídeos e outros insetos com padrão de coloração e comportamento semelhantes aos modelos, sendo anotados o horário em que foram coletados, a situação em que estavam (voando, sobre folha, etc.) e o estrato em que se encontravam (altura a partir do solo: 0-1m; 1,1-2m e 2,1-3m). Depois de coletados, os insetos foram mortos em câmaras mortíferas com acetato de etila e montados em alfinetes entomológicos no laboratório. Posteriormente, foram fotografados e medidos quanto ao seu comprimento corporal através do programa Leica IM50, utilizando-se de uma câmera fotográfica digital acoplada a um microscópio estereoscópico Leica DFC500 do Departamento de Biologia da FFCLRP - Setor de Ecologia. Para verificar se houve significância entre as diferenças de tamanho corporal, ocorrência mensal, horário de atividade, estrato e preferência comportamental, foi realizado o teste U de Mann-Witney, comparando-se modelos e mímicos em geral e em cada padrão de coloração.

Reserva Biológica Serra do Japi

A Reserva Biológica Serra do Japi, a partir daqui, JAPI, é uma Unidade de Conservação municipal, localizada no município de Jundáí, sudeste do estado de São Paulo. Esta UC possui *ca.* 2.071 ha, e é constituída em grande parte por vegetação mesófila semidecídua, (Cardoso-Leite *et al.* 2005; Fig 5b). A Serra do Japi é bastante conhecida por suas belezas naturais, sendo alvo do ecoturismo. O conhecimento biológico deste local é bastante razoável, pois muitos cientistas já realizaram pesquisas no local, o que permite que já exista um livro sobre o local (Morelato 1992), que apresenta vários aspectos sobre a fauna e flora da região. Neste local as coletas foram realizadas ao longo de 7 km, durante 3 dias consecutivos por mês.

Estação Ecológica de Ribeirão Preto

A Estação Ecológica de Ribeirão Preto, popularmente conhecida como Mata Santa Tereza, a partir daqui, MST, é uma Unidade de Conservação inserida no município de Ribeirão Preto, nordeste do Estado de São Paulo, sendo gerida pelo Instituto Florestal. Esta UC possui *ca.* 154 ha, sendo um remanescente de Floresta Atlântica, caracterizada por vegetação mesófila semidecídua (Kotchetkoff-Henriques 2003; Fig 5a).

A Mata Santa Tereza é muito conhecida e freqüentada pela população da região de Ribeirão Preto, que vêm nesta Estação Ecológica um local para lazer e contato com a natureza. A entrada da população na MST se dá pelo livre acesso permitido pela ‘estrada velha de Guatapará’, que corta a UC. Isso se torna um problema para a Mata, pois as pessoas frequentemente levam alimentos para os macacos-prego, o que proporciona o aumento populacional, endogamia e várias doenças nestes animais, (J.M.J Amaral com. pess.). Além disso, o local é utilizado para cultos religiosos, o que torna constante o perigo de incêndios, principalmente nas estações secas. No campo científico, recentemente foi realizado um levantamento de fauna e flora para a confecção de um plano de manejo, onde foram estudados vegetais, vertebrados (principalmente aves) e artrópodes, onde principalmente os insetos foram abordados, o que permitiu a preparação de um livro que será publicado em breve. As coletas neste local foram realizadas a cada quinze dias, percorrendo 5 km por dia.

Identificações taxonômicas

Para a identificação dos gêneros dos licídeos, todos os indivíduos tiveram seu abdome dissecado, a fim de extrair a genitália, pois vários gêneros de Lycidae são separados taxonomicamente a partir da morfologia da genitália (principalmente dos machos), já que vários gêneros são muito semelhantes externamente. Para a extração da genitália, o abdome de cada indivíduo foi separado do restante do corpo e fervido em KOH durante 1 minuto, sendo a genitália então retirada e colocada em ácido acético por 1 minuto. Em seguida, a genitália era mergulhada em álcool absoluto por meia hora, e posteriormente acondicionada em pequenos tubos com glicerina, alfinetados juntamente com o espécime correspondente.

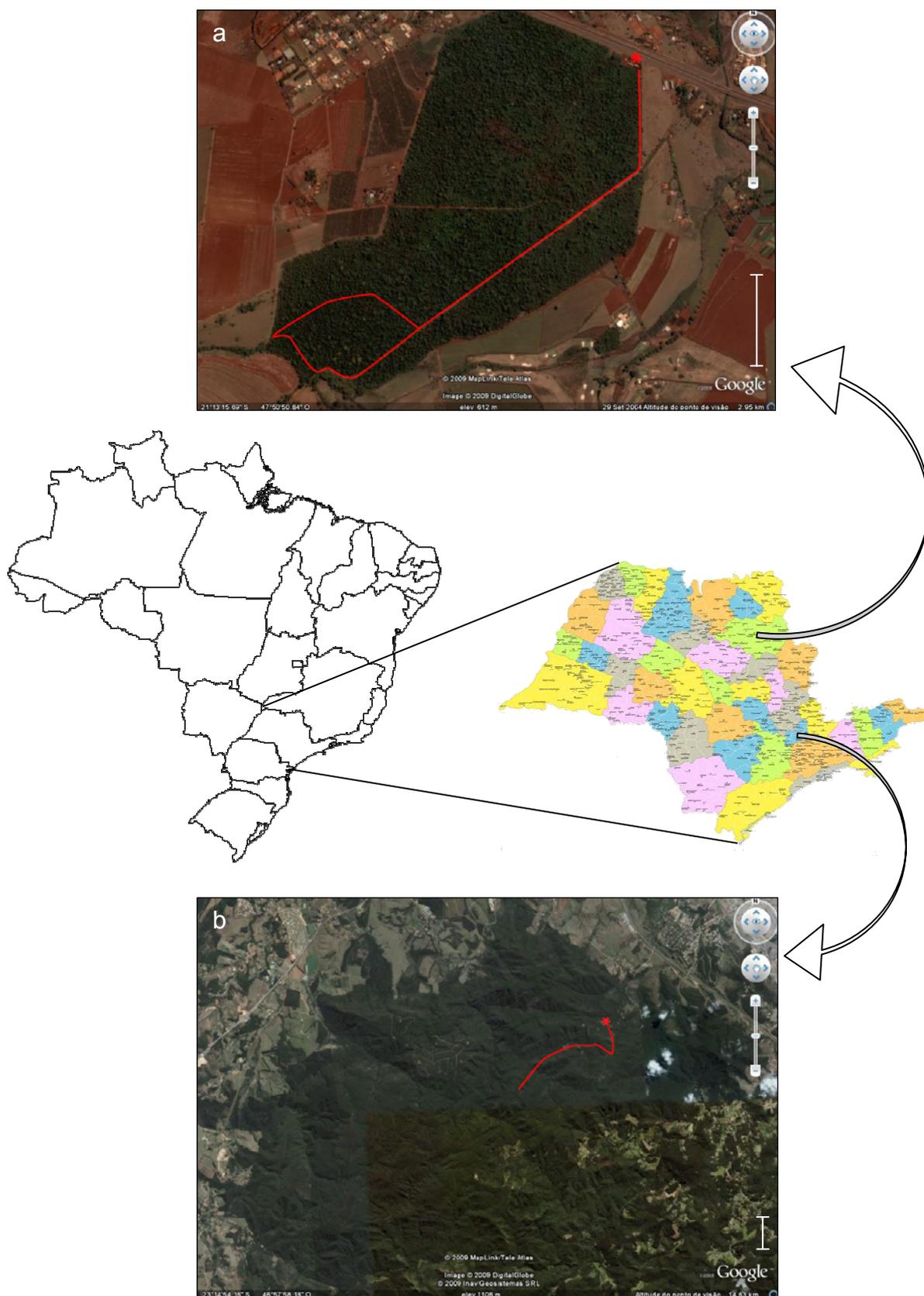


Figura 5. Localização dos sítios de coleta: **a.** Estação Ecológica de Ribeirão Preto (Mata Santa Tereza), Ribeirão Preto-SP; **b.** Reserva Biológica Serra do Japi, Jundiá-SP. Em vermelho, as trilhas percorridas.

*: sede das UCs. Escala: 1km.

A partir disso, os gêneros foram separados em morfoespécies, também com o auxílio da morfologia das genitálias. Para uma sinopse da situação atual da taxonomia de Lycidae no Brasil, veja o Anexo II.

A identificação das licídeos foi realizada utilizando-se chaves específicas para o grupo (Bocak & Bocakova 1990, Bocakova 2003), bem como o auxílio da Profa. Dra. Milada Bocakova e sua orientação direta (visita de três meses financiada pelo CNPq ‘bolsa de doutorado sanduíche’, por projeto concedido ao orientador (processo nº 200535/2008-0), durante o ano de 2008, realizado na República Tcheca, Palacky University, cidade de Olomouc). Os mímicos foram identificados com o auxílio de chaves apropriadas para famílias e com o auxílio de colegas e especialistas, para os casos em que foram identificados em níveis taxonômicos mais inclusivos: Ubirajara R. Martins (Cerambycidae), Sonia M. Casari (Elateridae), Simone P. Rosa (Lampyridae) e Carlos Campaner (Coleoptera e Hemiptera), do Museu de Zoologia da USP; Jocélia Grazia (Pentatomidae), da UFRGS; Luciano A. Moura (Chrysomelidae: Galerucinae), da FZB/RS; Weston Opitz (Cleridae) da Kansas Wesleyan University; Charles L. Staines (Chrysomelidae: Hispinae) do National Museum of Natural History – Smithsonian Institution; Gabriel Biffi (Cantharidae e outros Coleoptera) da FFCLRP-USP.

Todos os insetos deste estudo foram coletados com autorização do IBAMA (nº 13276-1), da prefeitura de Jundiá e do Instituto Florestal.

Os padrões de cores

Um complexo mimético, em animais com coloração aposemática, é o conjunto dos animais que compartilham padrões de coloração semelhantes. Para Lycidae, o padrão mais conhecido é o clássico ‘preto-amarelo-preto’, que consiste em faixas ou adornos envolvendo essas cores; mas também são registrados os padrões ‘amarelo e preto’, geralmente com a região distal do élitro ou apenas o pronoto preto; e ‘preto’, sendo o besouro quase que inteiramente preto, exceto pela região umeral e/ou pronoto (ou parte deste) amarelos (veja Shelford 1902, Poulton 1909, Linsley *et al.* 1961).

Potanto, para uma abordagem mais prática, foram categorizados três padrões de coloração: ‘preto’ (PRT), ‘preto e amarelo’ (PEA) e ‘preto-amarelo-preto’ (PAP) (Figs.

13, 15, 17, 26, 28, 30), todavia, esta divisão não afirma que os padrões não possam ‘interagir’, ou seja, há uma possibilidade de que haja uma generalização por parte dos predadores, especialmente em relação aos padrões ‘preto-amarelo-preto’ e ‘preto e amarelo’. Os complexos miméticos, portanto, serão discutidos de acordo com os padrões de coloração encontrados para modelos e mímicos, que foram determinados da seguinte maneira:

1- Preto (PRT) – Neste padrão, os animais tem a coloração predominantemente preta, mas apresentam o pronoto (ou parte dele) e/ou a região umeral com coloração amarelada. Em Lycidae, este tipo de padrão é muito comum (Figs. 13, 26), sendo que nos mímicos, geralmente só o pronoto apresenta-se amarelo. Mesmo com uma pequena área com coloração chamativa, podemos considerar estes animais como aposemáticos, pois os pássaros percebem amarelo, laranja e vermelho muito melhor que os humanos.

2- Preto e Amarelo (PEA) – Os animais com esse padrão apresentam grande parte do corpo com coloração amarela, sendo que aqui serão considerados os animais que possuem no mínimo 55% da região dorsal amarela. Geralmente a cor preta concentra-se no ápice dos élitros e parte do pronoto, podendo ser notada também no escutelo e na porção apical da margem interna dos élitros (Figs. 15, 28).

3- Preto-Amarelo-Preto (PAP) – Este padrão de coloração é, provavelmente o mais popularmente conhecido. Nele, os animais apresentam faixas amarelas e pretas ao longo do corpo dos animais, porém essas faixas podem ter ornamentações, como mostrado nas Figuras 17 e 30. São considerados aqui, portanto, animais que não possuam mais de 30% da superfície dorsal amarela, não importando a presença estritamente delimitada de uma faixa ou o número de faixas que o animal exiba.

Resultados

Serra do Japi

No ano de 2007 a região da Serra do Japi apresentou alguns períodos de chuvas fortes, o que se repetiu nos anos seguintes. A precipitação acumulada para o ano de 2007 foi de 1335,1 mm, sendo que a média pluviométrica foi igual a 111,26 mm/mês. Quanto à temperatura, a média anual foi de 21,8 °C, sendo julho o mês mais frio (Fig. 6).

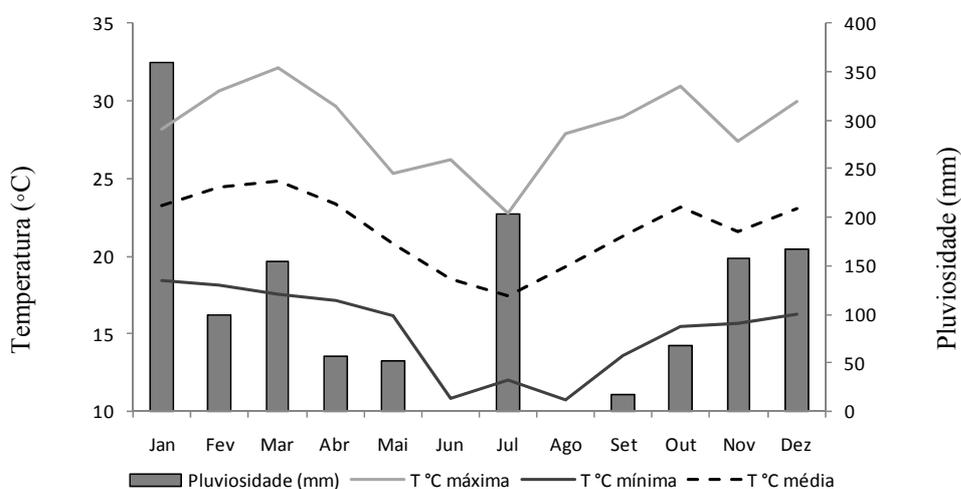


Figura 6. Variáveis climáticas (temperatura x pluviosidade) no ano 2007 na Serra do Japi¹.

Modelos

Na Serra do Japi foram coletados 164 Lycidae, tendo sido encontrados onze gêneros, pertencentes a duas subfamílias: Lycinae (Calopterini): *Calopteron*, *Cyrpteron*, *Emplectus*, *Falsocaenia*, *Haplobothris*, *Idiopteron*, *Lycoplateros* e *Mesopteron*; e Erotinae (Platerodini): *Falsocalleros*, *Plateros* e *Teroplas*. No total, 33 espécies de Lycidae foram encontradas e assumidas como modelos centrais na Serra do Japi com três padrões de coloração distintos (Tabs. 1-3, Figs. 13, 15, 17). O gênero *Calopteron* apresentou a maior diversidade, com nove espécies, seguido por *Plateros* (7 spp.), *Haplobothris* (6 spp.) e *Emplectus* (4 spp.). O gênero *Mesopteron* apresentou duas

¹ Fonte: Ciiagro/ IAC - <http://www.ciiagro.sp.gov.br/ciiagroonline>

espécies, enquanto que *Cyrtopteron*, *Falsocaenia*, *Falsocalleros*, *Idiopteron*, *Lycoplateros* e *Teroplas* foram representados por apenas uma espécie cada (Tabs. 1-3).

Nenhuma espécie de Lycidae apresentou polimorfismo na Serra do Japi. Os gêneros *Falsocalleros* e *Teroplas* apresentaram indivíduos apenas no padrão ‘preto’ (PRT), enquanto que *Calopteron* e *Idiopteron* tiveram representantes somente no padrão ‘preto-amarelo-preto’ (PAP). O padrão ‘preto e amarelo’ (PEA) apresentou quatro gêneros exclusivos: *Cyrtopteron*, *Falsocaenia*, *Lycoplateros* e *Mesopteron*. O gênero *Emplectus* teve indivíduos nos padrões PEA e PAP, enquanto que apenas dois gêneros apresentaram todos os padrões de coloração: *Haplobothris* e *Plateros* (Fig. 7, Tabs. 1-3, Figs. 13, 15, 17).

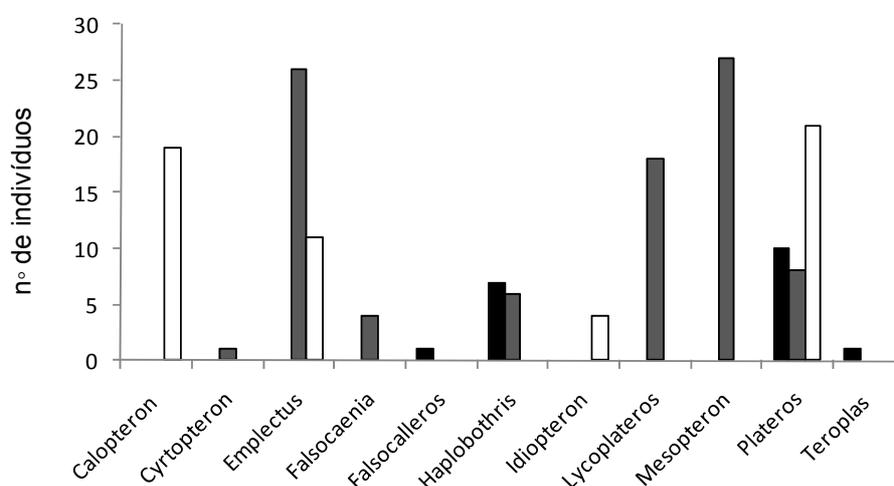


Figura 7. Abundância (número de indivíduos) de cada gênero de Lycidae da Serra do Japi, de acordo com o padrão de coloração: PRT – barras negras; PEA – barras cinzas; PAP – barras brancas) observados em floresta semi-decidual do sudeste do Brasil em 2007.

Mímicos

Um total de 71 espécies de prováveis mímicos de Lycidae foi encontrado na Serra do Japi. Foram registradas oito famílias de besouros: Belidae (1 sp.), Cantharidae (6 spp.), Cerambycidae (6 spp.), Chrysomelidae (13 spp.), Elateridae (2 spp.), Erotylidae (1 sp.), Lampyridae (5 spp.), Megalopodidae (1 sp.), Meloidae (1 sp.), Oedemeridae (1 sp.) e Tenebrionidae (1 sp.); seis famílias de hemípteros: Coreidae (2 spp.), Cicadellidae (1 sp.), Lygaeidae (1 sp.), Miridae (1 sp.), Pyrrhocoridae (1 sp.) e

Reduviidae (2 spp.); cinco famílias de vespas: Argidae (6 spp.), Braconidae (1 sp.), Ichneumonidae (7 spp.), Pergidae (1 sp.) e Tenthredinidae (3 spp.); e dois táxons de mariposas: Tineoidea (3 spp.) e Noctuidae (4 spp.), pertencentes aos três padrões de coloração (Tabs. 1-3, Figs. 13, 15, 17), totalizando 336 indivíduos. Os coleópteros foram os principais mímicos, com 269 indivíduos, sendo que a família mais abundante foi Chrysomelidae (124 indivíduos), amplamente representada por espécimens da subfamília Hispinae (Hispini). Cerambicídeos também foram abundantes (61 indivíduos), assim como cantarídeos e lampirídeos (50 e 25 indivíduos, respectivamente). Dentre as outras ordens a abundância foi bem menor: Hymenoptera, Hemiptera e Lepidoptera (com 34, 19 e 14 indivíduos, respectivamente).

Modelos x mímicos

Analisando os licídeos separadamente, nota-se que nem sempre foram os animais mais abundantes ao longo dos meses, porém, quando os modelos são agrupados com os prováveis mímicos müllerianos, a situação muda e constata-se que raramente os supostos mímicos batesianos superam a abundância de modelos e mímicos müllerianos (Fig. 8). O número de espécies foi parecido entre os modelos e entre os mímicos, sendo que a diferença ocorreu basicamente na abundância de indivíduos (Fig. 9). Os modelos foram mais abundantes, com exceção apenas ao padrão PEA, onde crisomelídeos foram mais abundantes (Tab. 2, Fig. 11).

Analisando todos os padrões de coloração, houve diferença significativa na ocorrência mensal de modelos e mímicos (teste U de Mann-Whitney: $U=22294$; ($Z=-3,44841$); $p<0,05$; $n_1=164$, $n_2=336$). Comparando-se todos os padrões de coloração, houve uma diferença significativa entre o tamanho de modelos e mímicos ($U=23485.50$; ($Z=-2,68502$); $p<0,05$; $n_1=164$, $n_2=336$). Modelos tiveram tamanho médio de $0,82 \pm 0,21$ cm ($X \pm 1$ DP), enquanto os mímicos apresentaram tamanho médio de $0,92 \pm 0,31$ cm ($X \pm 1$ DP).

Considerando os horários de atividade em que modelos e mímicos foram amostrados, encontramos diferença significativa ($U=24105.50$; ($Z=2,279129$); $p<0,05$; $n_1=164$, $n_2=336$). Os modelos foram mais abundantes que os mímicos somente nas primeiras horas do dia na Serra do Japi, das 09:00 às 10:00, enquanto que o pico de atividade se estendeu das 14:00 às 15:00 (Fig. 12a).

Modelos e mímicos freqüentam os mesmos estratos vegetais, ou seja, não diferem estatisticamente na altura dos seus nichos ($U=27129$; ($Z=0,196193$); $p=0,84$; $n_1= 164$, $n_2= 336$), sendo que modelos e mímicos são encontrados em maior quantidade até 1 metro a partir do solo, sendo raros acima de 2 metros do solo (Fig. 12b). Todavia, diferem na escolha de hábitos ($U=19178.50$; ($Z=6,184717$); $p<0,05$, $n_1= 164$, $n_2= 336$), pois os mímicos foram capturados, em sua maioria, em vôo (Fig. 12c). Os locais denominados como ‘outros’ foram troncos e caules, onde foram observados poucos mímicos e nenhum modelo.

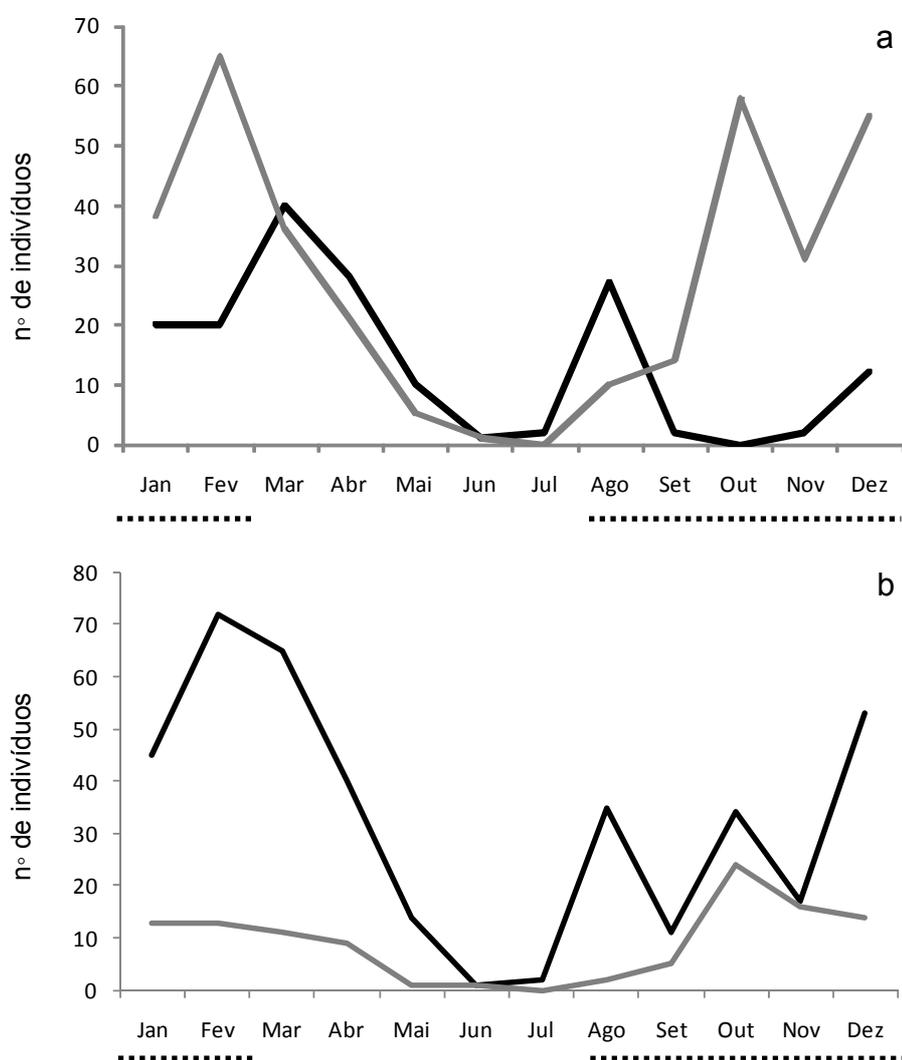


Figura 8. a. Abundância de modelos (linha preta) e mímicos (linha cinza) e **b.** abundância de modelos + mímicos müllerianos (linha preta) e mímicos batesianos (linha cinza) e ao longo do ano de 2007 na Serra do Japi. (..... período de reprodução e aprendizado, independência de aves jovens dos indivíduos parentais).

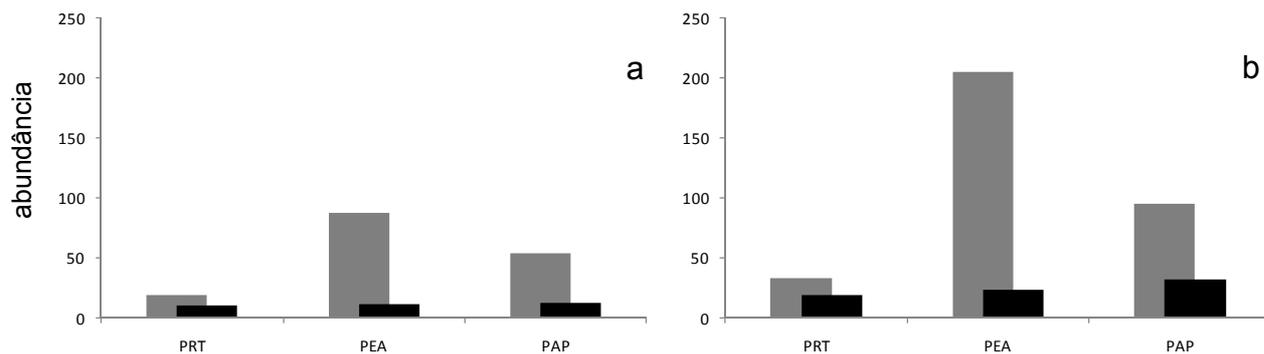


Figura 9. Abundância (número de espécies – barras negras; e de indivíduos – barras cinzas) de modelos (a) e mímicos (b) em cada padrão de coloração na Serra do Japi (PRT- preto; PEA- preto e amarelo; PAP- preto-amarelo-preto).

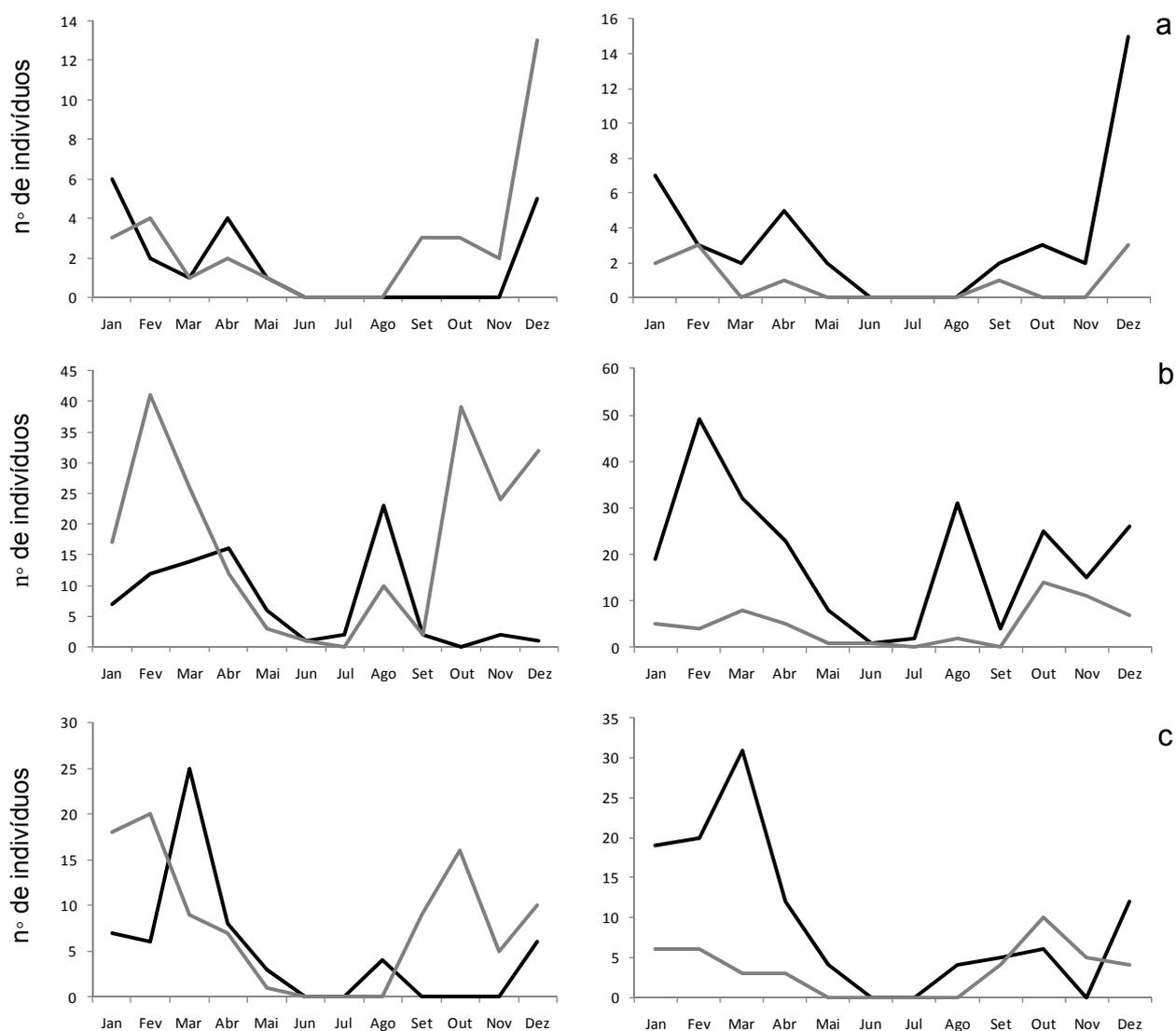


Figura 10. Abundância (número de indivíduos): esquerda- modelos (linha preta) e mímicos (linha cinza); direita- modelos somados aos mímicos müllerianos (linha preta) e mímicos batesianos (linha cinza) dos complexos 'preto' (a), 'preto e amarelo' (b) e 'preto-amarelo-preto' (c), no ano de 2007 na Serra do Japi.

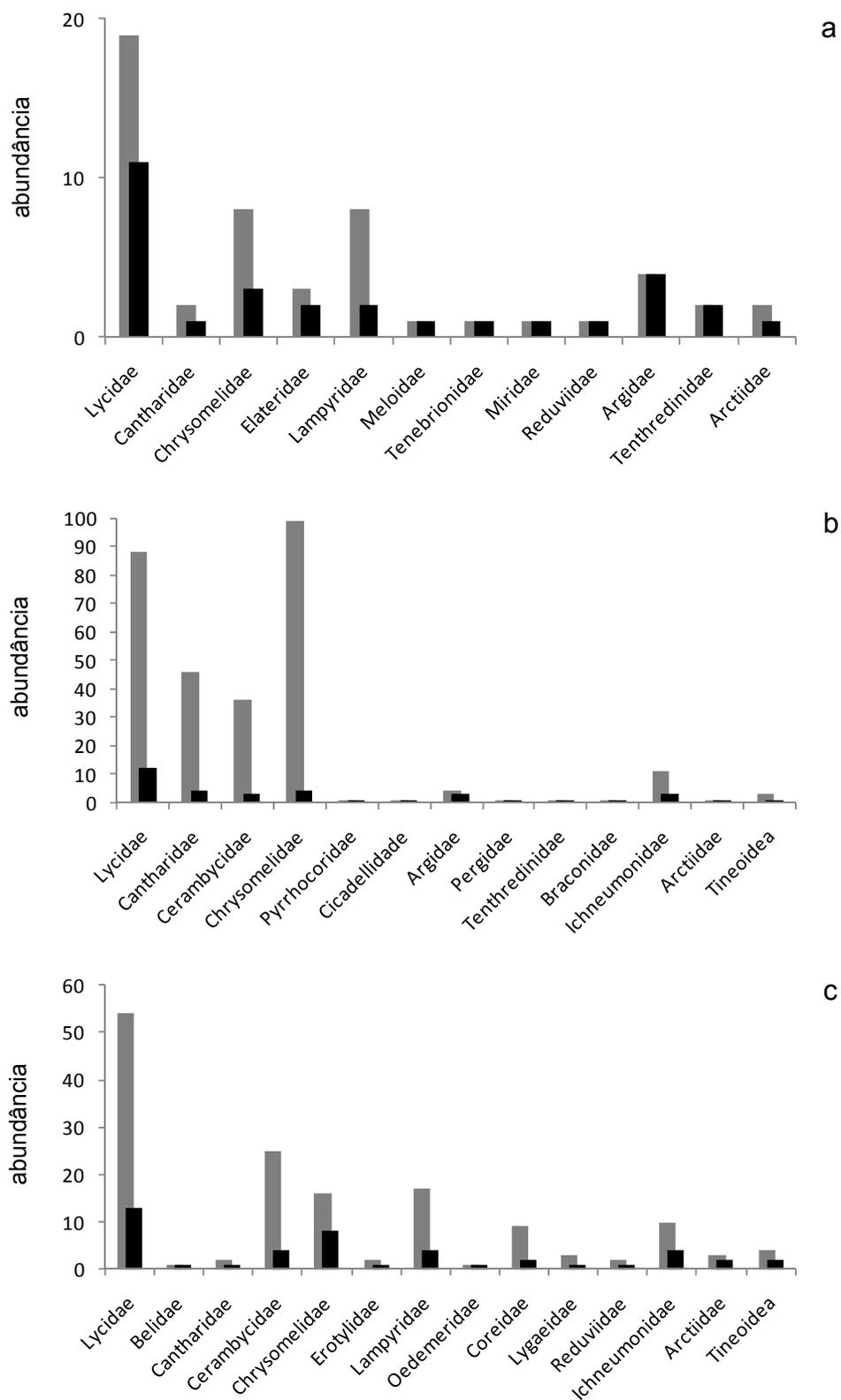


Figura 11. Abundância (número de espécies – barras negras; e de indivíduos – barras cinzas) das famílias pertencentes a cada padrão de coloração na Serra do Japi: PRT (a), PEA (b) e PAP (c).

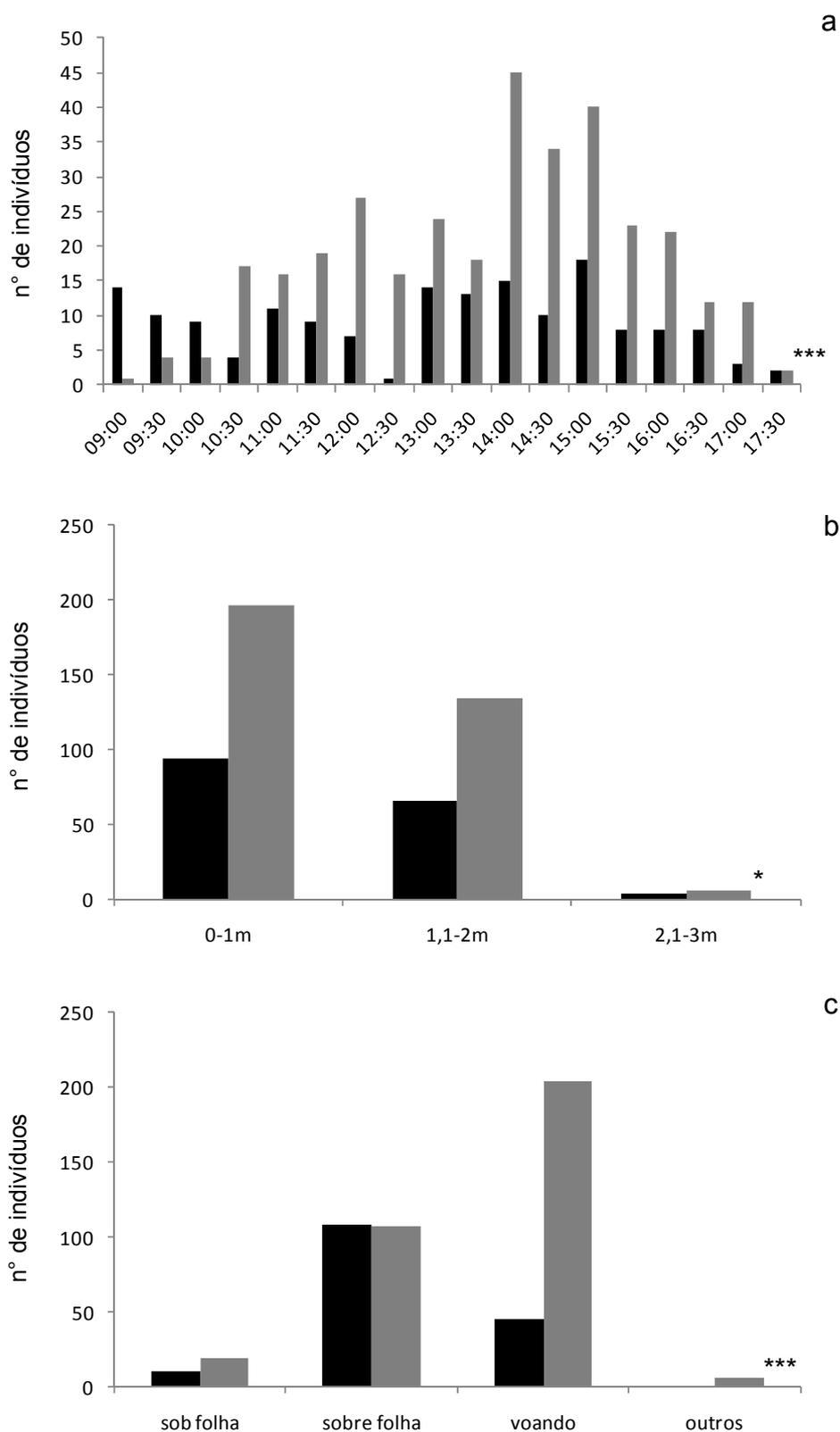


Figura 12. Abundância (número de indivíduos) de modelos (barras pretas) e mímicos (barras cinzas) da Serra do Japi: **a.** Horário de atividade; **b.** Preferência de estrato; **c.** Preferência de hábitos. * diferença não significativa; *** diferença significativa, teste U de Mann-Whitney ($p < 0,05$).

Padrão de coloração 'Preto' (PRT)

Este padrão foi composto de 11 espécies distribuídas em quatro gêneros de Lycidae como modelos centrais: *Plateros* (4 spp.), *Teroplas* (1 sp.), *Falsocalleros* (1 sp.) e *Haplobothris* (5 spp.) (Tab. 1, Fig. 13). *Haplobothris* e *Plateros* foram os gêneros mais abundantes, enquanto que *Teroplas* e *Falsocalleros* foram representados apenas por um indivíduo cada, e somente neste padrão (Fig. 7).

Foram registrados, como mímicos no padrão PRT, besouros das famílias Cantharidae (1 sp.), Chrysomelidae (3 spp.), Elateridae (2 spp.), Lampyridae (2 spp.), Meloidae (1 sp.) e Tenebrionidae (1 sp.), além de hemípteros das famílias Miridae e Reduviidae (1 sp. cada). Vespas das famílias Argidae (4 spp.) e Tenthredinidae (2 spp.) também foram registradas neste padrão de coloração, além de mariposas Arctiidae (1 sp.) (Tab. 1, Fig. 13).

Modelos apresentaram tamanho corporal médio de $0,65 \pm 0,09\text{cm}$ ($X \pm 1$ DP, $n=19$) e os mímicos, $0,92 \pm 0,26\text{cm}$ ($X \pm 1$ DP, $n=33$). Neste padrão houve diferença significativa no tamanho de modelos e mímicos (Mann-Whitney $U=152$; ($Z=-3,07474$); $p<0,05$, $n_1=19$, $n_2=33$), porém não ocorreu diferença na ocorrência mensal ($U=222$; ($Z=-1,7804$); $p=0,08$; $n_1=19$, $n_2=33$). Licídeos foram mais abundantes que os modelos apenas em janeiro e abril, porém, licídeos somados aos mímicos müllerianos foram sempre mais abundantes que os mímicos batesianos (Fig. 10a).

Em relação ao horário de atividade, não houve diferença significativa na análise de modelos e mímicos ($U=220$; ($Z=-1,78525$); $p=0,08$, $n_1=19$, $n_2=33$), sendo que modelos foram encontrados das 9:30 às 11:00 horas e das 13:00 às 15:00 horas, enquanto que os mímicos tiveram distribuição uniforme ao longo do dia (Fig. 14a)

Quanto aos estratos em que ocorreram, não houve diferença significativa entre modelos e mímicos ($U= 300$; ($Z=0,326865$); $p=0,74$, $n_1=19$, $n_2=33$), sendo que ambos foram mais comuns na altura até 1 metro em relação ao solo (Fig. 14b). Em relação à situação em que foram encontrados e coletados, também não houve diferença significativa para os dois grupos ($U=292,50$; ($Z=0,456508$); $p=0,65$, $n_1=19$, $n_2=33$), sendo que a maioria foi encontrada sobre folhas ou voando (Fig 14c). Portanto, modelos e mímicos pertencentes ao padrão PRT, na Serra do Japi, são encontrados em horários compatíveis, nos mesmos estratos e apresentam comportamento semelhante.

Tabela 1. Táxons registrados para o padrão de coloração ‘preto’ no ano de 2007 na Serra do Japi. * média (em centímetros) \pm desvio padrão.

Tamanho*	Modelos	Tamanho*	Mímicos
			<u>Coleoptera</u>
			<u>Cantharidae</u>
0,60 \pm 0,00	<i>Falsocalleros</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾	1,12 \pm 0,02	<i>Chauliognathus unifasciatus</i> Pic, 1928 ⁽ⁿ⁼²⁾
			<u>Chrysomelidae</u>
			<u>Galerucinae</u>
0,61 \pm 0,06	<i>Haplobothris</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼³⁾	0,70 \pm 0,00	Alticini sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Hispiinae</u>
0,45 \pm 0,00	<i>Haplobothris</i> sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,57 \pm 0,03	<i>Heterispa vinula</i> (Erichson, 1847) ⁽ⁿ⁼⁶⁾
0,50 \pm 0,00	<i>Haplobothris</i> sp.4 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,62 \pm 0,00	<i>Homalispia coerulipennis</i> (Guérin-Ménéville, 1844) ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Elateridae</u>
0,65 \pm 0,00	<i>Haplobothris</i> sp.6 ⁽ⁿ⁼¹⁾	1,36 \pm 0,06	<i>Cardiorhinus humeralis</i> Eschscholtz, 1829 ⁽ⁿ⁼²⁾
		1,25 \pm 0,00	<i>Pyroptesis macullicolis</i> (Candèze, 1863) ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Lampyridae</u>
0,75 \pm 0,00	<i>Haplobothris</i> sp.9 ⁽ⁿ⁼¹⁾	1,09 \pm 0,08	<i>Pyrogaster</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼⁷⁾
		1,20 \pm 0,00	<i>Pyrogaster telephorinus</i> (Perty, 1833) ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,70 \pm 0,03	<i>Plateros</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼⁴⁾		<u>Meloidae</u>
		0,75 \pm 0,00	Meloidae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,65 \pm 0,00	<i>Plateros</i> sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾		<u>Tenebrionidae</u>
		0,65 \pm 0,00	Lagriini sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,68 \pm 0,08	<i>Plateros</i> sp.5 ⁽ⁿ⁼³⁾		<u>Hemiptera</u>
		0,60 \pm 0,00	Miridae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,65 \pm 0,00	<i>Plateros</i> sp.6 ⁽ⁿ⁼²⁾	1,15 \pm 0,00	Reduviidae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,8 \pm 0,00	<i>Teroplas</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾		<u>Hymenoptera</u>
		1,16 \pm 0,00	Argidae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,90 \pm 0,00	Argidae sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		1,10 \pm 0,00	Argidae sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,70 \pm 0,00	Argidae sp.5 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		1,10 \pm 0,00	Tenthredinidae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,75 \pm 0,00	Tenthredinidae sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Lepidoptera</u>
		1,03 \pm 0,04	Noctuidae sp.6 ⁽ⁿ⁼²⁾

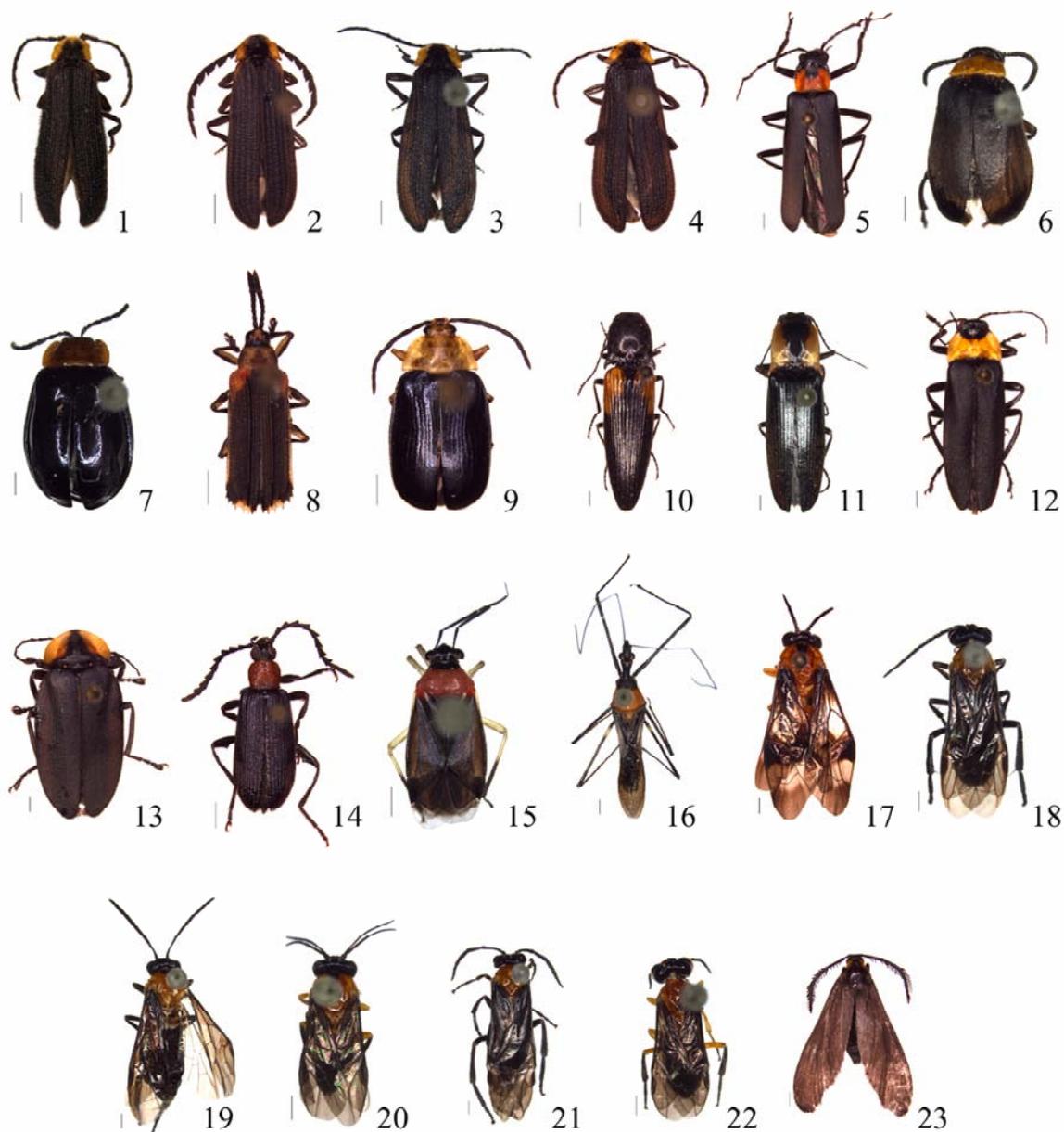


Figura 13. Representantes do padrão ‘preto’ na Serra do Japi: **1.** *Falsocalleros* sp.1; **2.** *Haplobothris* sp.4; **3.** *Plateros* sp.4; **4.** *Teroplas* sp.1; **5.** *Chauliognathus unifasciatus*; **6.** Meloidae sp.1; **7.** Alticini sp.1; **8.** *Heterispa vinula*; **9.** *Homalispis coerulipennis*; **10.** *Cardiorhinus humeralis*; **11.** *Pyroptesis macullicolis*; **12.** *Pyrogaster* sp.1; **13.** *Pyrogaster telephorinus*; **14.** Lagriini sp.1; **15.** Miridae sp.1; **16.** Reduviidae sp.1; **17.** Argidae sp.1; **18.** Argidae sp.2; **19.** Argidae sp.3; **20.** Argidae sp.5; **21.** Tenthredinidae sp.1; **22.** Tenthredinidae sp.2; **23.** Noctuidae sp.6. Escalas: 1mm.

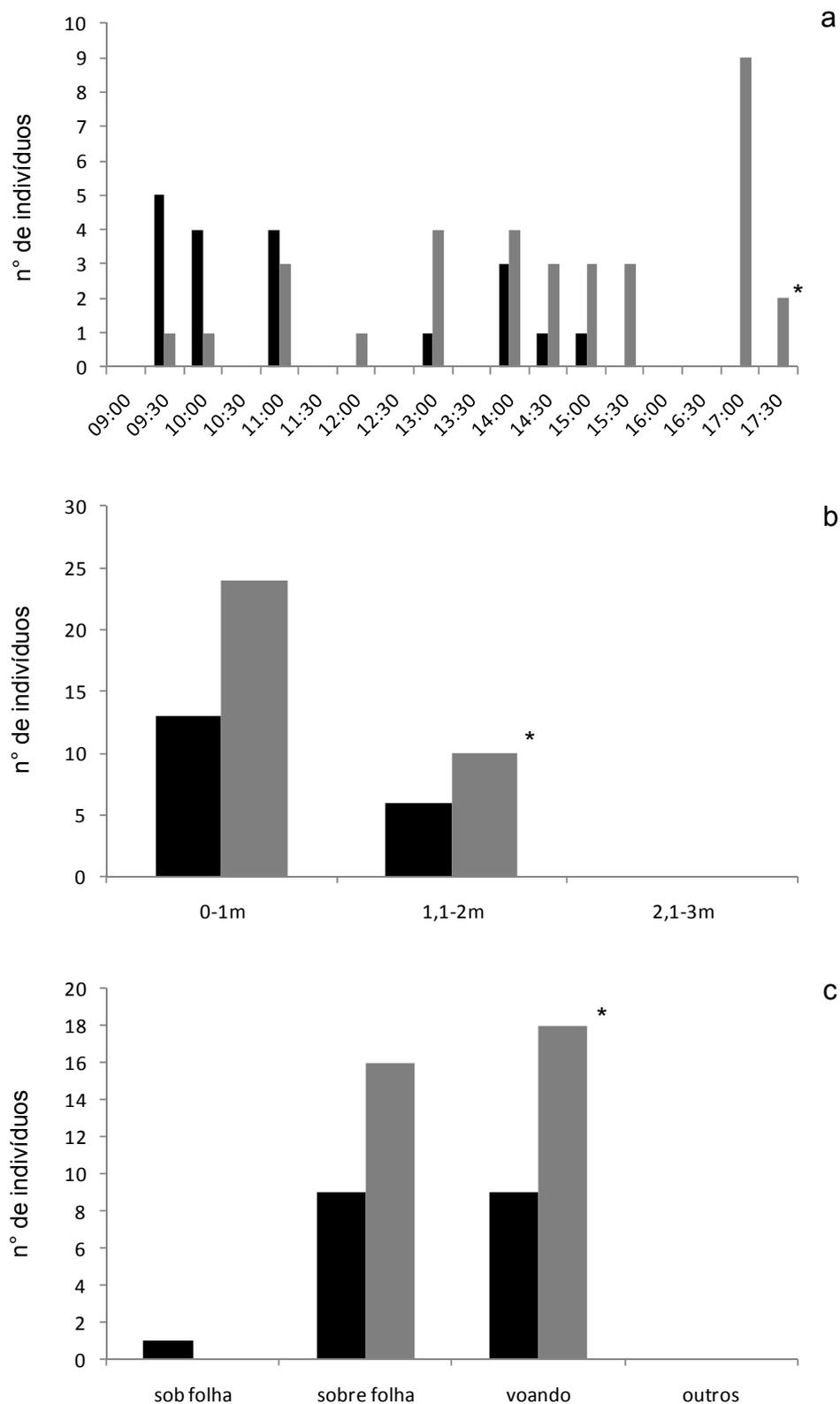


Figura 14. Abundância (número de indivíduos) de modelos (barras pretas) e mímicos (barras cinzas) do padrão 'preto' na Serra do Japi: **a.** Horário de atividade; **b.** Preferência de estrato; **c.** Preferência de hábitos. * diferença não significativa; *** diferença significativa, teste U de Mann-Whitney ($p < 0,05$).

Padrão de coloração ‘Preto e Amarelo’ (PEA)

Na Serra do Japi, este padrão foi o mais abundante em número de indivíduos e com o maior número de gêneros de modelos, sendo representado por sete gêneros de Lycidae: *Plateros* (2 spp.), *Lycoplateros* (1 sp.), *Haplobothris* (2 spp.), *Cyrtopteron* (1 sp.), *Falsocaenia* (1 sp.), *Emplectus* (1 sp.) e *Mesopteron* (2 spp.) (Fig. 7). *Mesopteron*, *Emplectus* e *Lycoplateros* foram bastante abundantes, e podem ser os principais modelos nesse complexo, composto por 10 espécies de modelos (Tab. 2, Fig 15).

Os mímicos foram coleópteros das famílias Cantharidae (4 spp.), Cerambycidae (3 spp.) e Chrysomelidae (4 spp.). Hemípteros foram representados por Pyrrhocoridae (1 sp.) e Cicadellidae (1 sp.), enquanto que Argidae (4 spp.), Pergidae (1 sp.), Tenthredinidae (1 sp.), Braconidae (1 sp.) e Ichneumonidae (3 spp.) foram os himenópteros encontrados neste padrão. Dentre os lepidópteros, encontramos mariposas Tineoidea e Noctuidae (1 espécie cada). Neste padrão foi registrada uma grande abundância de besouros da subfamília Hispinae (Chrysomelidae) – principalmente *Chalepus marginiventris* (Tab. 2, Fig. 15.17), que provavelmente também possuem defesas químicas, em grande parte seqüestradas das plantas de que se alimentam. Os Cantharidae (*Discodon* spp. e *Silis* sp.) também foram abundantes, pois são muito comuns e podem ser observados em várias épocas do ano na Serra do Japi, assim como os cerambicídeos, em especial *Malacoscyclus gonostigma*.

Modelos apresentaram tamanho corporal médio igual a $0,76 \pm 0,14$ cm ($X \pm 1$ DP, $n=91$) e mímicos $0,80 \pm 0,17$ cm ($X \pm 1$ DP, $n=206$). PEA não apresentou significância quanto à diferença no tamanho de modelos e mímicos ($U=31624.50$; ($Z=-0,838438$); $p=0,40$; $n1=91$, $n2=206$). Houve diferença na ocorrência mensal de modelos e mímicos ($U=7371$; ($Z=-2,902$); $p<0,05$; $n1=91$, $n2=206$). Os licídeos foram mais abundantes de abril a agosto, porém nunca superados em abundância quando agrupados com os mímicos müllerianos (Fig. 10b).

Não houve diferença significativa quanto ao horário de atividade ($U=8938.50$; ($Z=0,639186$); $p=0,52$; $n1=91$, $n2=206$). Modelos e mímicos foram encontrados em praticamente todos os intervalos de tempo aqui considerados (Fig. 16a). Também não houve diferença entre os estratos que freqüentam ($U=9107.50$; ($Z=-0,277227$); $p=0,78$; $n1=91$, $n2=206$), sendo que foram encontrados em abundância semelhante nos estratos 0-1m e 1,1-2m a partir do solo (Fig. 16b). Quanto ao comportamento, foi encontrada

diferença significativa ($U=6527.50$; ($Z=4,697944$); $p<0,05$; $n1=91$, $n2=206$), sendo que a maioria dos modelos foi encontrada sobre folhas, enquanto que a maior parte dos mímicos foi capturada em vôo (Fig. 16c).

Tabela 2. Táxons registrados para o padrão de coloração ‘preto e amarelo’ no ano de 2007 na Serra do Japi. * média (em centímetros) \pm desvio padrão.

Tamanho*	Modelos	Tamanho *	Mímicos
			<u>Coleoptera</u>
			<u>Cantharidae</u>
1,10 \pm 0,00	<i>Cyrtopteron</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾	1,54 \pm 0,07	<i>Chauliognathus</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼³⁾
		0,76 \pm 0,11	<i>Discodon</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹¹⁾
0,75 \pm 0,11	<i>Emplectus</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼²⁵⁾	0,91 \pm 0,09	<i>Discodon</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼²¹⁾
		0,67 \pm 0,03	<i>Silis</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹¹⁾
			<u>Cerambycidae</u>
0,74 \pm 0,08	<i>Falsocaenia</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼⁴⁾	0,83 \pm 0,10	<i>Icimauna ciliaris</i> (Klug, 1825) ⁽ⁿ⁼⁵⁾
		0,83 \pm 0,09	<i>Malacoscyclus cirratus</i> (Germar, 1824) ⁽ⁿ⁼²⁸⁾
0,71 \pm 0,06	<i>Lycoplateros</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁸⁾	0,78 \pm 0,13	<i>Malacoscyclus gonostigma</i> Bates, 1881 ⁽ⁿ⁼³⁾
			<u>Chrysomelidae</u>
			<u>Hispinae</u>
0,72 \pm 0,08	<i>Haplobothris</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼²⁾	0,65 \pm 0,07	<i>Chalepus</i> sp.4 ⁽ⁿ⁼²⁾
		0,70 \pm 0,05	<i>Chalepus marginiventris</i> (Chapuis, 1877) ⁽ⁿ⁼⁹⁵⁾
0,50 \pm 0,04	<i>Haplobothris</i> sp.5 ⁽ⁿ⁼⁴⁾	0,53 \pm 0,00	<i>Sumitrosis</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,45 \pm 0,00	<i>Sumitrosis</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,86 \pm 0,14	<i>Mesopteron</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼²²⁾		
			<u>Hemiptera</u>
0,74 \pm 0,10	<i>Mesopteron</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼⁴⁾	1,20 \pm 0,00	Pyrrhocoridae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,80 \pm 0,00	Cicadellidae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,91 \pm 0,05	<i>Plateros</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼⁴⁾		
			<u>Hymenoptera</u>
0,74 \pm 0,08	<i>Plateros brasiliensis</i> (Lucas, 1857) ⁽ⁿ⁼⁴⁾	1,00 \pm 0,00	Argidae sp. 4 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		1,05 \pm 0,21	Argidae sp. 6 ⁽ⁿ⁼²⁾
		1,10 \pm 0,00	Argidae sp. 7 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		1,32 \pm 0,00	Pergidae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		1,05 \pm 0,00	Tenthredinidae sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		1,17 \pm 0,00	Braconidae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		1,09 \pm 0,12	Ichneumonidae sp.5 ⁽ⁿ⁼⁷⁾
		1,17 \pm 0,16	Ichneumonidae sp.6 ⁽ⁿ⁼²⁾
		1,10 \pm 0,00	Ichneumonidae sp.7 ⁽ⁿ⁼²⁾
			<u>Lepidoptera</u>
		0,98 \pm 0,00	Noctuidae sp.7 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,81 \pm 0,02	Tineoidea sp.3 ⁽ⁿ⁼³⁾

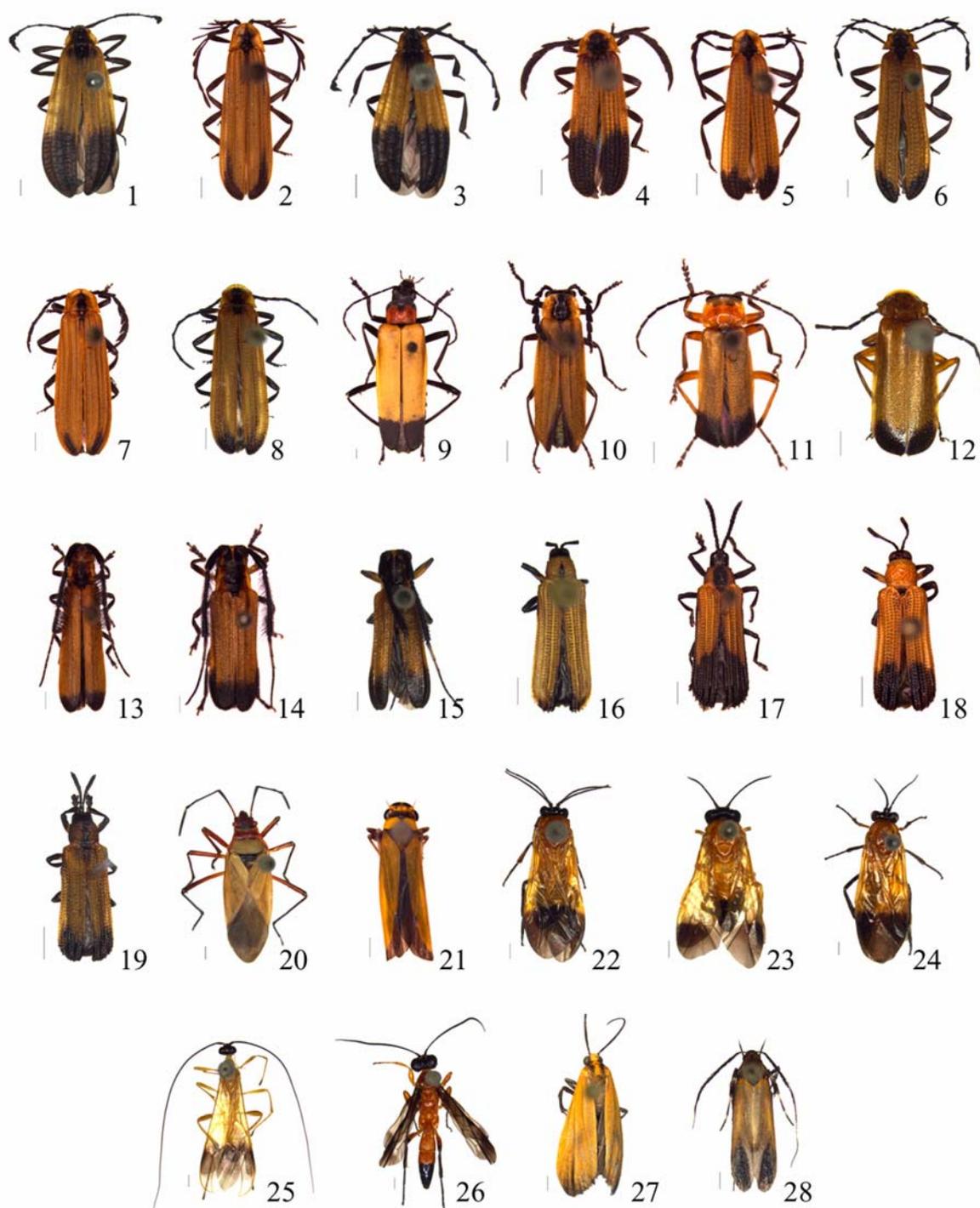


Figura 15. Representantes do padrão ‘preto e amarelo’ na Serra do Japi: **1.** *Cyrtopteron* sp.1; **2.** *Emplectus* sp.1; **3.** *Falsocaenia* sp.1; **4.** *Haplobothirs* sp.1; **5.** *Lycoplateros* sp.1; **6.** *Mesopteron* sp.1; **7.** *Plateros* sp.1; **8.** *P. brasiliensis*; **9.** *Chauliognathus* sp.1; **10.** *Discodon* sp.1; **11.** *Discodon* sp.2; **12.** *Silis* sp.1; **13.** *Icimauna ciliaris*; **14.** *Malacoscyclus cirratus*; **15.** *M. gonostigma*; **16.** *Chalepus* sp.4; **17.** *C. marginiventris*; **18.** *Sumitrosis* sp.1; **19.** *Sumitrosis* sp.2; **20.** Pyrrhocoridae sp.1; **21.** Cicadellidae sp.1; **22.** Argidae sp.4; **23.** Argidae sp.6; **24.** Argidae sp.7; **25.** Braconidae sp.1; **26.** Ichneumonidae sp.5; **27.** Noctuidae sp.7; **28.** Tineoidea sp.3. Escalas: 1mm.

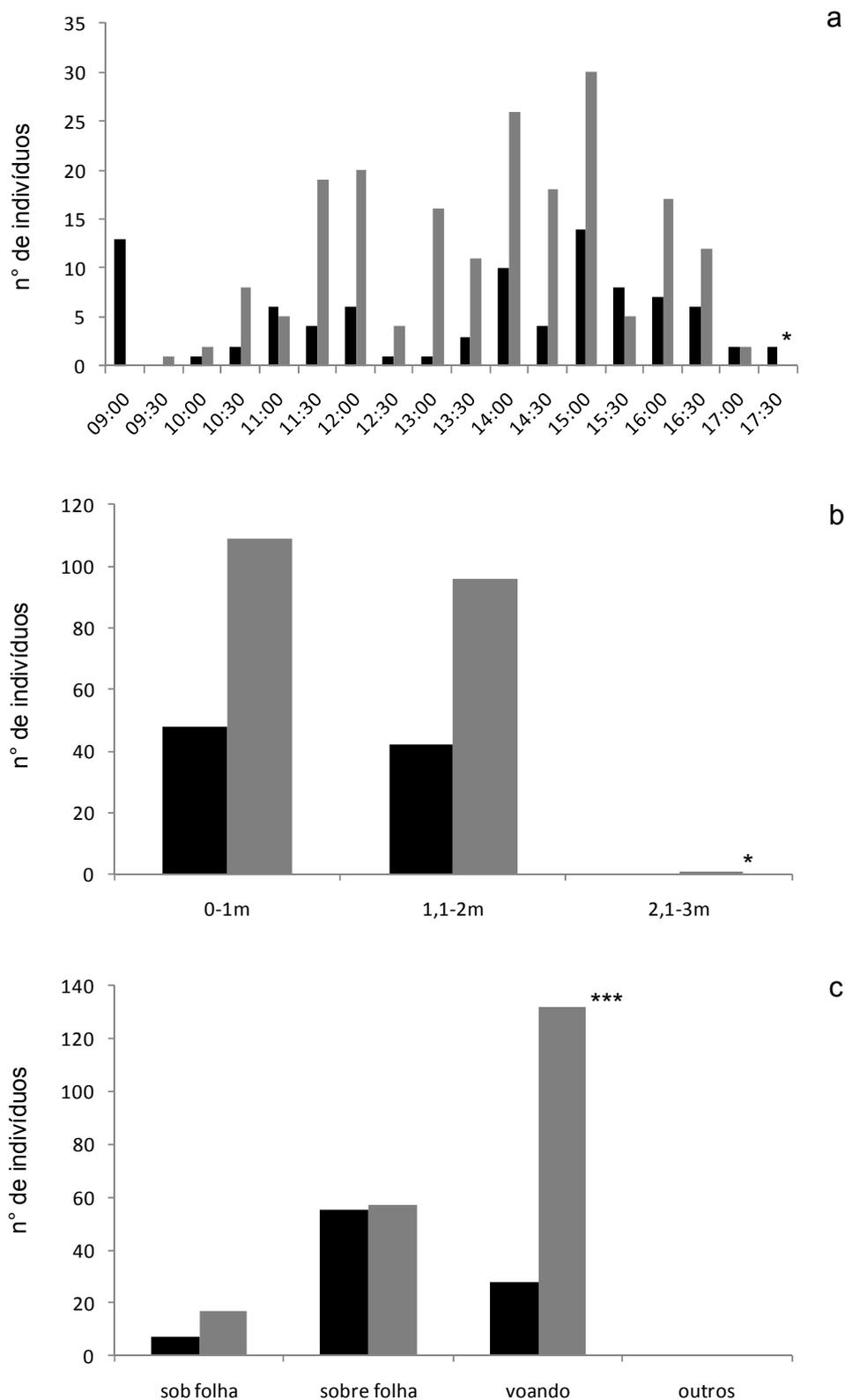


Figura 16. Abundância (número de indivíduos) de modelos (barras pretas) e mímicos (barras cinzas) do padrão ‘preto e amarelo’ na Serra do Japi: **a.** Horário de atividade; **b.** Preferência de estrato; **c.** Preferência de hábitos. * diferença não significativa; *** diferença significativa, teste U de Mann-Whitney ($p < 0,05$).

Padrão de coloração ‘Preto-Amarelo-Preto’ (PAP)

Neste padrão foram registrados quatro gêneros de Lycidae: *Calopteron*, *Plateros*, *Emplectus* e *Idiopteron*. Os gêneros *Plateros* e *Calopteron* foram os modelos mais abundantes neste complexo mimético, porém *Plateros* foi representado por apenas uma espécie, enquanto que *Calopteron* apresentou oito espécies. *Emplectus* apresentou três espécies e *Idiopteron* apenas uma (Tab. 3, Fig. 17). Foi registrada grande diversidade de mímicos, totalizando 32 espécies, entre eles, besouros das famílias Belidae (1 sp.), Cantharidae (1 sp.), Cerambycidae (4 spp.), Chrysomelidae (8 spp.), Erotylidae (1 sp.), Lampyridae (4 spp.) e Oedemeridae (1 sp.), além de hemípteros das famílias Coreidae (2 spp.), Lygaeidae (1 sp.) e Reduviidae (1 sp.). Também foram encontrados himenópteros (Ichneumonidae – 4 spp.) e lepidópteros (Tineoidea e Arctiidae – 2 spp. cada) atuando como mímicos no padrão de coloração PAP (Tab. 3, Fig. 17).

Os modelos tiveram tamanho corporal médio de $0,97 \pm 0,26\text{cm}$ ($X \pm 1\text{ DP}$, $n=54$) e os mímicos de $1,16 \pm 0,39\text{cm}$ ($X \pm 1\text{ DP}$, $n=97$). O padrão PAP apresentou significância quanto ao tamanho corporal de modelos e mímicos ($U=1835.50$; ($Z=-3,04425$); $p<0,05$; $n_1=54$, $n_2=97$), todavia, não houve diferença na ocorrência mensal ($U=2386.50$; ($Z=0,913035$); $p=0,36$; $n_1=54$; $n_2=97$). O padrão PAP foi o único em que licídeos somados aos mímicos müllerianos foram menos abundantes que os mímicos batesianos, pontualmente nos meses de outubro e novembro de 2007 (Fig. 11c).

Em relação ao horário de atividade, foi encontrada diferença significativa ($U=6340.50$; ($Z=4,015936$); $p<0,05$; $n_1=54$, $n_2=97$), porém modelos e mímicos foram encontrados em quase todos os intervalos de tempo, sendo que, por vezes, foi relatada grande abundância de mímicos quando modelos não foram registrados (Fig. 18a). Quanto ao estrato, não houve diferença, *i.e.*, mímicos e modelos freqüentam os mesmos estratos, sendo mais comuns até 1m a partir do solo (Fig. 18b). Foi encontrada diferença significativa entre modelos e mímicos no que diz respeito ao comportamento ($U=1652$; ($Z=4,211152$); $p<0,05$; $n_1=54$, $n_2=97$), já que a maioria dos modelos foi registrada sobre folhas, enquanto que a maior parte dos mímicos foi capturada em vôo (Fig. 18c).

Tabela 3. Táxons registrados para o padrão de coloração ‘preto-amarelo-preto’ no ano de 2007 na Serra do Japi. * média (em centímetros) ± desvio padrão.

Tamanho*	Modelos	Tamanho*	Mímicos
1,14 ±0,15	<i>Calopteron</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼⁵⁾		<u>Coleoptera</u>
0,89 ±0,00	<i>Calopteron</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾	1,19 ±0,00	<u>Belidae</u>
1,05 ±0,00	<i>Calopteron</i> sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾	1,90 ±0,01	<i>Homalocerus xixim</i> (Bondar, 1947) ⁽ⁿ⁼¹⁾
1,65 ±0,00	<i>Calopteron</i> sp.4 ⁽ⁿ⁼²⁾	1,80 ±0,35	<u>Cantharidae</u>
1,13 ±0,16	<i>Calopteron</i> sp.5 ⁽ⁿ⁼⁴⁾	0,73 ±0,05	<i>Daiphron</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼²⁾
1,10 ±0,07	<i>Calopteron</i> sp.6 ⁽ⁿ⁼²⁾	1,33 ±0,12	<u>Cerambycidae</u>
1,15 ±0,00	<i>Calopteron</i> sp.7 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,93 ±0,00	<i>Batus hirticornis</i> (Gyllenhal, 1817) ⁽ⁿ⁼⁷⁾
1,35 ±0,00	<i>Calopteron</i> sp.8 ⁽ⁿ⁼¹⁾		<i>Malacoscyclus gonostigma</i> Bates, 1881 ⁽ⁿ⁼⁷⁾
0,72 ±0,06	<i>Emplectus</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁰⁾		<i>Mallosoma zonatum</i> (Sahlberg, 1823) ⁽ⁿ⁼¹⁰⁾
0,50 ±0,00	<i>Emplectus</i> sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾		<i>Ucai nascimentoi</i> Galileo & Martins, 2009 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,65 ±0,00	<i>Emplectus</i> sp.4 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,57 ±0,00	<u>Chrysomelidae</u>
0,63 ±0,06	<i>Idiopteron</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼⁴⁾	0,63 ±0,11	<u>Galerucinae</u>
0,96 ±0,10	<i>Plateros</i> sp.4 ⁽ⁿ⁼²¹⁾		Alticini sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<i>Schematiza</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼²⁾
			<u>Hispinae</u>
		0,63 ±0,00	<i>Cephaloleia</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,69 ±0,05	<i>Chalepus</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,67 ±0,05	<i>Chalepus marginiventris</i> (Chapuis, 1877) ⁽ⁿ⁼⁶⁾
		0,50 ±0,01	<i>Uroplata</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼³⁾
		1,10 ±0,00	<i>Xenochalepus</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Erotylidae</u>
		1,03 ±0,11	<i>Iphichlus flavofasciatus</i> Duponchel, 1824 ⁽ⁿ⁼²⁾
			<u>Lampyridae</u>
		1,70 ±0,00	<i>Cladodes</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,98 ±0,00	<i>Phaenolis</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		1,43 ±0,11	<i>Pyrogaster</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁴⁾
		1,07 ±0,00	<i>Pyrogaster telephorinus</i> (Perty, 1833) ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Megalopodidae</u>
		0,90 ±0,00	<i>Agathomerus</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Oedemeridae</u>
		1,00 ±0,00	Oedemerinae sp. ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Hemiptera</u>
		1,18 ±0,07	Coreidae sp.1 ⁽ⁿ⁼⁶⁾
		1,03 ±0,15	Coreidae sp.2 ⁽ⁿ⁼³⁾
		1,20 ±0,00	Lygaeidae sp.1 ⁽ⁿ⁼³⁾
		1,54 ±0,05	Reduviidae sp.2 ⁽ⁿ⁼²⁾
			<u>Hymenoptera</u>
		1,48 ±0,09	Ichneumonidae sp.1 ⁽ⁿ⁼⁶⁾
		1,18 ±0,04	Ichneumonidae sp.2 ⁽ⁿ⁼²⁾
		1,50 ±0,00	Ichneumonidae sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		1,40 ±0,00	Ichneumonidae sp.4 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Lepidoptera</u>
		1,00 ±0,00	Noctuidae sp.4 ⁽ⁿ⁼²⁾
		1,10 ±0,00	Noctuidae sp.5 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,75 ±0,05	Tineoidea sp.1 ⁽ⁿ⁼²⁾
		0,85 ±0,00	Tineoidea sp.2 ⁽ⁿ⁼²⁾



Figura 17. Representantes do padrão 'preto-amarelo-preto' na Serra do Japi: **1.** *Calopteron* sp.2; **2.** *Calopteron* sp.4; **3.** *Calopteron* sp.10; **4.** *Emplectus* sp.2; **5.** *Idiopteron* sp.1; **6.** *Plateros* sp.4; **7.** *Homalocerus xixim*; **8.** *Daiphron* sp.1; **9.** *Batus hirticornis*; **10.** *Mallosoma zonatum*; **11.** *Malacoscyclus gonostigma*; **12.** *Ucai nascimentoi*; **13.** *Alticini* sp.2; **14.** *Agathomerus* sp.1; **15.** *Schematiza* sp.1; **16.** *Cephaloleia* sp.1; **17.** *Chalepus marginiventris*; **18.** *Uroplata* sp.1; **19.** *Xenochalepus* sp.1; **20.** *Cladodes* sp.1; **21.** *Phaenolis* sp.1; **22.** *Pyrogaster telephorinus*; **23.** *Pyrogaster* sp.2; **24.** *Oedemerinae* sp.; **25.** *Coreidae* sp.1; **26.** *Reduviidae* sp.2; **27.** *Lygaeidae* sp.1; **28.** *Ichneumonidae* sp.4; **29.** *Noctuidae* sp.4; **30.** *Tineoidea* sp.1. Escalas: 1mm.

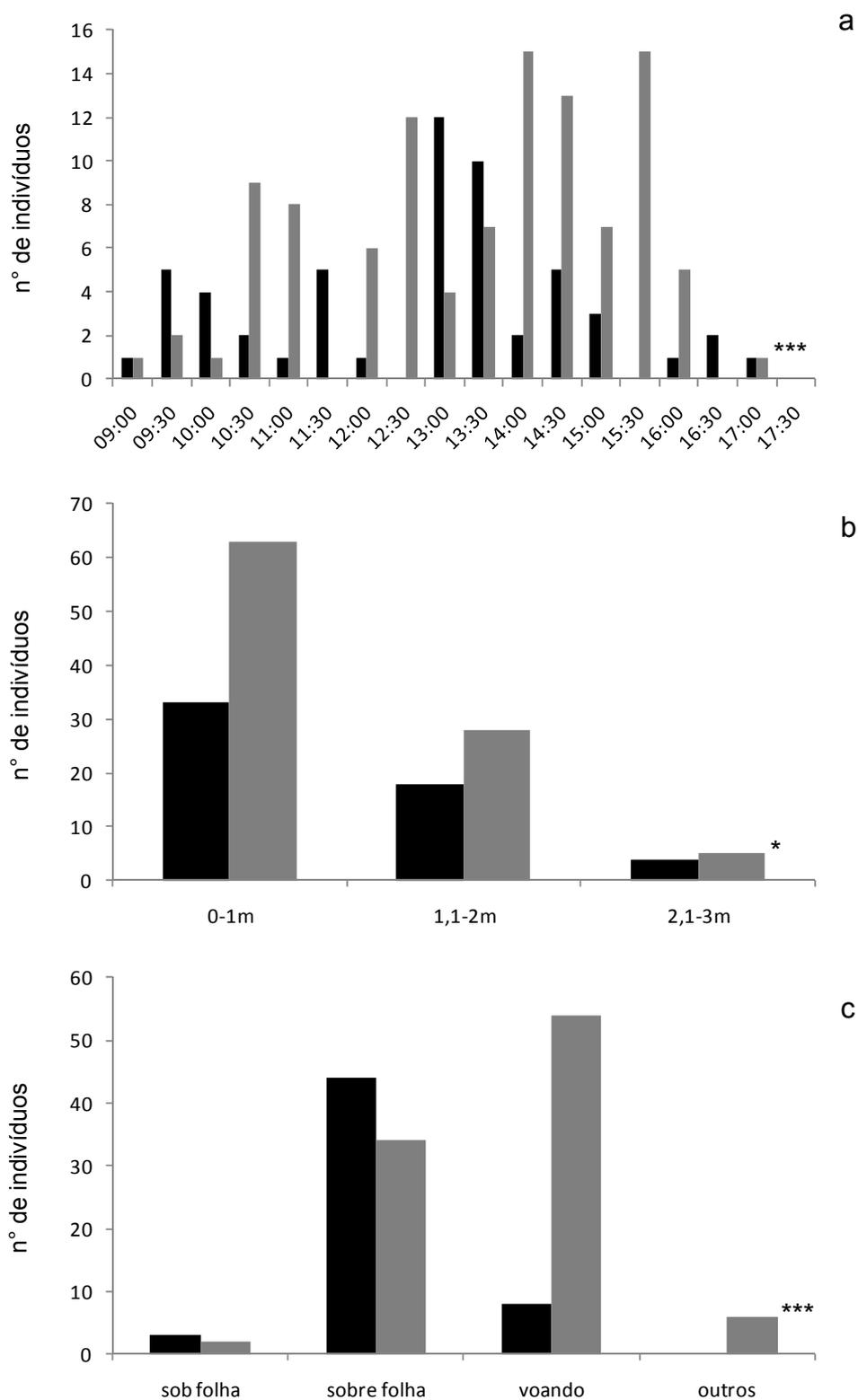


Figura 18. Abundância (número de indivíduos) de modelos (barras pretas) e mímicos (barras cinzas) do padrão 'preto-amarelo-preto' na Serra do Japi: **a.** Horário de atividade; **b.** Preferência de estrato; **c.** Preferência de hábitos. * diferença não significativa; *** diferença significativa, teste U de Mann-Whitney ($p < 0,05$).

Mata Santa Tereza

Na região de Ribeirão Preto, a precipitação acumulada para o ano de 2007 foi de 1209,2 mm, sendo que a média pluviométrica foi igual a 100,77 mm/mês. Quanto à temperatura, a média foi de 23,5 °C no ano, sendo julho o mês mais frio (Fig 19).

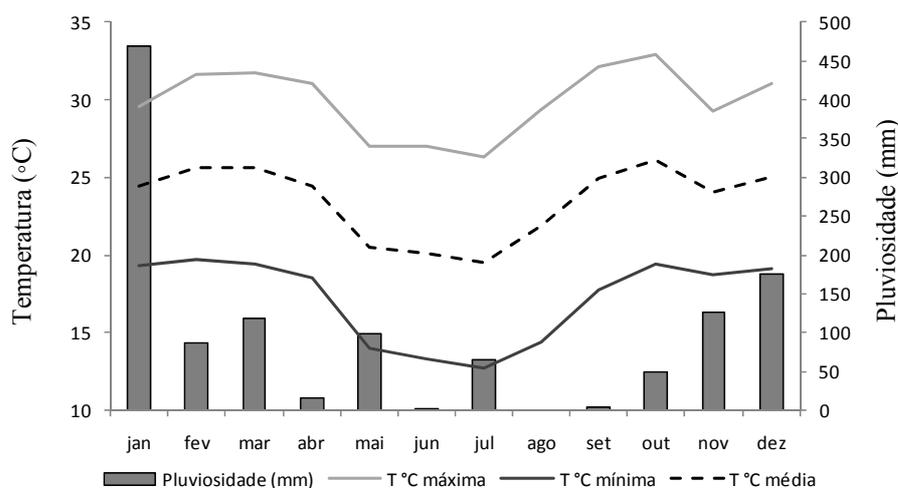


Figura 19. Variáveis climáticas (temperatura x pluviosidade) no ano 2007 na Mata Santa Tereza².

Modelos

Na Mata Santa Tereza foram coletados 127 Lycidae, tendo sido encontrados doze gêneros, pertencentes a duas subfamílias: Lycinae (Calopterini): *Calopteron*, *Cartagonum*, *Cyrtopteron*, *Falsocaenia*, *Haplobothris*, *Linoptes*, *Lycoplateros* e *Mesopteron*; e Erotinae (Platerodini): *Falsocalleros*, *Picomicrolycus*, *Plateros* e *Teroplas*. No total, 29 espécies de Lycidae foram encontradas atuando como modelos centrais na Mata Santa Tereza, sendo que *Plateros* e *Calopteron* foram os gêneros mais abundantes, (7 e 6 spp., respectivamente), seguidos de *Mesopteron* (3 spp.). *Cyrtopteron*, *Linoptes* e *Teroplas* apresentaram duas espécies cada, e *Cartagonum*, *Falsocaenia*, *Haplobothris*, *Lycoplateros* e *Picomicrolycus* foram representados por uma espécie cada (Tabs. 4-6, Figs. 26, 28, 30). A espécie de *Cartagonum* encontrada

² Fonte: Ciiagro/ IAC - <http://www.ciiagro.sp.gov.br/ciiagroonline>

trata-se de uma nova espécie e primeiro registro do gênero para o Brasil (Nascimento & Bocakova, no prelo) (Fig. 26.3).

Duas espécies de *Calopteron* (*Calopteron* sp. 11 e *Calopteron* sp. 15) apresentaram polimorfismo, ou seja, apresentaram indivíduos com os três padrões de coloração (Tabs. 4-6, Figs. 26, 28, 30) Uma espécie de *Mesopteron* (*Mesopteron* sp.2) apresentou dimorfismo, sendo incluída nos padrões PEA e PAP. Os gêneros *Cartagonum*, *Falsocaenia*, *Falsocalleros*, *Haplobothris*, *Linoptes*, *Lycoplateros*, *Picomicrolycus* e *Teroplas* apresentaram indivíduos apenas no padrão PRT, enquanto que *Cyrtopteron* foi representado somente no padrão PAP. *Plateros* foi representado nos padrões PRT e PEA, enquanto que *Calopteron* e *Mesopteron* apresentaram indivíduos nos três padrões de coloração (Fig. 20).

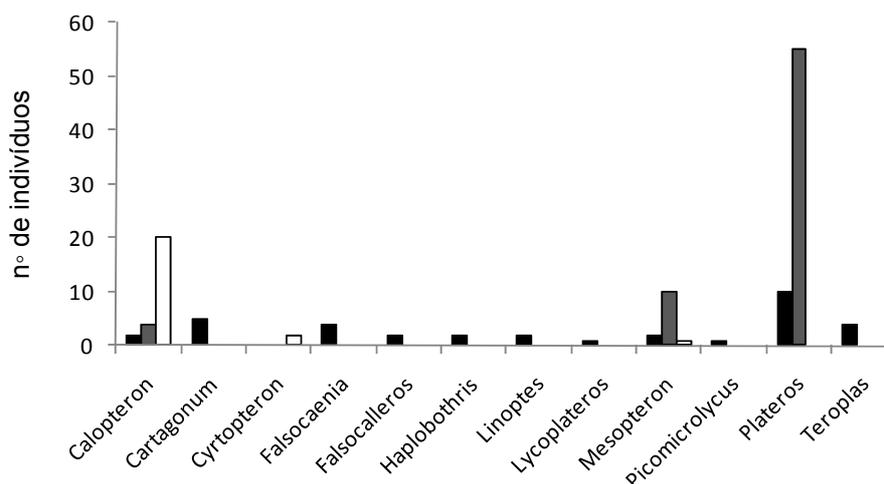


Figura 20. Abundância (número de indivíduos) de cada gênero de Lycidae da Mata Santa Tereza, de acordo com o padrão de coloração: ‘preto’ – barras negras; ‘preto e amarelo’ – barras cinzas; ‘preto-amarelo-preto’ – barras brancas) observados em floresta semi-decidual do sudeste do Brasil em 2007.

Mímicos

Um total 48 espécies de mímicos foi encontrado na Mata Santa Tereza. Foram registradas sete famílias de besouros (Cantharidae, Cerambycidae, Chrysomelidae, Elateridae, Eucnemidae, Lampyridae e Tenebrionidae), seis famílias de hemípteros (Coreidae, Miridae, Pentatomidae, Pyrrhocoridae, Cicadellidae e Reduviidae), quatro

famílias de vespas (Argidae, Braconidae, Ichneumonidae e Pergidae) e uma família de mariposas (Arctiidae), pertencentes aos três padrões de coloração (Tabs. 4-6, Figs. 26, 28, 30), totalizando 84 indivíduos.

Modelos x mímicos

Poucas vezes, ao longo do ano, a abundância de mímicos foi maior que a dos modelos, sendo que, em grande parte do período em que aves jovens (principalmente insetívoras, mas também as onívoras) estão aprendendo a se alimentar, (*cf.* Sick 1997, Silva 1992, Marini & Durães 2001), os mímicos foram mais abundantes (Fig. 21). Foi registrada menor abundância total no mês de outubro, o que coincide com o final da estação seca. Licídeos tiveram um pico de abundância em julho, o mês mais frio, e agosto, o mês mais seco, no ano de 2007 (Fig. 21).

O padrão PRT foi constituído de maior número de espécies de Lycidae, porém, no padrão PEA foi observada maior abundância de indivíduos (Fig. 22). Os licídeos foram mais abundantes quando comparadas com outras famílias (Fig. 21). Foi encontrada diferença significativa no tamanho corporal de modelos e mímicos (teste U de Mann-Withney: $U = 4198.50$; ($Z = -2,62566$); $p < 0,05$; $n_1 = 127$, $n_2 = 84$). Modelos tiveram tamanho médio de $0,85 \pm 0,25\text{cm}$ ($X \pm 1\text{ DP}$), enquanto os mímicos apresentaram tamanho médio de $0,92 \pm 0,27\text{cm}$ ($X \pm \text{DP}$).

Nestes anéis miméticos não houve diferença significativa na ocorrência em relação aos meses do ano ($U = 4989$; ($Z = -0,79879$); $p = 0,42$; $n_1 = 127$, $n_2 = 84$), e quanto aos horários de atividade de modelos e mímicos ($U = 4613.50$; ($Z = -1,6664$); $p = 0,10$; $n_1 = 127$, $n_2 = 84$). Na maior parte do dia (das 11:30 às 14:00h) os modelos foram mais abundantes do que os mímicos (Fig. 25a). Em relação aos estratos que freqüentam, também não houve diferença ($U = 4802$; ($Z = -1,40522$); $p = 0,16$; $n_1 = 127$, $n_2 = 84$), sendo bastante comuns na faixa de 0 a 2 metros de altura (Fig. 25b). Quanto ao comportamento, houve diferença significativa ($U = 4083.50$; ($Z = -3,31248$); $p < 0,05$; $n_1 = 127$, $n_2 = 84$). Modelos foram encontrados de maneira mais freqüente sobre folhas, e modelos, em vôo (Fig. 25c).

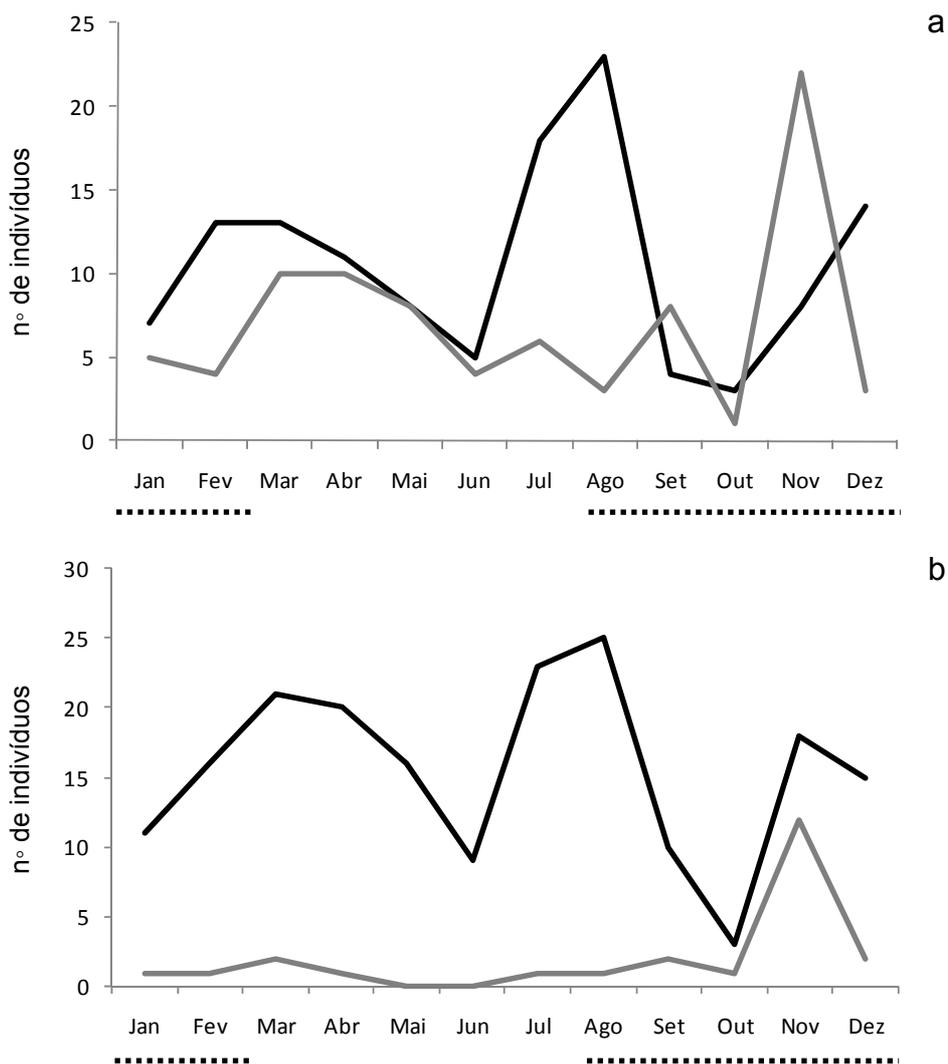


Figura 21. a. Abundância de modelos (linha preta) e mímicos (linha cinza) e **b.** abundância de modelos + mímicos müllerianos (linha preta) e mímicos batesianos (linha cinza) e ao longo do ano de 2007 na Serra do Japi. (..... período reprodução e aprendizado, independência de aves jovens dos indivíduos parentais).

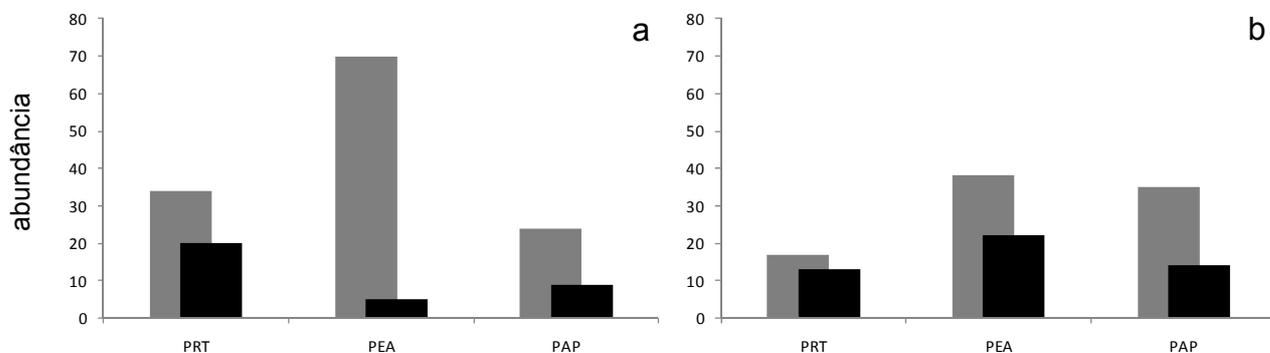


Figura 22. Abundância (número de espécies – barras negras; e de indivíduos – barras cinzas) de modelos (a) e mímicos (b) em cada padrão de coloração na Mata Santa Tereza (PRT- preto; PEA- preto e amarelo; PAP- preto-amarelo-preto).

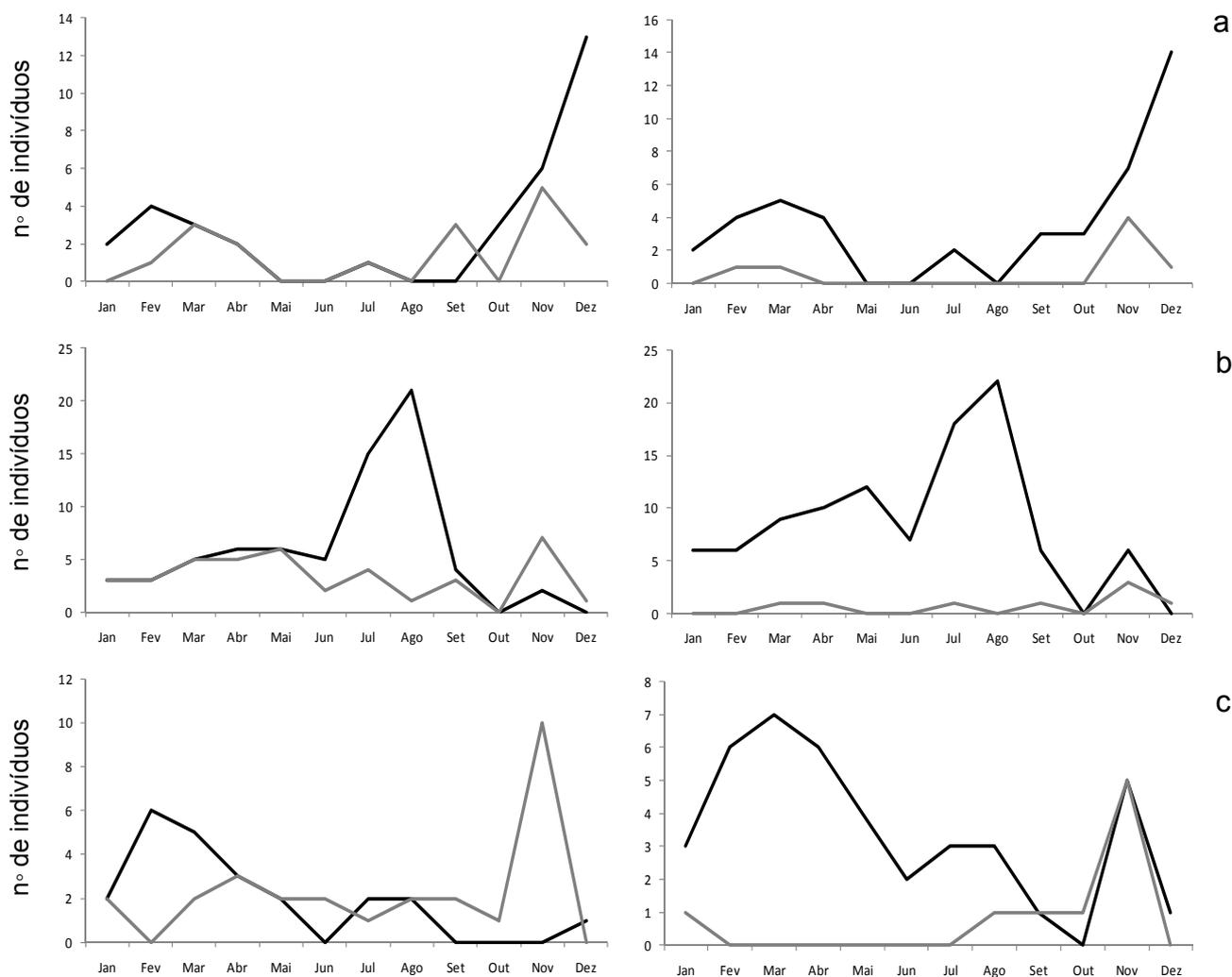


Figura 23. Abundância (número de indivíduos): esquerda- modelos (linha preta) e mímicos (linha cinza); direita- modelos somados aos mímicos müllerianos (linha preta) e mímicos batesianos (linha cinza) dos complexos ‘preto’ (a), ‘preto e amarelo’ (b) e ‘preto-amarelo-preto’ (c), no ano de 2007 na Mata Santa Tereza.

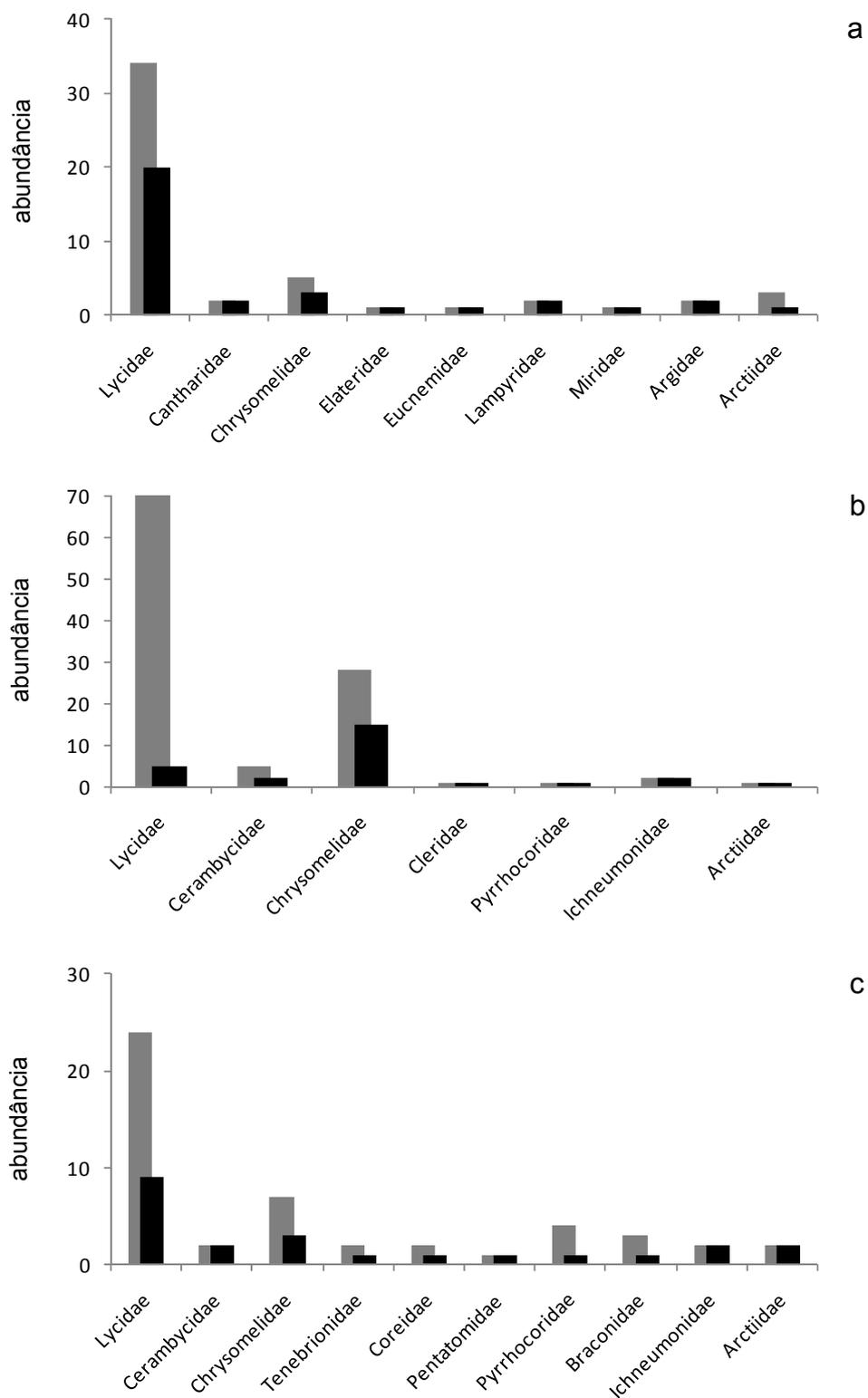


Figura 24. Abundância (número de espécies – barras negras; e de indivíduos – barras cinzas) das famílias pertencentes a cada padrão de coloração na Mata Santa Tereza: PRT (a), PEA (b) e PAP (c).

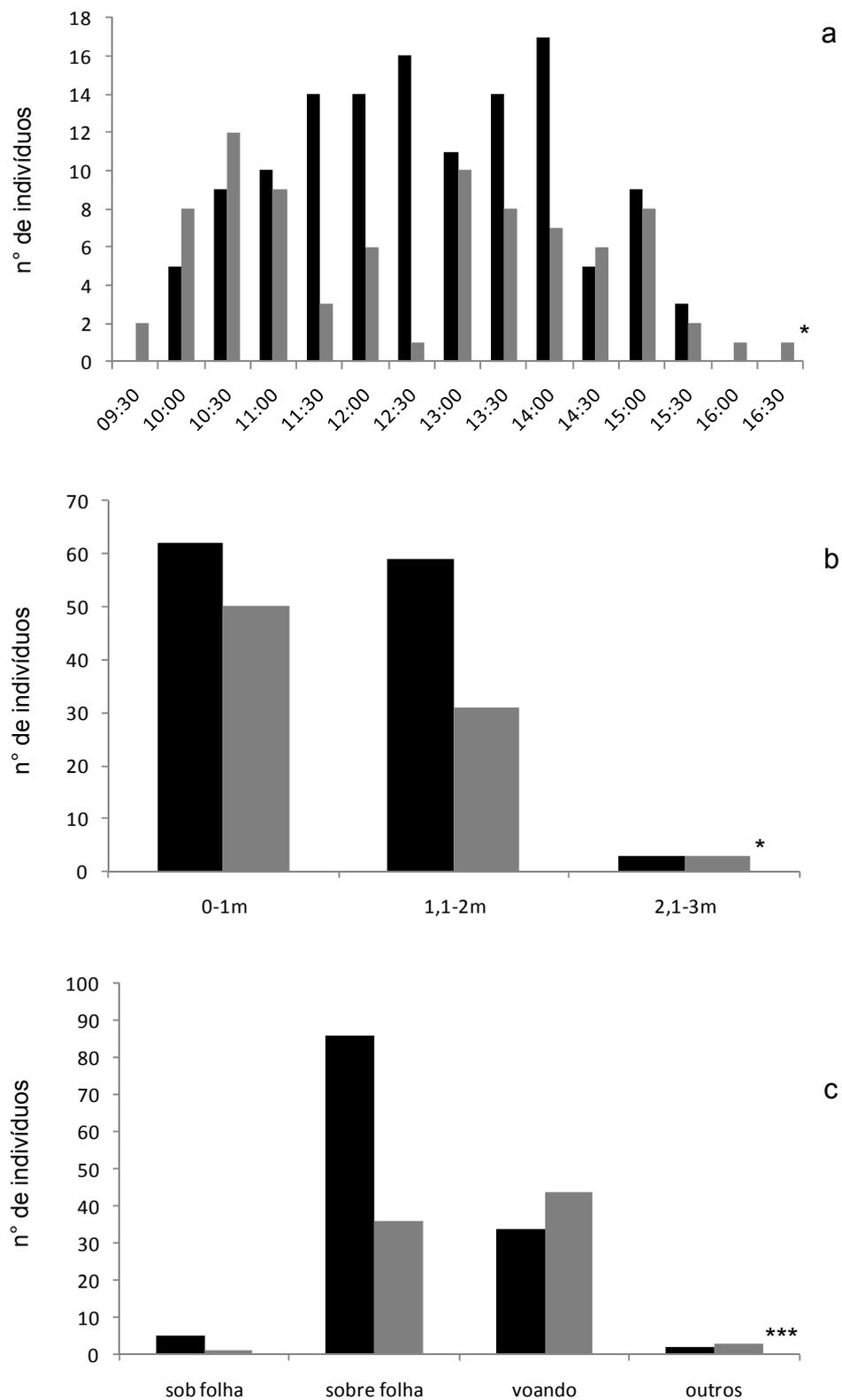


Figura 25. Abundância (número de indivíduos) de modelos (barras pretas) e mímicos (barras cinzas) da Mata Santa Tereza: **a.** Horário de atividade; **b.** Preferência de estrato; **c.** Preferência de hábitos. * diferença não significativa; *** diferença significativa, teste U de Mann-Whitney ($p < 0,05$).

Padrão de coloração 'Preto' (PRT)

Este padrão apresentou grande diversidade de gêneros, sendo composto por onze gêneros de Lycidae como modelos centrais: *Falsocalleros*, *Picomicrolycus*, *Teroplas*, *Plateros*, *Calopteron*, *Cartagonum*, *Falsocaenia*, *Haplobothris*, *Linoptes*, *Lycoplateros* e *Mesopteron*. Dentre estes gêneros, os indivíduos de *Falsocalleros*, *Picomicrolycus*, *Teroplas* e *Haplobothris* possuem tamanho corporal pequeno, todavia há outros licídeos e mímicos com tamanho compatível, o que permite considerar os gêneros citados como modelos. Um total de 21 espécies de Lycidae atuam como modelos neste anel mimético, sendo que *Plateros* foi o gênero mais abundante (7 spp.), seguido de *Calopteron*, *Falsocalleros*, *Linoptes* e *Teroplas* (2 spp. cada) e *Cartagonum*, *Falsocaenia*, *Lycoplateros*, *Mesopteron* e *Picomicrolycus* (1 sp. cada).

Os mímicos deste complexo foram besouros das famílias Cantharidae (2 spp.), Chrysomelidae (3 spp.), Elateridae (1 sp.), Eucnemidae (1 sp.) e Lampyridae (2 spp.), um hemíptero da família Miridae, vespas Argidae e Pergidae e mariposas Arctiidae (1 sp. cada) (Tab. 4, Fig. 26).

No geral, os modelos apresentaram tamanho corporal médio de $0,73 \pm 0,20\text{cm}$ ($X \pm 1$ DP, $n=35$) e os mímicos, $0,80 \pm 0,21\text{cm}$ ($X \pm 1$ DP, $n=17$). Não houve diferença significativa entre os grupos em relação ao tamanho ($U=196$; ($Z=-1,87744$); $p=0,06$; $n_1=34$, $n_2=17$), nem quanto à ocorrência mensal ($U=238.50$; ($Z=1,029139$); $p=0,30$; $n_1=43$; $n_2=17$). Os modelos foram mais abundantes nos meses em que aves jovens estão aprendendo a se alimentar. Modelos em conjunto com mímicos müllerianos foram sempre mais abundantes (Fig 23a).

Não foi encontrada diferença significativa no horário de atividade de modelos e mímicos ($U=191.50$; ($Z=-1,9593$); $p=0,05$; $n_1=34$, $n_2=17$), sendo que os mímicos não foram registrados no campo apenas em alguns períodos (Fig. 27a). Quanto ao estrato que freqüentam, não houve diferença ($U=289$; ($Z=0$); $p=1,00$; $n_1=34$, $n_2=17$), sendo que ambos os grupos foram mais comuns nos estratos mais baixos (Fig. 27b). Houve diferença significativa em relação ao comportamento de modelos e mímicos ($U=175$; ($Z=-2,82192$); $p<0,05$; $n_1=34$, $n_2=17$), pois os mímicos foram encontrados muitas vezes em vôo, enquanto que modelos estavam em sua maioria sobre folhas (Fig. 27c).

Tabela 4. Táxons registrados para o padrão de coloração ‘preto’ no ano de 2007 na Mata Santa Tereza. *
média (em centímetros) \pm desvio padrão.

Tamanho*	Modelos	Tamanho*	Mímicos
			<u>Coleoptera</u>
0,60 \pm 0,00	<i>Falsocalleros</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾		<u>Cantharidae</u>
0,60 \pm 0,00	<i>Falsocalleros</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,75 \pm 0,00	<i>Chauliognathus</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,60 \pm 0,00	<i>Picomicrolycus</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,40 \pm 0,00	<i>Silis</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,60 \pm 0,05	<i>Teroplas</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼³⁾		<u>Chrysomelidae</u>
0,60 \pm 0,00	<i>Teroplas</i> sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾		<u>Hispiinae</u>
0,83 \pm 0,11	<i>Plateros</i> sp.7 ⁽ⁿ⁼²⁾	0,55 \pm 0,07	<i>Platocthispa</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼²⁾
0,60 \pm 0,00	<i>Plateros</i> sp.8 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,80 \pm 0,00	<i>Xenochalepus bicostatus</i> (Chapuis, 1877) ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,98 \pm 0,11	<i>Plateros</i> sp.9 ⁽ⁿ⁼²⁾	0,75 \pm 0,00	<i>Chalepus sanguinicollis</i> (Linnaeus, 1771) ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,63 \pm 0,11	<i>Plateros</i> sp.10 ⁽ⁿ⁼²⁾		<u>Elateridae</u>
0,60 \pm 0,00	<i>Plateros</i> sp.11 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,90 \pm 0,00	<i>Cardiorhinus macullicolis</i> Candèze, 1863 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,60 \pm 0,00	<i>Plateros</i> sp.12 ⁽ⁿ⁼¹⁾		<u>Eucnemidae</u>
1,30 \pm 0,00	<i>Calopteron</i> sp.11 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,62 \pm 0,00	Eucnemidae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
1,35 \pm 0,00	<i>Calopteron</i> sp.15 ⁽ⁿ⁼¹⁾		<u>Lampyridae</u>
0,83 \pm 0,07	<i>Cartagonum apiuba</i> Nascimento & Bocakova, 2009 ⁽ⁿ⁼⁵⁾	0,65 \pm 0,00	Lampyridae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,65 \pm 0,07	<i>Falsocaenia</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼⁴⁾	1,00 \pm 0,00	Lampyridae sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,50 \pm 0,00	<i>Haplobothris</i> sp.7 ⁽ⁿ⁼²⁾		<u>Hemiptera</u>
0,65 \pm 0,00	<i>Linoptes</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,80 \pm 0,00	Miridae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,70 \pm 0,00	<i>Linoptes</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾		<u>Hymenoptera</u>
0,80 \pm 0,00	<i>Lycoplateros</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,90 \pm 0,00	Argidae sp.8 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,68 \pm 0,11	<i>Mesopteron</i> sp.4 ⁽ⁿ⁼²⁾	1,25 \pm 0,00	Pergidae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Lepidoptera</u>
		0,85 \pm 0,05	Noctuidae sp.1 ⁽ⁿ⁼³⁾



Figura 26. Representantes do padrão ‘preto’ na Mata Santa Tereza: **1.** *Calopteron* sp.11; **2.** *Calopteron* sp.15; **3.** *Cartagonum apiuba*; **4.** *Falsocaenia* sp.2; **5.** *Falsocalleros* sp.1; **6.** *Falsocalleros* sp.2; **7.** *Haplobothris* sp.7; **8.** *Linoptes* sp.1; **9.** *Linoptes* sp.2; **10.** *Lycoplateros* sp.2; **11.** *Mesopteron* sp.4; **12.** *Picomicrolycus* sp.1; **13.** *Plateros* sp.7; **14.** *Plateros* sp.8; **15.** *Plateros* sp.9; **16.** *Teroplas* sp.2; **17.** *Teroplas* sp.3; **18.** *Chauliognathus* sp.2; **19.** *Silis* sp.2; **20.** *Chalepus sanguinicollis*; **21.** *Platocthispa* sp.2; **22.** *Xenochalepus bicostatus*; **23.** Eucnemidae sp.1; **24.** *Cardiorhinus macullicolis*; **25.** Lampyridae sp.1; **26.** Lampyridae sp.2; **27.** Miridae sp.1; **28.** Argidae sp.8; **29.** Pergidae sp.1; **30.** Noctuidae sp.1. Escalas: 1mm.

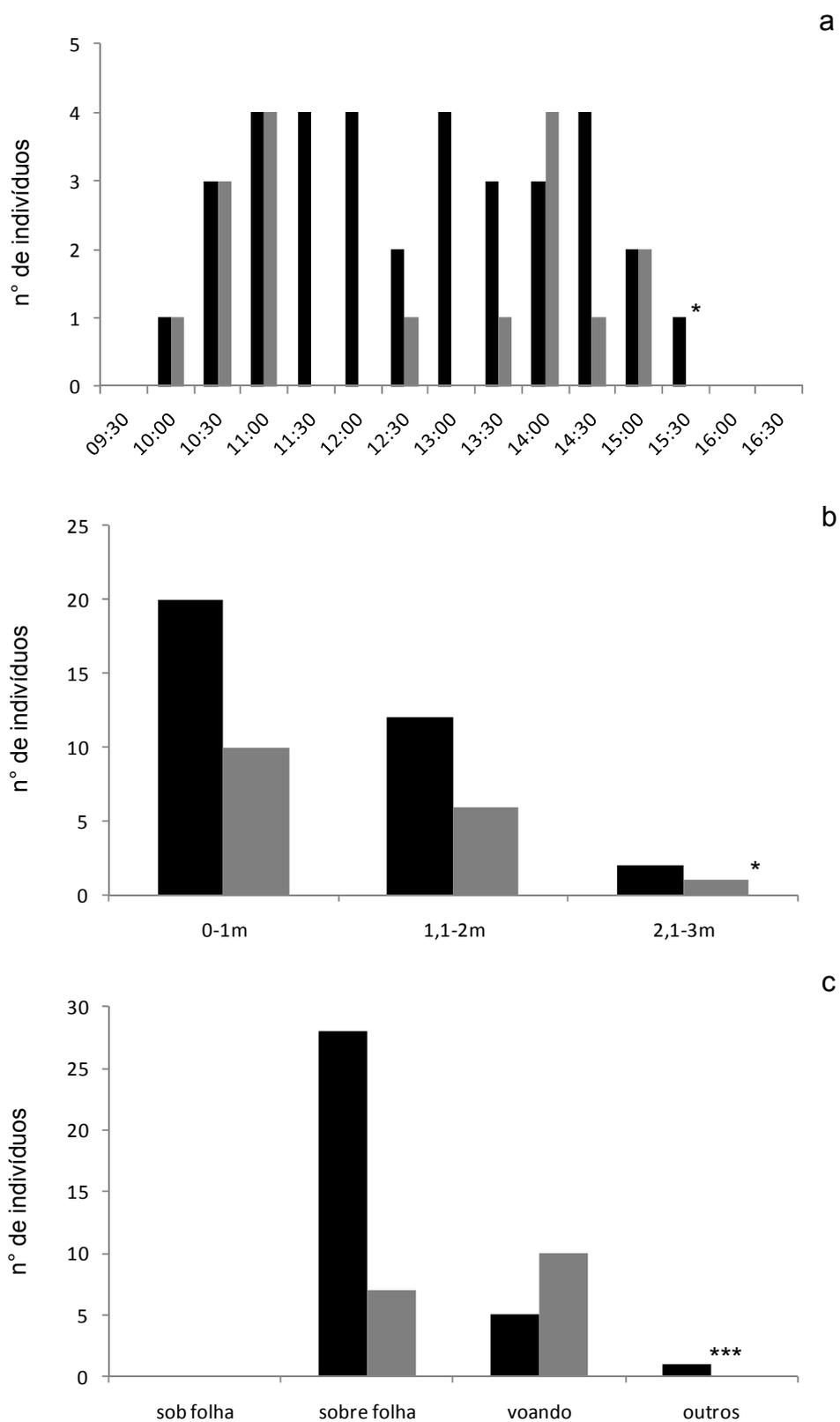


Figura 27. Abundância (número de indivíduos) de modelos (barras pretas) e mímicos (barras cinzas) do padrão 'preto' na Mata Santa Tereza: **a.** Horário de atividade; **b.** Preferência de estrato; **c.** Preferência de hábitos. * diferença não significativa; *** diferença significativa, teste U de Mann-Whitney ($p < 0,05$).

Padrão de coloração ‘Preto e Amarelo’ (PEA)

Na Mata Santa Tereza, o padrão PEA foi o mais abundante em número de indivíduos, porém com o menor número de gêneros de modelos, sendo representado por apenas três gêneros: *Plateros*, *Calopteron* e *Mesopteron*. *Plateros* foi bastante abundante, contudo, foi representado por apenas uma espécie, *Calopteron* e *Mesopteron* foram representados por duas espécies cada (Tab. 5, Fig. 28). Os mímicos foram coleópteros das famílias Cerambycidae (2 spp.), Chrysomelidae (15 spp.) e Cleridae (1 sp.). Hemípteros da família Pyrrhocoridae (1 sp.), e vespas Ichneumonidae (2 spp.) também tiveram representantes no padrão PEA, além de mariposas Arctiidae (1 sp.). O clerídeo trata-se de uma espécie já descrita, que foi inserida em um novo gênero (Opitz, no prelo).

Modelos apresentaram tamanho corporal médio igual a $0,79 \pm 0,17\text{cm}$ ($X \pm 1\text{ DP}$, $n=70$) e mímicos $0,79 \pm 0,21\text{cm}$ ($X \pm 1\text{ DP}$, $n=40$), sendo que não ocorreu diferença entre ambos ($U=1289.50$; ($Z=-0,69435$); $p=0,49$; $n1=70$, $n2=40$). Também não houve diferença na ocorrência mensal ($U=1274$; ($Z=0,789908$); $p=0,43$; $n1=70$; $n2=40$). Os modelos foram geralmente mais abundantes que os mímicos, porém ocorreram em igual ou menor escala no período de aprendizagem de predadores. Com exceção de dezembro, modelos somados aos mímicos müllerianos foram sempre mais abundantes (Fig. 23b).

Modelos e mímicos não tiveram diferença quanto ao horário de atividade ($U=1246$; ($Z=-0,96197$); $p=0,34$; $n1=70$, $n2=40$), sendo que os mímicos não foram registrados apenas em alguns poucos períodos (Fig. 29a). Em relação ao estrato, não houve diferença ($U=1188$; ($Z=-1,51724$); $p=0,13$; $n1=70$, $n2=40$), sendo que modelos foram mais comuns no estrato de 1,1-2m (Fig. 29b). Foi encontrada diferença significativa quanto ao comportamento ($U=1114.50$; ($Z=-1,99883$); $p<0,05$; $n1=70$, $n2=40$), já que os modelos foram encontrados mais freqüentemente sobre folhas (Fig. 29c).

Tabela 5. Táxons registrados para o padrão de coloração ‘preto e amarelo’ no ano de 2007 na Mata Santa Tereza. * média (em centímetros) \pm desvio padrão.

Tamanho*	Modelos	Tamanho *	Mímicos
0,76 \pm 0,13	<i>Plateros</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼⁵⁶⁾		<u>Coleoptera</u>
1,17 \pm 0,13	<i>Calopteron</i> sp.11 ⁽ⁿ⁼³⁾	0,80 \pm 0,00	<u>Cerambycidae</u>
1,40 \pm 0,00	<i>Calopteron</i> sp.15 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,88 \pm 0,06	<i>Icimauna ciliaris</i> (Klug, 1825) ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,79 \pm 0,09	<i>Mesopteron</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼⁹⁾	0,45 \pm 0,00	<i>Malacoscyclus cirratus</i> (Germar, 1824) ⁽ⁿ⁼⁴⁾
0,70 \pm 0,00	<i>Mesopteron</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,43 \pm 0,04	<u>Chrysomelidae</u>
		0,50 \pm 0,05	Chrysomelidae sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			Chrysomelidae sp.2 ⁽ⁿ⁼²⁾
			Criocerinae sp.1 ⁽ⁿ⁼²⁾
			<u>Galerucinae</u>
		0,77 \pm 0,05	<i>Schematiza</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼⁸⁾
		0,65 \pm 0,00	<i>Schematiza</i> sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Hispiinae</u>
		0,80 \pm 0,00	<i>Chalepus</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,60 \pm 0,00	<i>Chalepus</i> sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,06 \pm 0,00	<i>Chalepus marginiventris</i> (Chapuis, 1877) ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,80 \pm 0,00	<i>Platothispa</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,50 \pm 0,00	<i>Uroplata</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,90 \pm 0,00	<i>Xenochalepus</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,80 \pm 0,00	<i>Xenochalepus</i> sp.4 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,80 \pm 0,00	<i>Xenochalepus</i> sp.5 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		0,83 \pm 0,04	<i>Xenochalepus bicostatus</i> (Chapuis, 1877) ⁽ⁿ⁼²⁾
		0,99 \pm 0,03	<i>Xenochalepus guerini</i> (Chapuis, 1877) ⁽ⁿ⁼⁴⁾
			<u>Cleridae</u>
		0,80 \pm 0,00	<i>Acanthocollis melanura</i> (Klug, 1842) ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Hemiptera</u>
		1,20 \pm 0,00	Pyrrhocoridae sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Hymenoptera</u>
		1,20 \pm 0,00	Ichneumonidae sp.8 ⁽ⁿ⁼¹⁾
		1,15 \pm 0,07	Ichneumonidae sp.11 ⁽ⁿ⁼²⁾
			<u>Lepidoptera</u>
		0,90 \pm 0,00	Noctuidae sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾

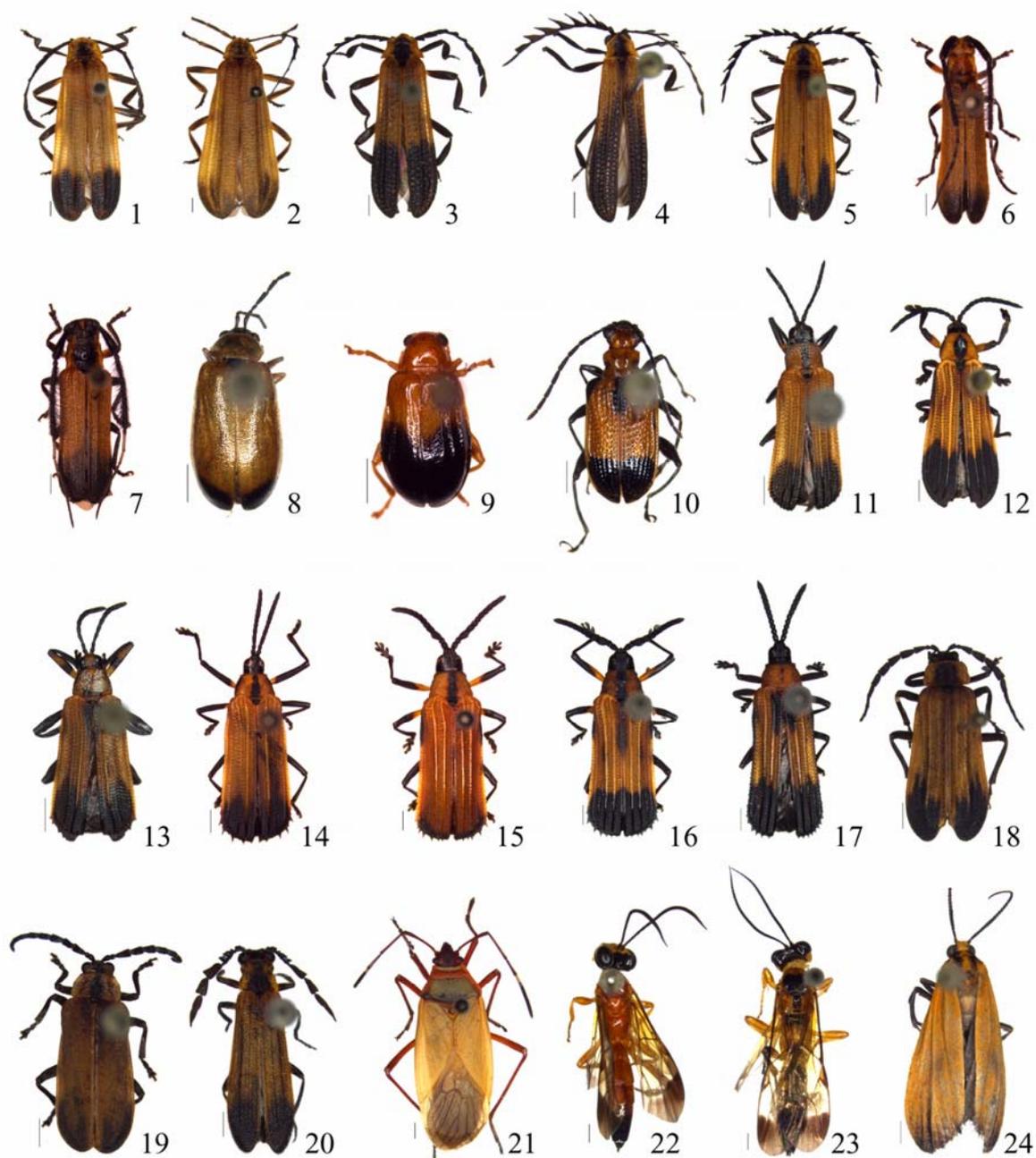


Figura 28. Representantes do padrão 'preto e amarelo' na Mata Santa Tereza: **1.** *Calopteron* sp.15; **2.** *Calopteron* sp.11; **3.** *Mesopteron* sp.1; **4.** *Mesopteron* sp.2; **5.** *Plateros* sp.1; **6.** *Icimana ciliaris*; **7.** *Malacoscyclus cirratus*; **8.** Chrysomelidae sp.1; **9.** Chrysomelidae sp.2; **10.** Criocerinae sp.1; **11.** *Chalepus marginiventris*; **12.** *Platocthispa* sp.1; **13.** *Uroplata* sp.2; **14.** *Xenochalepus bicostatus*; **15.** *X. guerini*; **16.** *Xenochalepus* sp.2; **17.** *Xenochalepus* sp.5; **18.** *Schematiza* sp.2; **19.** *Schematiza* sp.3; **20.** *Acanthocollis melanura*; **21.** Pyrrhocoridae sp.2; **22.** Ichneumonidae sp.11; **23.** Ichneumonidae sp.8; **24.** Noctuidae sp.2. Escalas: 1mm.

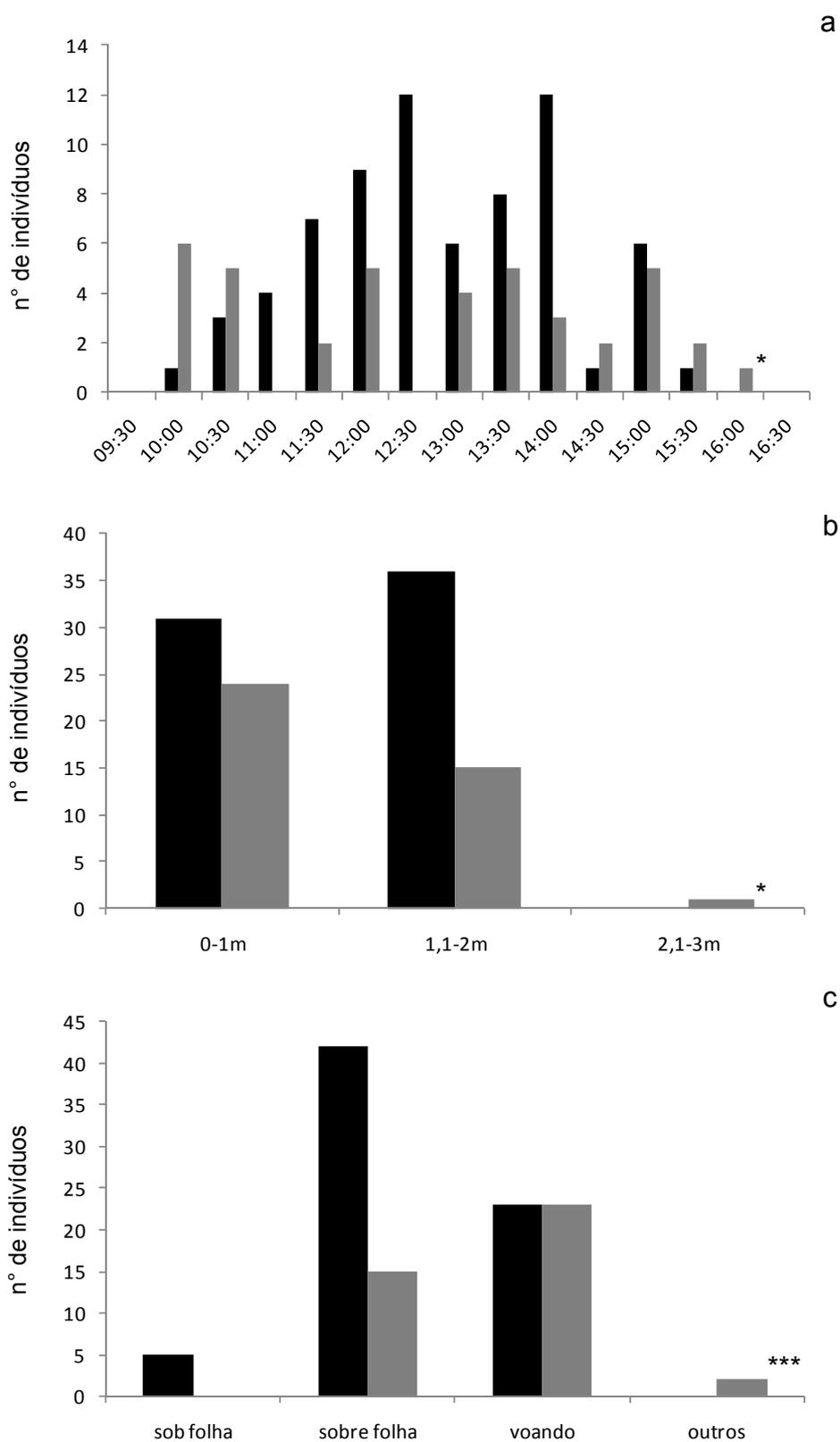


Figura 29. Abundância (número de indivíduos) de modelos (barras pretas) e mímicos (barras cinzas) do padrão ‘preto e amarelo’ na Mata Santa Tereza: **a.** Horário de atividade; **b.** Preferência de estrato; **c.** Preferência de hábitos. * diferença não significativa; *** diferença significativa, teste U de Mann-Whitney ($p < 0,05$).

Padrão de coloração ‘Preto-Amarelo-Preto’ (PAP)

Neste padrão foram registrados cinco gêneros de Lycidae: *Calopteron*, *Cyrtopteron* e *Mesopteron*, sendo *Calopteron* o mais abundante, com 6 espécies, seguido de *Cyrtopteron* (2 spp.) e *Mesopteron* (1 sp.). Os mímicos foram besouros das famílias Cerambycidae (2 spp.), Chrysomelidae (3 spp.) e Tenebrionidae (1 sp.). Hemípteros das famílias Coreidae, Pentatomidae e Phyrrocoridae (1 sp. cada), além de himenópteros Braconidae (1 sp.) e Ichneumonidae (2 spp.) e lepidópteros Arctiidae (2 spp.) também foram representados nesse anel mimético (Tab. 6, Fig. 30).

Os modelos tiveram tamanho corporal médio de $1,20 \pm 0,20\text{cm}$ ($X \pm 1$ DP, $n=23$) e os mímicos de $1,17 \pm 0,21\text{cm}$ ($X \pm 1$ DP, $n=27$), não havendo diferença significativa entre ambos ($U=273.50$; ($Z=0,724559$); $p=0,47$; $n1=23$, $n2=27$). Houve diferença na ocorrência mensal ($U=137,5$; ($Z=-3,39424$); $p<0,05$; $n1=23$, $n2=27$). Modelos foram mais abundantes que mímicos principalmente de janeiro a março, sendo que, juntamente com mímicos müllerianos, foram os mais abundantes, com exceção para outubro (Fig. 23c).

Não houve diferença entre modelos e mímicos em relação ao horário de atividade ($U=308$; ($Z=-0,04892$); $p=0,96$; $n1=23$, $n2=27$), sendo que os mímicos apresentaram os maiores picos de abundância diários (Fig 31a). Quanto ao estrato, não houve diferença estatística significativa entre os grupos ($U=279.50$; ($Z=-0,68825$); $p=0,49$; $n1=23$, $n2=27$), sendo os mímicos encontrados de maneira mais comum no estrato mais baixo, até 1m a partir do solo (Fig. 31b). Não houve diferença significativa quanto ao comportamento ($U=255$; ($Z=-1,25165$); $p=0,21$; $n1=23$, $n2=27$), modelos e mímicos foram encontrados mais freqüentemente sobre folhas, porém, os mímicos foram registrados mais vezes em vôo do que os modelos (Fig. 31c).

Tabela 6. Táxons registrados para o padrão de coloração ‘preto-amarelo-preto’ no ano de 2007 na Mata Santa Tereza. * média (em centímetros) \pm desvio padrão.

Tamanho*	Modelos	Tamanho*	Mímicos
1,13 \pm 0,06	<i>Calopteron</i> sp.10 ⁽ⁿ⁼⁴⁾	1,00 \pm 0,00	<u>Coleoptera</u>
1,15 \pm 0,07	<i>Calopteron</i> sp.11 ⁽ⁿ⁼²⁾	1,25 \pm 0,00	<u>Cerambycidae</u>
1,55 \pm 0,07	<i>Calopteron</i> sp.12 ⁽ⁿ⁼²⁾	0,94 \pm 0,04	<i>Cuicirama smithi</i> (Bates, 1881) ⁽ⁿ⁼¹⁾
1,10 \pm 0,00	<i>Calopteron</i> sp.13 ⁽ⁿ⁼¹⁾	0,95 \pm 0,00	<i>Lycidola amicta</i> (Klug, 1825) ⁽ⁿ⁼¹⁾
1,00 \pm 0,00	<i>Calopteron</i> sp.14 ⁽ⁿ⁼¹⁾	1,05 \pm 0,00	<u>Chrysomelidae</u>
1,30 \pm 0,06	<i>Calopteron</i> sp.15 ⁽ⁿ⁼¹⁰⁾	1,30 \pm 0,14	<u>Hispiniae</u>
0,90 \pm 0,00	<i>Cyrtopteron</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾	1,25 \pm 0,07	<i>Xenochalepus</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼⁴⁾
1,00 \pm 0,00	<i>Cyrtopteron</i> sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾	1,45 \pm 0,06	<i>Xenochalepus</i> sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾
0,70 \pm 0,00	<i>Mesopteron</i> sp.2 ⁽ⁿ⁼¹⁾	1,50 \pm 0,00	<i>Xenochalepus guerini</i> (Chapuis, 1877) ⁽ⁿ⁼²⁾
		1,10 \pm 0,00	<u>Tenebrionidae</u>
		1,03 \pm 0,06	<i>Strongylium</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼²⁾
		1,30 \pm 0,00	<u>Hemiptera</u>
		1,50 \pm 0,00	Coreidae sp.3 ⁽ⁿ⁼²⁾
		0,95 \pm 0,00	Pyrrhocoridae sp.1 ⁽ⁿ⁼⁴⁾
		1,20 \pm 0,00	Reduviidae sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Pentatomidae</u>
			<i>Arocera</i> sp.1 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Hymenoptera</u>
			Braconidae sp.2 ⁽ⁿ⁼³⁾
			Ichneumonidae sp.9 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			Ichneumonidae sp.10 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			<u>Lepidoptera</u>
			Noctuidae sp.3 ⁽ⁿ⁼¹⁾
			Noctuidae sp.4 ⁽ⁿ⁼¹⁾

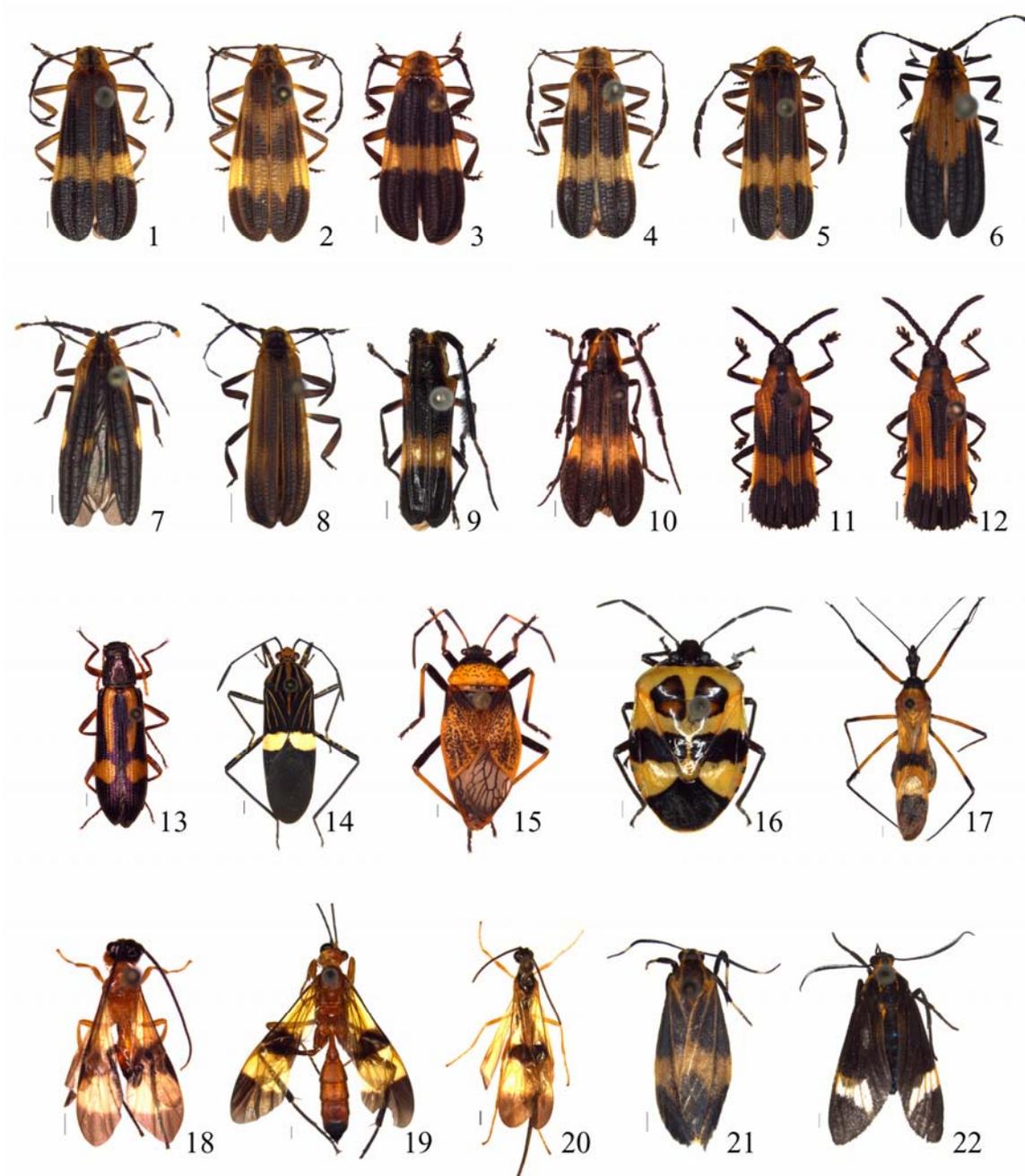


Figura 30. Representantes do padrão ‘preto-amarelo-preto’ na Mata Santa Tereza: **1.** *Calopteron* sp.10; **2.** *Calopteron* sp. 11; **3.** *Calopteron* sp.13; **4.** *Calopteron* sp. 14; **5.** *Calopteron* sp.15; **6.** *Cyrtopteron* sp.2; **7.** *Cyrtopteron* sp.3; **8.** *Mesopteron* sp.2; **9.** *Cuicirama smithi*; **10.** *Lycidola amicta*; **11.** *Xenochalepus* sp.1; **12.** *X. guerini*; **13.** *Strongylium* sp.1; **14.** Coreidae sp.3; **15.** Pyrrhocoridae sp.1; **16.** *Arocera* sp.; **17.** Reduviidae sp.3; **18.** Braconidae sp.2; **19.** Ichneumonidae sp. 9; **20.** Ichneumonidae sp.10; **21.** Noctuidae sp.3; **22.** Noctuidae sp.4. Escalas: 1mm.

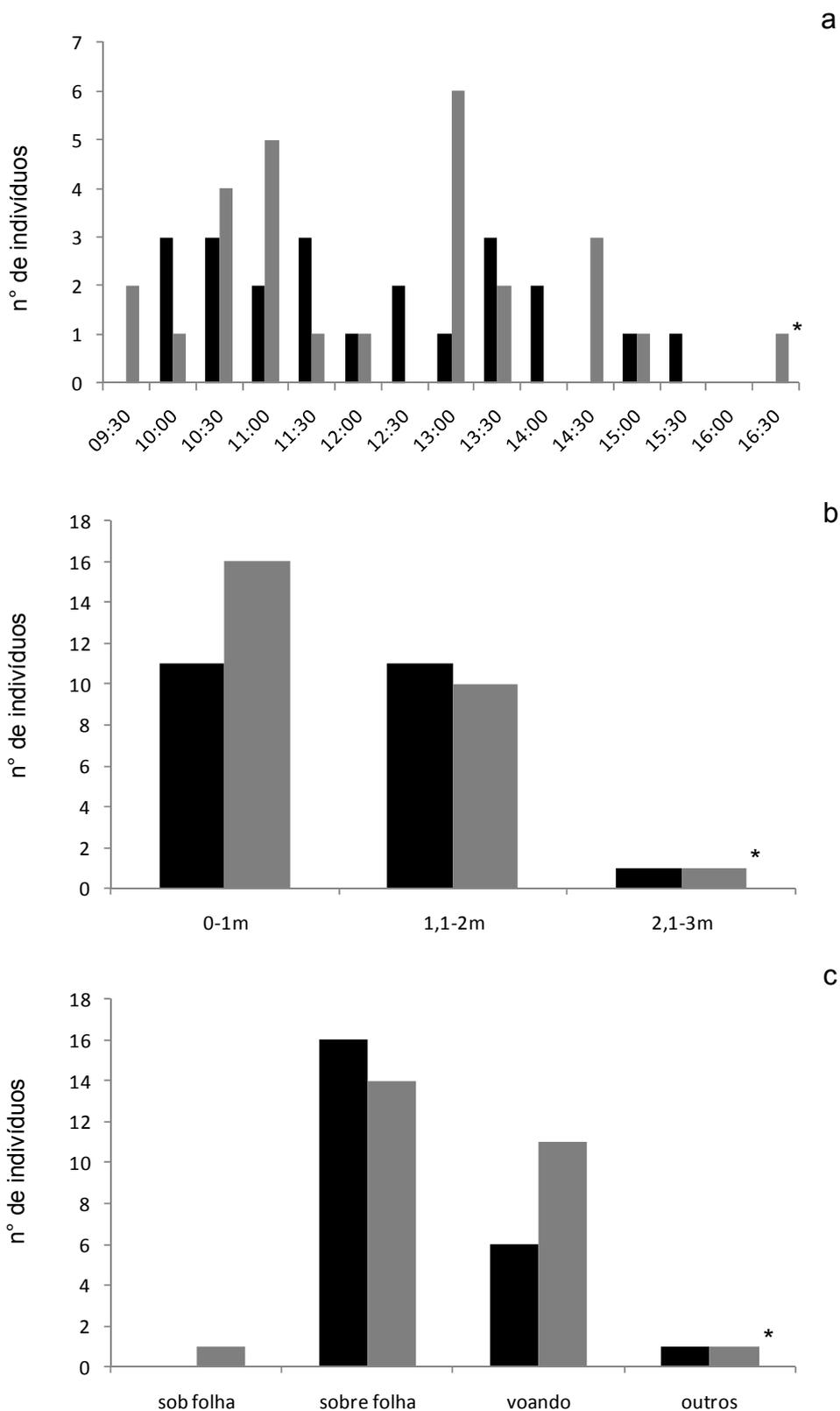


Figura 31. Abundância (número de indivíduos) de modelos (barras pretas) e mímicos (barras cinzas) do padrão ‘preto-amarelo-preto’ na Mata Santa Tereza: **a.** Horário de atividade; **b.** Preferência de estrato; **c.** Preferência de hábitos. * diferença não significativa; *** diferença significativa, teste U de Mann-Whitney ($p < 0,05$).

Discussão

Estudos sobre mimetismo, especialmente em grupos onde os conhecimentos taxonômico e ecológico são escassos, como no caso de Lycidae e seus mímicos, devem ser realizados incondicionalmente no campo, pois, para que haja um conhecimento dos anéis miméticos e seus componentes, são necessárias observações comportamentais de modelos e mímicos, como por exemplo, padrão de vôo, estrato que freqüentam, posição e estruturas onde são encontrados. Além da necessidade de terem tamanhos corporais compatíveis, mímicos geralmente assemelham-se aos modelos na coloração e forma, mas em alguns casos, a imitação pode ser somente comportamental (Rettenmeyer 1970). A relação da abundância de modelos e mímicos é outra informação importante no estudo dos anéis miméticos. Tais fatores são impossíveis de serem observados nos animais depositados em museus, mas puderam através do presente estudo de campo, ser evidenciados. Os modelos e mímicos de Lycidae estudados nas matas semi-decíduais do sudeste brasileiro, corresponderam às expectativas, pois apresentam muitas características em comum, o que proporciona a existência do mimetismo entre os grupos estudados. A posição e postura que modelos e mímicos assumem no ambiente natural, por exemplo, faz uma grande diferença quando trata-se da eficiência do mimetismo (Brower 1968 *apud* Rettenmeyer 1970).

Na literatura, faltam estudos com coletas sistematizadas, ao longo de um ano, comparando-se vários aspectos ecológicos de modelos e mímicos. O estudo que mais se aproxima da metodologia aqui utilizada foi realizado por Torres (2000), onde foram encontradas apenas quatro espécies de Lycidae atuando como modelos centrais no sul do Brasil. Neste sentido, existem quatro importantes trabalhos, realizados em diferentes partes do mundo, onde foram encontradas poucas espécies de Lycidae nos complexos miméticos: Marshall & Poulton (1902) (África do Sul - 6 spp.), Shelford (1902, 1916) (Cingapura e Bornéu - 8 spp.), Darlington (1938) (Cuba - 3 spp.) e Linsley *et al.* (1961) (Estados Unidos - 4 spp.).

Unindo os resultados dos dois locais estudados, foi encontrado um total de 60 espécies em 14 gêneros de Lycidae. Portanto, a diversidade de licídeos encontrada no presente estudo pode ser considerada alta em ambos os sítios de coleta, em especial na Mata Santa Tereza, com doze gêneros (29 espécies), mas também na Serra do Japi, com 11 gêneros (33 espécies). Além disso, em coletas preliminares, foram registrados dois outros gêneros na MST: *Lycomorphon* (*L. brasiliense* Nascimento & Bocakova, 2009) e *Macrolygistopterus* Pic, 1929, o que revela que este local apresenta diversidade ainda maior de gêneros, apesar de ter uma área correspondente a 1/13 do JAPI.

Em relação à fauna nacional, os dois locais em conjunto apresentaram 17 gêneros (incluindo os dois gêneros citados acima) dos 28 gêneros de Lycidae ocorrentes no Brasil (E.A. Nascimento, dados não publicados – veja o Anexo II), indicando que apenas nestes dois locais do Estado de São Paulo podemos encontrar *ca.* 60% dos gêneros de Lycidae registrados para o Brasil. Além de *Cartagonum* (Nascimento & Bocakova, no prelo), cinco outros gêneros nunca haviam sido registrados com ocorrência no Brasil: *Falsocaenia*, *Lycoplateros*, *Picomicrolycus*, *Teroplas* e *Falsocalleros*. Portanto, em termos de diversidade de espécies, o presente estudo mostra, por um lado, quão diversa é a região Neotropical, e por outro lado, o estado do desconhecimento da fauna brasileira, fazendo com que esse tipo de investigação seja promissora no que diz respeito às áreas taxonômica e ecológica. Quanto à abundância, a Serra do Japi apresentou valores maiores, tanto para modelos, quanto para mímicos, como era esperado, devido ao maior tamanho de área e melhor grau de conservação.

A coloração, fator essencial neste estudo e em muitos casos de mimetismo (excluindo alguns casos de mimetismo sonoro e químico), muitas vezes é modificada com o passar do tempo nas coleções de museus. Apesar disso, parece que os licídeos têm uma tendência à retenção da coloração original, pelo menos muito próximo disso, e então podem ser feitas inferências sobre potenciais casos de mimetismo baseando-se em coleções.

Apesar de existirem vários padrões de coloração em Lycidae e consideráveis variações nas cores, como élitros totalmente vermelhos a amarelados (*e.g.* *Dictyoptera aurora* (Herbst, 1784) e *Lycostomus modestus* (Kiesenwetter, 1874) – veja Kim & Hang 2005)) ou ainda élitros amarelos com vários tipos de ornamentações pretas (*e.g.* *Lycomorphon bolivianum* Nascimento & Bocakova, 2009), entre outros (*e.g.* Dvorak & Bocak 2007, Bocak & Yagi 2009), dentre os licídeos encontrados neste estudo, de maneira geral, todos pertenciam aos três padrões de coloração observados desde o começo do estudo em ambos os locais de coleta. Apenas alguns *Calopteron* da Mata Santa Tereza apresentaram ornamentações na porção basal dos élitros (Figs. 30.2-30.5), entretanto, o padrão preto-amarelo-preto destaca-se nestes exemplares. Além disso, também foram encontrados vários táxons de mímicos pertencentes aos três padrões de coloração, o que indica que os licídeos realmente atuam como modelos centrais nos complexos miméticos encontrados, sejam eles batesianos ou müllerianos, pois essa uniformidade, ou estabilidae, nos padrões é encontrada exclusivamente nos Lycidae. Nos dois locais estudados, por exemplo, cantarídeos e lampirídeos possuem vários

padrões de coloração, sendo que alguns provavelmente possuem relações miméticas com outros táxons, como cerambicídeos (*e.g.* *Adesmus hemispilus* (Germar, 1821), provável mímico de *Chauliognathus fallax* Germar, 1824; e *Spathoptera albilatera* Audinet-Serville, 1868 e *Cuiciuna iuati* Galileo & Martins, 1997; prováveis mímicos de lampirídeos, cantarídeos e elaterídeos, pois todos são pretos e possuem uma listra lateral clara na margem lateral dos élitros, com detalhes vermelhos no pronoto – Nascimento *et al.*, em preparação).

Dentre os principais componentes da defesa dos Lycidae estão o ácido licídico, pirazinas, derivados de quinolona e fenilpropanamida (Moore & Brown 1981, Eisner *et al.* 2008). Alguns testes pontuais e estudos mais aprofundados demonstraram a rejeição de licídeos por parte dos predadores, sejam eles vertebrados ou invertebrados (Wallace 1867, Marshall & Poulton 1902, Shelford 1916, Darlington 1938, Linsley *et al.* 1961, Selander *et al.* 1963, Crowson 1981, Moore & Brown 1981, Del-Claro & Vasconcellos-Neto 1992, Eisner *et al.* 2008). Testes de efetivos, envolvendo predação e investigações de substâncias químicas, devem ser realizados com várias repetições, o que pode ser feito apenas com um grande número de modelos e mímicos, como os que foram feitos por Moore & Brown (1981, 1989) e Eisner *et al.* (2008), na América do Norte, onde é comum encontrar licídeos agregados em grande quantidade, e onde o conhecimento taxonômico é bastante razoável (*e.g.* Linsley *et al.* 1961, Eisner & Kafatos 1962).

No presente estudo não foi possível realizar testes, pois os indivíduos coletados durante todo o ano de 2007 não poderiam ser submetidos a qualquer tipo de perda ou dano, devido ao desconhecimento taxonômico da família nas regiões estudadas, bem como em todo o país. Portanto, estes indivíduos foram utilizados para a identificação dos gêneros e morfoespécies ocorrentes nas duas localidades. Além disso, não foram encontrados agrupamentos destes besouros, exceto por uma ocasião, na Serra do Japi, onde *ca.* 10 licídeos (*Plateros* e *Calopteron*) do padrão ‘preto-amarelo-preto’ foram observados numa área de aproximadamente 10 m². Isso demonstra que, mesmo em um único grupo taxonômico, nem sempre o aposematismo está ligado com o gregarismo, podendo haver variação em diferentes regiões (*cf.* Edmunds 1974). Posteriormente não foi possível realizar coletas na Serra do Japi (que apresentaria abundância compatível para realização de testes, ao contrário da Mata Santa Tereza), por motivos do estudo taxonômico dos licídeos no exterior e também em razão do longo período de reformas realizadas na base da Unidade de Conservação.

Algumas observações pontuais mostraram a rejeição de licídeos por larvas de neurópteros da família Ascalaphidae, o que pode ser um indício da orientação química deste predador. Todavia, isso vai ao contrário do observado por Linsley *et al.* (1961) onde larvas de outro neuróptero, formigas-leão, alimentaram-se de todos os quatro indivíduos do gênero *Lycus* oferecidos. Na Serra do Japi, licídeos e hispíneos são freqüentemente rejeitados por aranhas *Nephila clavipes* (obs. pess.; K. Del-Claro, com. pess.). A rejeição de hispíneos por aranhas, aliada aos dados de literatura (*e.g.* Staines 1999), permitem categorizar estes besouros como mímicos müllerianos de Lycidae. É provável que alguns predadores possuam relativa tolerância à toxinas, conforme indicam Poulton (1890), Carpenter & Ford (1933 *apud* Rettenmeyer 1970), Rettenmeyer (1970), Brower *et al.* (1972), Eisner & Kafatos (1972). Podemos observar isto na conhecida borboleta monarca, *Danaus plexippus* (Linnaeus, 1758), que é aposemática e possui glicosídeos cardíacos, estrategicamente localizados em seu corpo, que são tóxicos para várias espécies de pássaros (Brower & Glazier 1975). Porém, alguns pássaros, como *Pheucticus melanocephalus* (Weston, 1947), são relativamente insensíveis a estas toxinas (pelo menos a curto prazo) e utilizam este lepidóptero como fonte alimentar (Brower 1988). Berenbaum e Miliczky (1984) demonstraram rejeição progressiva de uma espécie chinesa de mantódeo contra hemípteros aposemáticos.

Níveis de fome dos predadores devem ser levados em conta, pois pode ser um fator importante no que diz respeito à eficiência da toxicidade das presas, o que, associado à níveis de tolerância a toxinas e o conhecimento sobre aspectos ecológicos de presas e predadores, ajuda a refutar teorias de não-eficiência do aposematismo e mimetismo (*e.g.* Heikertinger 1932, McAtee 1932). De acordo com Cott (1940), predadores comem e evitam presas aposemáticas, mas de maneira seletiva, de acordo com níveis de fome e presença de presas alternativas, sendo que a predação de animais aposemáticos não são indícios para refutar a teoria do mimetismo (Rettenmeyer 1970).

Segundo Ruxton *et al.* (2004) há pelo menos quatro componentes principais da psicologia da predação que devem afetar o modo como predadores e presas interagem: (1) a capacidade de mostrar cautela inata a presas; (2) a capacidade de aprender a evitar presas com defesas; (3) a retenção de memória e evitação aprendida; (4) os processos de reconhecimento. Os dados obtidos em laboratório e no campo (K. Del-Claro, com. pess.), revelam que estes processos ocorrem para potenciais predadores de Lycidae, *e.g.* *Nephila clavipes* evita predação de licídeos e hispíneos, e, provavelmente, cada novo contato reforça a rejeição.

Espécies aposemáticas emitem vários sinais que aumentam a habilidade do predador para aprender a evitar estas presas (Waldbauer 1988). Acredita-se que a maior força seletiva da evolução do aposematismo sejam os pássaros, pois são os principais predadores de insetos, e são basicamente orientados pela visão, enxergando muito melhor tons de amarelo a vermelho que os humanos (Rothschild 1972). Já que o vermelho não é visto por muito artrópodes, esta cor, conspícua para vertebrados, deve ser críptica para invertebrados e predadores que não vêem cores. Provavelmente, marcas e faixas pretas combinados com vermelho, laranja e amarelo são necessários para que estes padrões sejam distinguidos para estes predadores (Rettenmeyer 1970). Portanto, as aves insetívoras das duas localidades estudadas estão listadas no Anexo II, com a finalidade de demonstrar a diversidade de espécies que atuam como predadores e que podem atuar na manutenção do mimetismo.

Ao contrário do observado por Rettenmeyer (1970), na Serra do Japi e na Mata Santa Tereza, presas alternativas não foram tão comuns, principalmente nos períodos frios e secos, quando também houve decréscimo na abundância de modelos e mímicos. Segundo alguns autores, a presença de presas alternativas reforçariam a eficiência do mimetismo, e sua escassez prejudicaria a manutenção de mímicos batesianos imperfeitos (Rettenmeyer 1970, Lindström *et al.* 2004). Lycidae foi o único grupo dos anéis miméticos estudados que foi encontrado em todos os meses de coleta na Serra do Japi.

O padrão PRT pode parecer mais críptico do que aposemático, mas devemos lembrar que os pássaros, potenciais predadores, enxergam tons de amarelo a vermelho muito melhor do que humanos (Rothschild 1972), *i.e.*, mesmo uma pequena área com coloração aposemática pode funcionar como um sinal de advertência para os predadores (veja McIver & Lattin 1990, Deyrup & Eisner 2003). A abundância e a diversidade de táxons de modelos e mímicos coletados, pertencentes ao padrão PRT nas duas localidades, suporta a existência deste padrão como mimético, indicando a convergência evolutiva nos táxons encontrados, comprovando que mesmo um pequeno sinal aposemático pode ser suficiente para a eficiência do mimetismo.

Os picos de abundância de modelos e mímicos, principalmente no JAPI, estão de acordo com o que encontraram Waldbauer & Sheldon (1971), porém de maneira inversa, já que o trabalho citado foi realizado na região temperada. Dentre os três padrões, PEA foi o que apresentou maior abundância nos dois locais, tanto de modelos – *Plateros* sp.1, na MST – quanto de mímicos, representados majoritariamente por

Chalepus marginiventris (Chrysomelidae: Hispinae) no JAPI. Estes e outros hispíneos provavelmente também possuem defesas químicas, em grande parte seqüestradas das plantas de que se alimentam. Baseado nisso, podemos considerá-los como mímicos müllerianos de Lycidae, já que também são rejeitados por *Nephila clavipes*, sendo ‘jogados’ para fora das teias destas aranhas, quando ficam presos ali.

Os Cantharidae (*Discodon* spp. e *Silis* sp.) também foram abundantes, pois são muito comuns e podem ser observados em várias épocas do ano na Serra do Japi. Na MST, duas espécies de *Schematiza* (Chrysomelidae: Galerucinae) foram abundantes, sendo que também podem ser tóxicos, a exemplo de outros crisomelídeos, pois foram coletados em pequenas agregações, alimentando-se de folhas de algumas plantas. Modelos centrais podem ser menos abundantes em certos períodos do ano, especialmente fora da temporada de aprendizado dos predadores, porém a abundância de mímicos müllerianos (ou co-modelos) pode suprir a ausência dos modelos centrais em alguns períodos, principalmente quando os mímicos são mais abundantes e diversos, como foi observado na Serra do Japi.

As premissas de que os modelos devem ser sempre mais abundantes que os mímicos, devem coincidir sazonalmente e devem ocorrer na mesma área geográfica, devem ser consideradas com cautela, sendo aplicável ao mimetismo batesiano, pois os mímicos (especialmente os batesianos) devem estar presentes quando os predadores já aprenderam a evitar os modelos, além do que modelos e mímicos podem estar separados geograficamente, quando o predador é migratório (Poulton 1909, Rettenmeyer 1970, Waldbauer 1988). Além disso, a maior abundância de mímicos müllerianos não deve interferir, pelo menos de maneira significativa, no mimetismo, já que neste caso há uma divisão de custos, entre modelos e mímicos, no aprendizado dos predadores (Poulton 1909, Linsley *et al.* 1961, Rettenmeyer 1970).

No presente estudo, ao longo do ano, muitas vezes a abundância de mímicos foi maior que a dos modelos nos dois locais, portanto, analisando-se os táxons quanto à impalatabilidade, é provável que a maioria dos mímicos sejam müllerianos e que os custos de aprendizado dos predadores sejam divididos entre modelos e mímicos (Figs. 8, 10, 21, 23). No JAPI, modelos e mímicos foram menos abundantes nos meses mais frios, porém modelos e mímicos müllerianos estiveram em abundância no campo no período em que há aves insetívoras e onívoras aprendendo a se alimentar no campo (*cf.* Silva 1992, Sick 1997, Marini & Durães 2001) (Figs. 8, 10) Na MST, a abundância de licídeos não caiu tanto nos meses frios, principalmente em relação ao padrão ‘preto e

amarelo', o que pode ser devido ao clima menos rigoroso na região de Ribeirão Preto (Figs. 21, 23). Outro fator que pode ter influenciado na abundância de licídeos, principalmente no JAPI, é a grande quantidade de chuva ocorrida em certos períodos de 2007, pois estes besouros podem ser carregados por grandes volumes de água, devido ao seu comportamento letárgico (Marshall & Poulton 1902). Linsley *et al.* (1961) encontraram baixas frequências de mímicos de Lycidae (a menor, igual 1:4, *i.e.*, 1 mímico a cada 4 modelos, e a maior 1:100), enquanto que no presente trabalho, essa frequência foi sempre maior para todos os complexos na Mata Santa Tereza e 1:4 para os padrões 'preto' e 'preto e amarelo' e 1:3 para o padrão 'preto-amarelo-preto'.

As diferenças encontradas no tamanho de modelos e mímicos podem estar relacionadas com diferentes tipos (ou tamanhos) de predadores presentes em ambientes naturais, portanto, modelos e mímicos poderiam ser separados em pelo menos duas categorias de tamanho corporal, porém, somente experimentos sistematizados podem comprovar isto. Na Serra do Japi e na Mata Santa Tereza existem várias espécies de pássaros que se alimentam de insetos e que podem servir de agentes seletivos em favor do mimetismo (veja Anexo I). No padrão PRT, em especial, existem modelos de tamanho corporal pequeno, principalmente aqueles pertencentes ao gênero *Haplobothris* (4,5 mm) que poderiam não ser considerados como participantes dos anéis miméticos, apesar de existirem mímicos com tamanho compatível (a partir de 5,0 mm), como alguns hispíneos. Já no padrão PAP, um indivíduo macho de *Batus hirticornis* (Cerambycidae), apresentou tamanho corporal bem maior do que os modelos (2,53 cm), porém a média de tamanho para os outros indivíduos da mesma espécie é de 1,67 cm, entre machos e fêmeas. Tais dados podem ser evidências de que o tamanho corporal seja um fator pouco importante, quando não há diferenças exacerbadas, em relação ao mimetismo.

Em geral, os mímicos apresentaram comportamento semelhante ao dos modelos, permanecendo sobre folhas, ou voando de forma relativamente lenta. Todavia, apenas os licídeos apresentaram comportamento letárgico, não procurando fugir, com raras exceções, quando abordados ou mesmo manipulados. Houve uma clara distinção na preferência comportamental dos mímicos em relação aos modelos, pois os licídeos foram capturadas majoritariamente sobre folhas, enquanto que os modelos foram coletados muitas vezes em vôo (Figs. 12c, 27c), porém, essa diferença nem sempre foi significativa. Cantharidae e Lampyridae, que também apresentam alta toxicidade, geralmente procuravam fugir quando abordados, assim como os hispíneos

(Chrysomelidae) e mariposas. Cerambicídeos apresentaram-se ainda mais ativos no comportamento de fuga quando notavam a presença do coletor (potencial predador), utilizando-se das mandíbulas para se defender quando capturados. Isto pode indicar que os licídeos possuem um grau de toxinas muito maior do que seus mímicos müllerianos, pois apesar de alguns licídeos apresentarem comportamento de fuga, o seu comportamento pós-captura é extremamente passivo, provavelmente pela garantia de que não será comido, devido ao seu forte odor e à presença de sangramento reflexo. Tais comportamentos contrariam as observações de Carpenter & Ford (1933 *apud* Linsley *et al.* 1961), que observaram sedentarismo em licídeos e todos os seus mímicos.

O aposematismo torna-se mais evidente quando modelos e mímicos permanecem sobre folhas, e não embaixo delas, como fazem muitos animais crípticos (Rettenmeyer 1970), porém, mesmo em vôo, a coloração de modelos e mímicos continua bastante conspícua, permitindo que o mimetismo funcione mesmo neste tipo de situação, já que várias espécies de aves capturam suas presas em vôo (*e.g.* Marden & Chai 1991). Essa diferença comportamental foi evidenciada nos resultados das análises estatísticas, que demonstraram diferenças significativas nos padrões PEA e PAP na Serra do Japi. Na Mata Santa Tereza, a diferença foi significativa apenas entre os padrões, o que é normal, já que indivíduos pertencentes a anéis miméticos distintos não precisam comportar-se de maneira semelhante.

Portanto, a diferença comportamental pode ser relacionada com a tendência que os mímicos têm, em fugir mais prontamente que os modelos, na aproximação de um potencial predador, como fazem alguns cerambicídeos mímicos de Lycidae (*e.g.* Selander *et al.* 1963). Além disso, alguns modelos e mímicos aqui estudados, possuem hábitos diferentes, por exemplo, o hábito alimentar, o que faz com que tenham que freqüentar microhábitats distintos, apesar de apresentarem semelhança em relação aos estratos que freqüentam, o que permite que modelos e mímicos do mesmo padrão de coloração compartilhem predadores.

Não houve diferença significativa no horário de atividade de modelos e mímicos na MST. No JAPI, as diferenças nos horários de atividade no padrão 'preto-amarelo-preto' podem estar relacionadas com o horário de pico de atividade dos predadores, pois há abundância superior de modelos nas primeiras horas da manhã (Fig. 18a), período a partir do qual começam a aparecer mais mímicos, quando os principais predadores, os pássaros estão diminuindo suas atividades de forrageamento. Além da assincronia ao longo do ano (Waldbauer & Sheldon 1971), pode ocorrer uma assincronia diária entre

modelos e mímicos, como foi encontrado em borboletas impalatáveis e seus mímicos, por Pinheiro (2007). Essa assincronia pode não estar relacionada com o mimetismo, sendo inerente aos hábitos de vida dos mímicos. Porém, especula-se que casos em que ocorre assincronia poderiam estar relacionados com a retenção da memória por parte dos predadores (Pinheiro 2007). A diferença no padrão de abundância de modelos e mímicos, ao longo do dia, entre os dois locais, foi uma constatação interessante, que pode estar relacionada com o comportamento dos predadores ou com as características de hábitat, pois na Mata Santa Tereza, os locais investigados apresentaram uma vegetação mais fechada em relação às amplas trilhas existentes na Serra do Japi.

No padrão PAP, destaca-se um caso de mimetismo mülleriano envolvendo três espécies pertencentes a famílias próximas na Serra do Japi: Lycidae (*Calopteron* spp.), Lampyridae (*Pyrogaster* sp.) e Cantharidae (*Daiphron* sp.) (Figs. 17.2, 17.8 e 17.23) que apresentam padrão de coloração, forma corporal e comportamento semelhantes, tendo sido encontrados durante os períodos mais quentes e chuvosos de 2007. Estes animais chamam a atenção por serem grandes e, provavelmente, uma espécie de Oedemeridae (Fig. 17.24) e os cerambicídeos da espécie *Batus hirticornis* (Fig. 17.9) têm alguma vantagem em compartilhar este padrão de coloração. O edemerídeo provavelmente é um mímico mülleriano, enquanto que o cerambicídeo deve ser um mímico batesiano, apesar de se tratar, neste caso, de animais também grandes e com mandíbulas fortes, o que pode auxiliar na defesa contra predação. Uma característica muito interessante que ocorre em Cantharidae e Lampyridae é o polimorfismo, o que raramente ocorre em Lycidae. Algumas espécies de Lampyridae (e.g. *Pyrogaster telephorinus*) podem possuir até doze ‘morfos’ ou padrões de coloração (Olivier 1886). Os indivíduos encontrados no presente estudo foram incluídos em dois padrões: PRT e PAP (Figs. 13.13; 17.22). Em Cantharidae, existem estudos sobre o tema no sul do Brasil (Machado *et al.* 2004, Machado & Araújo 2001, Machado & Valiati 2006). O polimorfismo muitas vezes permite a ocorrência de vários anéis miméticos, onde os modelos compartilham características com diferentes táxons de mímicos, ou vice-versa (e.g. Del-Claro 1991a).

As famílias Cantharidae e Lampyridae eram antigamente agrupadas juntamente com Lycidae no táxon ‘Malacodermes’, sendo considerados como um grande grupo de animais tóxicos. Cantarídeos e lampirídeos comprovadamente possuem defesas químicas e muitas espécies são altamente aposemáticas (Dettner 1987). As secreções defensivas de Cantharidae são geralmente expelidas através de glândulas no abdômen,

enquanto que os lampirídeos produzem lucibufaginas e derivados de quinolina que podem ser liberados por auto-hemorragia ou sangramento reflexo (Eisner *et al.* 2005, Fu *et al.* 2006). Os Elateridae também apresentam parentesco com os licídeos. Este grupo possui espécies com defesas químicas (*e.g.* Dettner 1987), porém grande parte de sua defesa está no escape proporcionado pelo corpo liso e pelo mecanismo de salto que o grupo possui (Eisner *et al.* 2005). Marshall & Poulton (1902), Shelford (1902) e Darlington (1938) também encontraram espécies destas famílias, além de Eucnemidae, em anéis miméticos com licídeos.

Os Cleridae são relatados por alguns autores como mímicos de Lycidae e também de Lampyridae (Shelford 1916, Costa Lima 1953, Ekis 1977, Mawdsley 1994), sendo que alguns consideram a relação como mülleriana, enquanto que outros (*e.g.* Mawdsley 1994) afirmam que a falta de estudos sobre a palatabilidade dos clerídeos, não possibilita chegar-se a uma conclusão satisfatória sobre qual o papel dos Cleridae nestes casos de mimetismo.

Apesar de apresentar espécies aposemáticas, Erotylidae não tem sido considerada como uma família com mímicos de licídeos. Espécies da família Tenebrionidae e Meloidae já foram relatados em anéis miméticos tendo como licídeos os modelos centrais (Marshall e Poulton 1902, Linsley *et al.* 1961), portanto, neste estudo considera pela primeira vez uma espécie de Erotylidae como participante deste tipo de complexo mimético.

Alguns grupos menos comuns como Belidae e Oedemeridae, encontrados no padrão PAP, já foram relatados como mímicos de Lycidae (Champion 1890, Darlington 1938, Moore & Brown 1989, Torres 2000). Particularmente, o belídeo *Homalocerus xixim*, encontrado neste estudo, também foi registrado por Torres (2000) como mímico de Lycidae no sul do Brasil, e provavelmente trata-se de um mímico batesiano, pois parece não possuir defesas químicas (Moore & Brown 1981, 1989). Costa Lima (1956) cita *H. lyciformis* Germar 1833 na fauna brasileira, espécie muito parecida com *H. xixim*. São insetos relativamente raros e sua biologia é pouco conhecida, sendo que essa raridade vem se acentuando muito nos últimos anos, pelo menos no estado de São Paulo, e provavelmente está relacionada ao desaparecimento das plantas hospedeiras (C. Campaner, com. pess.).

Crisomelídeos, em especial os hispíneos, que foram encontrados em grande abundância, são relatados por vários autores como participantes de complexos miméticos envolvendo Lycidae e outros besouros (*e.g.* Shelford 1902, Pearsons 1940,

Staines 1999). Muitos crisomelídeos apresentam defesas químicas, inclusive no estágio larval (Dettner 1987). Apesar de ser relatada a ausência de glândulas defensivas neste grupo, testes realizados com *Nephila clavipes* na Serra do Japi demonstraram rejeição a hispíneos, sem haver contato físico do predador com o corpo dos besouros. Isto pode ser um indício de que este grupo pode possuir defesas químicas, principalmente pelo fato de que estes besouros são fitófagos e podem seqüestrar toxinas das plantas das quais se alimentam (veja Staines 1999), suportando a hipótese de que estes besouros possuem uma relação mimética mülleriana com licídeos e outros besouros tóxicos, como indicam alguns estudos (Shelford 1902, 1916, Staines 1999).

Assim como ocorre em hispíneos, é possível que os membros das subfamílias Criocerinae e Galerucinae seqüestrem substâncias químicas das plantas das quais se alimentam. De fato, existem especulações sobre o seqüestro de toxinas e o mimetismo mülleriano entre besouros crioceríneos e galerucíneos (Chrysomelidae), que se alimentam na mesma planta hospedeira, que também pode ser consumida por larvas de Pergidae (Hymenoptera: Symphyta) (Aiello & Vencel 2006). Em Alticini (Galerucinae), o mecanismo de fuga é um sistema complementar de defesa que pode ser parcialmente imitado pelos mímicos (Del-Claro 1991b). São incluídos aqui, membros da família Megalopodidae, atualmente considerada uma família à parte de Chrysomelidae, mas que tem hábitos muito semelhantes, sendo já registrados em complexos miméticos com Lycidae (Marshall & Poulton 1902).

A semelhança entre cerambicídeos e licídeos tem sido relatada desde o começo do século XIX (Germar 1824 *apud* Linsley *et al.* 1961), sendo que, desde o trabalho de Bates (1862), surgiram vários trabalhos abordando as relações miméticas entre os dois grupos (Wallace 1867, Belt 1874, Marshall & Poulton 1902 *apud* Poulton 1909, Shelford 1902, 1916, Melzer 1931, Darlington 1938, Chopard 1949, Costa Lima 1953, Linsley 1959, 1961, Linsley *et al.* 1961, Eisner *et al.* 1962, Selander *et al.* 1963, Emmel 1965, Moore & Brown 1989, Martins & Galileo 1991a, 1991b, 1992, Torres 2000, Monné & Monné 2004, Galileo & Martins 2005, Martins & Napp 2006, Swift 2008). Várias tribos de Cerambycidae possuem espécies muito similares aos licídeos, o que sugere que o aparecimento desta adaptação surgiu independentemente várias vezes no grupo (Linsley 1959). Eisner *et al.* (1962) relataram interação direta entre licídeos e cerambicídeos, onde os Lycidae viviam gregariamente e os Cerambycidae oportunamente alimentavam-se de licídeos, portanto, os cerambicídeos poderiam sequestrar substâncias químicas dos Lycidae para sua própria defesa (Eisner *et al.* 1962,

Rettenmeyer 1970). Recentemente, Eisner *et al.* (2008) demonstraram que não há seqüestro efetivo destas substâncias para os cerambicídeos.

Segundo alguns autores, alguns cerambicídeos podem liberar substâncias defensivas (Linsley 1961, Moore & Brown 1989, Allison *et al.* 2004), porém, especula-se que estes besouros sejam geralmente palatáveis, já que mimetizam várias espécies de himenópteros e coleópteros que possuem defesas (Darlington 1938, Linsley 1959). Algumas espécies apresentam uma semelhança muito grande com licídeos, como, por exemplo, espécies de *Thelgetra* Thomson 1864 e *Deltosoma* Thomson 1864, além de *Lycomimus albocinctus* (Fig. 4f), que se parecem muito com indivíduos do gênero *Calopteron*, principalmente pela expansão dos élitros na porção apical (Costa Lima 1953, Martins & Napp 2006). No Brasil, Torres (2000) encontrou *Batus hirticornis* e *Sparna platyptera* Bates 1881 como mimícos de Lycidae no campo. Neste trabalho, destacam-se dois táxons novos de Cerambycidae: uma espécie nova de *Tyrinthia* Bates, 1866, encontrada em coletas preliminares na Mata Santa Tereza (U.R. Martins, em preparação) e um gênero novo da Serra do Japi: *Ucai nascimentoi*.

Grande parte das famílias de Hemiptera já haviam sido registradas como espécies mímicas de Lycidae (Marshall & Poulton 1902, Shelford 1902, 1916, Darlington 1938), porém Pentatomidae e Cicadellidae são registrados pela primeira vez atuando neste papel. Várias espécies pertencentes às famílias de hemípteros que foram registradas neste estudo, apresentam toxinas seqüestradas das plantas das quais se alimentam, sendo que a presença de compostos químicos geralmente é anunciada pela coloração aposemática e/ou pela exalação de compostos voláteis, emitido por glândulas especializadas (Sillén-Tullberg *et al.* 1982, Aldrich 1988, McIver & Lattin 1990, Aliabadi *et al.* 2002). Em alguns hemípteros também ocorre o sangramento reflexo (*e.g.* Peck 2000), enquanto que outros apresentam polimorfismos que os permitem participar de diferentes anéis miméticos (Zrzavý & Nedvěd 1999). Alguns Reduviidae são considerados mimícos de Ichneumonidae (Costa Lima 1940). Dentre os himenópteros, especula-se que os Symphyta (incluindo Argidae, Pergidae e Tenthredinidae) possam ter defesas químicas, especialmente pelo fato de se alimentarem de vegetais quando larvas, dos quais podem seqüestrar toxinas (Oelrichs *et al.* 1999, Müller *et al.* 2001, Eisner *et al.* 2005), porém geralmente são animais pouco aposemáticos (*e.g.* Blank *et al.* 2009). Os Ichneumonidae e os Braconidae não possuem um ferrão especializado, como as vespas sociais e algumas solitárias (Pompilidae, Sphecidae), porém seus longos ovipositores podem ser usados como defesa, já que possuem glândulas de veneno e

podem proporcionar picadas doloridas (Costa Lima 1962). Ichneumonidae e Braconidae já foram considerados como mímicos de Lycidae, já que possuem coloração bastante semelhantes aos padrões de coloração dos licídeos (Marshall & Poulton 1902, Sarmiento 2006), porém os Symphyta são aqui considerados pela primeira vez como participantes de anéis miméticos contendo Lycidae como modelos centrais.

As mariposas aqui incluídas nos anéis miméticos de Lycidae, pertencem à família Noctuidae (Arctiinae) e à superfamília Tineoidea. Estes lepidópteros possuem vários graus de toxinas, que adquirem das plantas de que se alimentam, quando estão no estágio de larva (Rothschild *et al.* 1979, Nishida 2002). Este grupo está envolvido em várias relações miméticas, possuindo inúmeras e extremas modificações morfológicas, que os permite imitar vários outros táxons de insetos (Weeler *et al.* 2000). Membros deste grupo são indicados como mímicos müllerianos de Lycidae e vespas, podendo voar à noite e durante o dia (Marshall & Poulton 1902, Forbes 1939, Costa Lima 1953, Linsley *et al.* 1961, Adams 1992, Weller *et al.* 2000, Cook 2006). Todavia, o conhecimento taxonômico e as relações miméticas destas mariposas são escassos na região neotropical (Barnes 2009). No mês de agosto de 2007, na Serra do Japi, foi coletado um inseto que se encaixa no padrão PRT, pertencente à ordem Plecoptera. Trata-se de uma espécie de *Kempnyia*, porém aqui não foi considerada como mímica de Lycidae, pois insetos deste grupo geralmente possuem hábitos crípticos e crepusculares, apesar de alguns plecópteros possuírem coloração aposemática, sendo considerados mímicos de reduvídeos (Hemiptera) (C.G. Froehlich, com. pess.).

Quando os predadores experimentam diferentes tipos de substâncias químicas, como ocorre para diferentes táxons de mímicos müllerianos, a evitação das presas aposemáticas é maior por parte dos predadores, em comparação com a experiência com apenas um tipo de toxina (Skelhorn & Rowe 2005). Portanto, a diversidade de mímicos müllerianos encontrados nos dois locais indica que pode haver uma grande eficiência, tanto para os modelos quanto para os mímicos, em relação à evitação por parte dos predadores. Os resultados encontrados nos dois locais demonstram que os diferentes anéis miméticos são compostos basicamente pelos mesmos grupos, apresentando variações interespecíficas locais, ou seja, as interações ecológicas, quando resultados da coevolução, se repetem em locais distintos, mantendo os grupos funcionais, mesmo que haja variação nos atores envolvidos nos processos (Thompson 2005).

A variação nos níveis de toxina parece não interferir no processo de aprendizagem de evitação, nem mesmo presas com nível maior de defesas sofrem mais

ataques na presença de presas menos tóxicas (Lindström *et al.* 2006, Ihalainen & Mappes 2007, Ihalainen *et al.* 2008). Isso descredencia, de certa forma, o mimetismo quasi-batesiano (Speed 1993), além do que, pode existir variação de toxinas (ou outro tipo de defesa) entre diferentes táxons de um mesmo grupo, como gêneros ou espécies (*e.g.* Nishida 1994 *apud* Sherrat 2008) ou mesmo dentro de uma espécie, especialmente quando há dependência de seqüestro de toxinas a partir da herbivoria (Rettenmeyer 1970, Brower & Moffitt 1974, Ritland 1994, Moranz & Brower 1998). Desta forma, o espectro mülleriano-batesiano parece não desempenhar um papel decisivo no processo de aprendizado dos predadores e na manutenção do mimetismo.

Quando um mímico não possui um padrão morfológico semelhante ao modelo, o mimetismo é considerado ‘imperfeito’ (Pilecki & O’Donald 1971). Como pode ser visto nas Figuras 13, 15, 17, 26, 28 e 30, alguns mímicos são muito semelhantes aos Lycidae, porém, outros não são tão parecidos morfológicamente com os licídeos (aos olhos humanos), sendo a similaridade concentrada nos padrões de coloração. O mimetismo imperfeito pode ocorrer quando os mímicos imitam diferentes modelos em locais próximos, porém há outras teorias, como evitação inata ou pressão seletiva sobre os modelos (veja Edmunds 2000, Gilbert 2004, Ruxton *et al.* 2004; Chittka & Osorio 2007). A generalização também é um aspecto importante, pois os predadores podem não ser capazes de distinguir modelos e mímicos (Ruxton *et al.* 2004, Ham *et al.* 2006). Um prático exemplo, citado por Chittka e Osorio (2007), teria como cenário um jogo de futebol, onde um time vestiria uniforme verde e o outro, turquesa. Essas duas cores são facilmente distinguíveis, porém, quando os jogadores começam a se movimentar e trocar de posição, acontece certa confusão, pois o tempo que se leva para realizar a distinção é curto. Portanto, casos onde o mimetismo parece imperfeito aos olhos humanos, pode não o ser para os predadores, especialmente quando a frequência de mímicos batesianos é menor do que a de (co)modelos e quando os modelos possuem altos níveis de defesa (Pilecki & O’Donald 1971, Dittrich *et al.* 1993).

Os resultados aqui encontrados suportam a hipótese de que os licídeos servem de modelos centrais em casos de mimetismo, como tem sido relatado desde o início do século XIX, a partir de W.J. Burchell, antes mesmo da publicação das teorias sobre o mimetismo. Provavelmente, a maioria dos mímicos são müllerianos, o que parece ser comum em regiões tropicais (Marshall & Poulton 1902, Marden & Chai 1991 e citações contidas). Portanto, além da frequência e palatabilidade, outros aspectos estão envolvidos na dinâmica do mimetismo, sendo que cada complexo deve ser estudado

separadamente, pois existem particularidades individuais nos componentes dos complexos e seus operadores (Ruxton *et al.* 2004, Lindström *et al.* 2006, Chittka & Osorio 2007, Ihalainen *et al.* 2008, Sherratt 2008).

Dessa forma, os resultados demonstrados no presente estudo servirão de base para a continuidade dos estudos dos anéis miméticos em Lycidae, bem como estudos mais abrangentes, como na área da taxonomia, que são extremamente necessários, não só no Estado de São Paulo, mas na região Neotropical como um todo.

Referências bibliográficas
Referências bibliográficas

- Adams, J.K. 1992. A new lichen moth record for the United States: *Lycomorphodes sordida* (Arctiidae: Lithosiinae) from South Texas. *Journal of the Lepidopterists' Society*. 46: 160-161.
- Aiello, A. & Vencl, F.V. 2006. One plant, two herbivore strategies: *Lema insularis* (Chrysomelidae: Criocerinae) and *Acorduloceridea compressicornis* (Pergidae: Acordulocerinae) on *Dioscorea mexicana* (Dioscoreaceae), with observations on a *Lema* co-mimic. *Journal of the New York Entomological Society* 114: 144-156.
- Akino, T.; Knapp, J.J.; Thomas, J.A. & Elmes, G.W. 1999. Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculines rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 1419-1426.
- Aldrich, J.R. 1988. Chemical ecology of the Heteroptera. *Annual Review of Entomology* 33: 211-238.
- Aliabadi, A.; Renwick, J.A.A. & Whitman, D.W. 2002. Sequestration of glucosinolates by Harlequin bug *Murgantia histrionica*. *Journal of Chemical Ecology* 28: 1749-1762.
- Allison, J.D.; Borden, J.H. & Seybold, S.J. 2004. A review of the chemical ecology of the Cerambycidae (Coleoptera). *Chemoecology* 24: 123-150.
- Angilletta, M.J.; Niewiarowski, P.H. & Navas, C.A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27: 249-268.
- Aronsson, M. & Gamberale-Stille, G. 2008. Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Animal Behaviour* 75: 417-423.
- Balogh, A.C.V. & Leimar, O. 2005. Müllerian mimicry: an examination of Fisher's theory of gradual evolutionary change. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272: 2269-2275.
- Barber, J.R.; Chadwell, B.A.; Garrett, N.; Schmidt-French, B. & Conner, W.E. 2009. Naive bats discriminate arctiid moth warning sounds but generalize their aposematic meaning. *Journal of Experimental Biology* 212: 2141-2148.
- Barnes, M.J.C. Moths of Belize - an illustrated catalogue of the larger moths of Belize. <http://www.mbarnes.force9.co.uk/belizemoths/belizehome.htm>. (Acesso em 21.09.2009)

- Bates, H.W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidae. Transactions of the Linnean Society of London 23: 495-566.
- Belt, T. 1874. The naturalist in Nicaragua. John Murray, London.
- Benson, W.W. 1977. On the supposed spectrum between Batesian and Müllerian mimicry. *Evolution* 31: 454-455.
- Berenbaum, M.R. & Miliczky, E. 1984. Mantids and milkweed bugs: efficacy of aposematic coloration against invertebrate predators. *American midland Naturalist* 111: 64-68
- Bernhardt, P. 2000. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 222: 293-320.
- Biffi, G. 2009. A diversidade de besouros saproxílicos (Insecta: Coleoptera) associados a madeiras em diferentes estágios de decomposição. Monografia, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Brasil. 56p.
- Blank, S.M.; Taeger, A.; Liston, A.D.; Smith, D.R.; Rasnitsyn, A.P.; Shinohara, A.; Heidema, M. & Viitasaari, M. 2009. Studies toward a World Catalog of Symphyta (Hymenoptera). *Zootaxa* 2254: 1-96.
- Blum, M.S. 1981. **Chemical defenses of arthropods**. Academic Press, New York.
- Bocak, L. & Bocakova, M. 1990. Revision of the supergeneric classification of the family Lycidae (Coleoptera). *Polskie Pismo Entomologiczne* 59: 623-676.
- Bocak, L. & Matsuda, K. 2003. Review of the immature stages of the family Lycidae (Insecta: Coleoptera). *Journal of Natural History* 37: 1463-1507.
- Bocak, L. & Yagi, T. Evolution of mimicry patterns in *Metriorrhynchus* (Coleoptera: Lycidae): the history of dispersal and speciation in Southeast Asia. *Evolution*. No prelo.
- Bocakova, M. 2003. Revision of the Tribe Calopterini (Coleoptera, Lycidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38: 207-234.
- Bocakova, M. 2005. Phylogeny and classification of the tribe Calopterini (Coleoptera, Lycidae). *Insect Systematics and Evolution* 35: 437-447.

- Bonacci, T.; Brandmayr, P.; Dalpozzo, R.; De Nino, A.; Massolo, A.; Tagarelli, A. & Brandmayr, T.Z. 2009. Odour and colour similarity in two species of gregarious carabid beetles (Coleoptera) from the Crati Valley, Southern Italy: a case of Müllerian mimicry? *Entomological News* 119: 325-337.
- Boyden, T.C. 1976. Butterfly palatability and mimicry: experiments with *Ameiva* lizards. *Evolution* 30: 73-81.
- Brandt, M.; Heinze, J. Schimitt, T. & Foitzik, S. 2005. A chemical level in the coevolutionary arms race between an ant social parasite and its hosts. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 576-586.
- Brower, L.P. 1969. Ecological chemistry. *Scientific American* 220:22-29.
- Brower, L.P. 1988. Avian predation on the monarch butterfly and its implications for mimicry theory. *American Naturalist* 131: S4-S6.
- Brower, L.P.; McEvoy, P.B.; Williamson, K.L. & Flannery, M.A. 1972. Variation in cardiac glycoside content of Monarch butterflies from natural populations in Eastern North America. *Science* 177: 426-429.
- Brower, L.P. & Moffitt, C.M. 1974. Palatability dynamics of cardenolides in the monarch butterfly. *Nature* 249: 280-283.
- Brower, L.P. & Glazier, S.C. 1975. Localization of heart poison in the monarch butterfly. *Science* 188: 19-25.
- Brown, K.S. Jr. 1979. *Ecologia geográfica e evolução nas florestas tropicais*. Tese de livre-docência. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 265 p.
- Brown, K.S. Jr. 1992. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. Pp. 142-187. In: L.P.C. Morellato (org.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Unicamp, Fapesp, Campinas, São Paulo, Brasil.
- Burt, E.H. Jr. & Gatz, A.J. JR. 1982. Color convergence: is it only mimetic? *The American Naturalist* 119: 738-740.
- Camazine, S. 1985. Olfactory aposematism: association of food toxicity with naturally occurring odor. *Journal of Chemical Ecology* 11: 1289-1295.

- Cardoso-Leite, E.; Pagani, M.I.; Monteiro, R. & Hamburger, D.S. 2005. Ecologia da paisagem: mapeamento da vegetação da Reserva Biológica da Serra do Japi, Jundiá, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 233-243.
- Carrascal, L.M.; Díaz, J.A.; Huertas, D.L. & Mozetich, I. 2001. Behavioral thermoregulation by treecreepers: trade-off between saving energy and reducing crypsis. *Ecology* 82: 1642-1654.
- Ceccarelli, F.S. 2008. Behavioral mimicry in *Myrmarachne* species (Aranae, Salticidae) from North Queensland, Australia. *The Journal of Arachnology* 36: 244-351.
- Chaboo, C.S. 2007. Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal sensu lato (tortoise and leaf-mining beetles) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 305: 1-250.
- Champion, G.C. 1890. **Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. v. 4, part II. Malacodermata.** Taylor & Francis, London.
- Chittka, L. & Osorio, D. 2007. Cognitive dimensions of predator responses to imperfect mimicry? *PLoS Biology* 5: e339.
- Chopard, L. 1949. **Le mimétisme.** Payot, Paris.
- Clarke, B. 1969. The evidence for apostatic selection. *Heredity* 24: 347-352.
- Clarke, C.A.; Clarke, F.M.M. & Gordon, I.J. 1995. Mimicry and other controversial topics in East African Lepidoptera. *Journal of East African Natural History* 84: 3-18.
- Cloudley-Thompson, J.L. 1981. Comments on the nature of deception. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 11-14.
- Conn, D.L.T. 1972. Genetics of mimetic color polymorphism in large narcissus bulb fly, *Merodon equestris* Fab. (Diptera: Syrphidae). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 264, 353-402.
- Cook, L. 2006. Unattractive moths? Species diversity in Ctenuchinae. *The Linnean* 22: 17-24.
- Costa, C.; Vanin, S.A. & Casari-Chen, S.A. 1988. **Larvas de Coleoptera do Brasil.** Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

- Costa, C. 2000. Estado de conocimiento de los Coleoptera Neotropicales. Pp. 99–114. In: F. Martín-Piera; J.J. Morrone & A. Melic (eds.). **Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES–2000**. Sociedad Entomológica Aragonesa & CYTED, m3m Monografías Tercer Milenio, Zaragoza.
- Costa Lima, A.M. 1940. **Insetos do Brasil. 2º Tomo. Hemípteros**. Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro.
- Costa Lima, A.M. 1953. **Insetos do Brasil. 8º Tomo. Coleópteros. 2a. parte**. Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro.
- Costa Lima, A.M. 1956. **Insetos do Brasil. 10º Tomo. Coleópteros. 4a. e última parte**. Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro.
- Costa Lima, A.M. 1962. **Insetos do Brasil, 12º Tomo. Himenópteros. 2a. parte**. Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro.
- Cott, H.B. 1940. **Adaptative coloration in animals**. Methuen & Co Ltd, London.
- Crowson, R.A. 1981. **The Biology of the Coleoptera**. Academic Press, New York.
- Cuvier, G., & Latreille, P. A. 1834. **The animal kingdom, arranged according to its organization, serving as a foundation for the natural history of animals: and an introduction to comparative anatomy**. G. Henderson, London.
- Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 259-278.
- Darlington, P.J. 1938. Experiments on mimicry in Cuba with suggestions for future study. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 87: 681-695.
- Darwin, C.R. 1871. **The Descent of Man and Selection in Relation to Sex**. John Murray, London.
- DeCock, R. & Matthysen, E. 2003. Glow-worm larvae bioluminescence (Coleoptera : Lampyridae) operates as an aposematic signal upon toads (*Bufo bufo*). *Behavioral Ecology* 14: 103-108.

- DeJong, P.W. & Brakefield, P.M. 1998. Climate and change in clines for melanism in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 39-43.
- Del-Claro, K. 1991a. Polimorfismo mimético de *Scaphura nigra* Thunberg 1824 (Tettigoniidae: Phaneropterinae). Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 75 p.
- Del-Claro, K. 1991b. Aspects of mimicry between two tropical beetles in South-Eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7: 407-410.
- Del-Claro, K. & Vasconcellos-Neto, J. 1992. Os Padrões de Coloração Animal: Exemplos na Serra do Japi. Pp. 288-308. In: L.P.C. Morellato (org.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Unicamp, Fapesp, Campinas, São Paulo, Brasil.
- Dellapé, P.M. & Melo, M.C. 2007. *Thaumastaneis nigricans*, a new species of a remarkable Larginae (Hemiptera: Largidae) and the discovery of an ant-mimetic complex. *Zootaxa* 1475: 21-26.
- Dettner, K. 1987. Chemosystematics and evolution of beetle chemical defenses. *Annual Review of Entomology* 32: 17-48.
- Dettner, K. & Liepert, C. 1994. Chemical mimicry and camouflage. *Annual Review of Entomology* 39: 129-154.
- DeVries, P.J. 2003. Tough African models and weak mimics: new horizons in the evolution of bad taste. *Journal of the Lepidopterists' Society* 57: 235-238.
- Deyrup, M. & Eisner, T. 2003. Red and black coloration in Florida Hymenoptera. *Southeastern Naturalist* 2: 511-522.
- Dillon, M.E.; Wang, G.; Garrity, P.A. & Huey, R.B. 2009. Thermal preference in *Drosophila*. *Journal of Thermal Biology* 34: 109-119.
- Dittrich, W.; Gilbert, F.; Green, P.; McGregor, P. & Grewcock, D. 1993. Imperfect mimicry: a pigeon's perspective. *Proceedings of the Royal Society of London B* 251: 195-200.
- Dunning, D. C. & Kruger, M. 1995. Aposematic sounds in african moths. *Biotropica* 27: 227-231.

- Dvorak, M. & Bocak, L. 2007. *Sulabanus* gen. nov., a new genus of Lycidae (Coleoptera) from Sulawesi. *Zootaxa* 1611: 1-24.
- Dvorak, M. & Bocak, L. 2009. Ten new species of *Wakarumbia* Bocak, 1999 from Sulawesi (Coleoptera: Lycidae), with a key to males of genus. *Zootaxa* 2282: 51-61.
- Edmunds, M. 1974. **Defence in Animals: a survey of anti-predator defences**. Harlow, Longman.
- Edmunds, M. 1981. On defining 'mimicry'. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 9-10.
- Edmunds, M. 2000. Why there are good and poor mimics? *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 459-466.
- Eisner, T. & Kafatos, F.C. 1962. Defense mechanisms of arthropods. X. A pheromone promoting aggregation in an aposematic distasteful insect. *Psyche* 69: 53-61.
- Eisner, T.; Kafatos, F.C. & Linsley, E.G. 1962. Lycid predation by mimetic adult Cerambycidae (Coleoptera). *Evolution* 16: 316-324.
- Eisner, T.; Eisner, M. & Siegler, M. 2005. **Secret weapons: defenses of insects, spiders, scorpions and other many-legged creatures**. Harvard University Press, Cambridge.
- Eisner, T.; Schroeder, F.C.; Snyder, N.; Grant, J.B.; Aneshansley, D.J.; Utterback, D.; Meinwald & Eisner, M. 2008. Defensive chemistry of lycid beetles and of mimetic cerambycid beetles that feed on them. *Chemoecology* 18: 109-119.
- Egis, G. 1977. Classification, phylogeny, and zoogeography of the genus *Perilypus*. *Smithsonian Contributions to Zoology* 227: 1-138.
- Emmel, T.C. 1965. A new mimetic assemblage of lycid and cerambycid beetles in central Chiapas. *Southwestern Naturalist* 10: 14-16.
- Endler, J. A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology* 11: 319-364.
- Endler, J.A. 1981. An overview of the relationships between mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 25-31.

- Engen, S.; Järvi, T. & Wiklund, C. 1986. The evolution of aposematic coloration by individual selection - a life-span survival model. *Oikos* 46: 397-403.
- Field, S.A. & Keller, M.A. 1993. Alternative mating tactics and female mimicry as post-copulatory mate-guarding behaviour in the parasitic wasp *Cotesia rubecula*. *Animal Behaviour* 46: 1183-1189.
- Fisher, R.A. 1927. On some objections to mimicry theory: statistical and genetic. *Transactions of the Entomological Society of London*, 75: 269-278.
- Fisher, R.A. 1930. **The genetical theory of natural selection**. Clarendon Press, Oxford.
- Forbes, W.T.M. 1939. The Lepidoptera of Barro Colorado Island. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 85: 97-406.
- Forsman, A.; Ringblom, K.; Civantos, E. & Ahnesjö, J. 2002. Coevolution of color pattern and thermoregulatory behavior in polymorphic pygmy grasshoppers (*Tetrix undulata*). *Evolution* 56: 349-360.
- Francini, R.B. & Penz, C.M. 2006. An illustrated key to male *Actinote* from Southeastern Brazil (Lepidoptera, Nymphalidae). *Biota Neotropica* 6: 1-46.
- Franks, D.W. & Noble, J. 2004. Batesian mimics influence mimicry rings evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 191-196.
- Fu, X.; Nobuyoshi, O.; Meyer-Rochow, V.B.; Wang, Y & Lei, C. 2006. Reflex-bleeding in the firefly *Pyrocolelia pectoralis* (Coleoptera: Lampyridae): morphological basis and possible function. *The Coleopterists Bulletin* 60: 207-215.
- Galileo, M.H.M. & Martins, U.R. 2005. Novos táxons de Hemilophini (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae) sem carenas nos élitros da Região Neotropical. *Revista Brasileira de Entomologia* 49: 63-68.
- Gamberale, G. & Tullberg, B.S. 1998. Aposematism and gregariousness: The combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 889-894.
- Gilbert, F. 2004. The evolution of imperfect mimicry in hoverflies. Pp. 231-288. *In: Insect Evolutionary Ecology*. Fellowes, M.D.E.; Holloway, G.J. & Rolff, J. (eds.). CABI Publishing, Wallingford.

- Gittleman, J.L. & Harvey, P.H. 1980. Why are distasteful prey not cryptic? *Nature* 286: 149-150.
- Gohli, J. & Högstedt, G. 2009. Explaining the evolution of warning coloration: secreted secondary defence chemicals may facilitate the evolution of visual aposematic signals. *PLoS ONE* 4: e5779.
- Golding, Y.C. & Edmunds, M. 2000. Behavioural mimicry of honeybees (*Apis mellifera*) by droneflies (Diptera: Syrphidae: *Eristalis* spp.). *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 903-909.
- Gorham, H.S. 1880. **Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. v. 3, part II. Malacodermata.** Taylor & Francis, London.
- Guilbert, E. 2003. Habitat use and maternal care of *Phloea subquadrata* (Hemiptera: Phloeidae) in the Brazilian Atlantic Forest (Espírito Santo). *European Journal of Entomology* 100: 61-63.
- Hall, D.W. & Branham, M.A. 2008. Aggregation of *Calopteron discrepans* (Coleoptera: Lycidae) larvae prior to pupation. *Florida Entomologist* 91: 124-125.
- Halpin, C.G.; Skelhorn, J. & Rowe, C. 2008a. Being conspicuous and defended: Selective benefits for the individual. *Behavioral Ecology* 19: 1012-1017.
- Halpin, C.G.; Skelhorn, J. & Rowe, C. 2008b. Naive predators and selection for rare conspicuous defended prey: The initial evolution of aposematism revisited. *Animal Behaviour* 75: 771-781.
- Ham, A.D.; Ihalainen, E.; Lindström, L. & Mappes, J. 2006. Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 482-491.
- Harvey, P.H.; Bull, J.J.; Pemberton, M. & Paxton, R.J. 1982. The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: a family model. *The American Naturalist* 119: 710-719.
- Hawkeswood, T.J. & Turner, J.R. 2004 Observations on *Metriorrhynchus rhipidius* (Macleay) (Coleoptera: Lycidae) feeding on nectar from the flowers of *Leucopogon muticus* R.Br. (Epacridaceae) at Kenthurst, New South Wales, Australia. *Calodema* 2: 8-10.

- Heikertinger, F. 1932. Die Coccinelliden, ihr "Ekelblut", ihre Warntracht und ihre Feinde. *Biologischen Zentralblatt* 52: 65-102.
- Herczeg, B.; Saarikivi, J.; Gonda, A.; Perala, J.; Tuomola, A. & Merila, J. 2007. Suboptimal regulation in male adders (*Vipera berus*) after hibernation imposed by spermiogenesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 19-27.
- Holling, C.S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 45: 1-60.
- Huheey, J.E. 1975. Studies in warning coloration and mimicry. VII. Evolutionary consequences of a Batesian-Müllerian spectrum: a model for Müllerian mimicry. *Evolution* 30: 86-93.
- Ihalainen, E.; Lindström, L. & Mappes, J. 2007. Investigating Müllerian mimicry: predator learning and variation in prey defences. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 780-791.
- Ihalainen, E.; Lindström, L.; Mappes, J. & Puolakkainen, S. 2008. Can experienced birds select for Müllerian mimicry? *Behavioral Ecology* 19: 362-368.
- Ito, F.; Hashim, R.; Huei, Y.S.; Kaufmann, E.; Akino, T. & Billen, J. 2004. Spectacular Batesian mimicry in ants. *Naturwissenschaften* 91: 481-484.
- Järvi, 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.
- Jiggins, C.D. 2008. Ecological Speciation in mimetic butterflies. *BioScience* 58: 541-548.
- Johnsen, S. & Widder, E.A. 2001. Ultraviolet absorption in transparent zooplankton and its implications for depth distribution and visual predation. *Marine Biology* 138: 717-730.
- Johnston, A.N.B. & Burne, T.H.J. 2008. Aposematic colouration enhances memory formation in domestic chicks trained in a weak passive avoidance learning paradigm. *Brain Research Bulletin* 76: 313-316.
- Joron, M. 2005. Polymorphic mimicry, microhabitat use, and sex-specific behaviour. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 547-556.

- Judd, S.D. 1899. The efficiency of some protective adaptations in securing insects from birds. *The American Naturalist* 33: 461-484.
- Kapan, D.D. 2001. Three-butterfly system provides a field test of Müllerian mimicry, *Nature* 409: 338-340.
- Kiltie, R.A. 1988. Countershading - universally deceptive or deceptively universal. *Trends in Ecology & Evolution* 3: 21-23.
- Kim, J.I. & Hang, T.H. 2005. Taxonomic review of the family Lycidae (Coleoptera) in Korea. *Entomological Research* 35: 45-54.
- Kodandaramaiah, U.; Vallin, A. & Wiklund, C. 2009. Fixed eyespot display in a butterfly thwarts attacking birds. *Animal Behaviour* 77: 1415-1419.
- Kokko, H.; Mappes, J. & Lindstöm, L. 2003. Alternative prey can change model-mimic dynamics between parasitism and mutualism. *Ecology Letters* 6: 1068-1076.
- Kotchetkoff-Henriques, O. 2003. Caracterização da vegetação natural em Ribeirão Preto, SP – Bases para conservação. Tese de doutorado, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – USP, Ribeirão Preto, Brasil. 221 p.
- Kunert, M.; Søe, A.; Bartram, S.; Discher, S.; Tolzin-Banasch, K.; Nie, L.; David, A.; Pasteels, J. & Boland, W. 2008. De novo biosynthesis versus sequestration: A network of transport systems supports in iridoid producing leaf beetle larvae both modes of defense. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 38: 895-904.
- Langerholc, J. 1991. Facial mimicry in the animal kingdom. *Italian Journal of Zoology* 58: 185-204.
- Laurent, P.; Braekman, J.; Daloze, D. & Pasteels, J. 2003. Biosynthesis of defensive compounds from beetles and ants. *European Journal of Organic Chemistry* 2003: 2733-2743.
- Lindstedt, C.; Lindstöm, L. & Mappes, J. 2008. Hairiness and warning colours as components of antipredator defence: additive or interactive benefits? *Animal Behaviour* 75: 1703-1713.
- Lindstedt, C.; Lindstöm, L. & Mappes, J. 2009. Thermoregulation constrains effective warning signal expression. *Evolution* 63: 469-478.

- Lindstöm, L.; Rowe, C. & Guilford, T. 2001. Pyrazine odour makes visually conspicuous prey aversive. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 268: 159-162.
- Lindstöm, L.; Alatalo, R.V.; Lyytinen, A. & Mappes, J. 2004. The effect of alternative prey on the dynamics of imperfect Batesian and Müllerian mimics. *Evolution* 58: 1294-1302.
- Lindstöm, L.; Lyytinen, A.; & Mappes & Ojala, K. 2006. Relative importance of taste and visual appearance for predator education in Müllerian mimicry. *Animal Behaviour* 72: 323-333.
- Linsley, E.G. 1959. Ecology of Cerambycidae. *Annual Review of Entomology* 4: 99-139.
- Linsley, E.G. 1961. Lycidlike Cerambycidae (Coleoptera). *Annals of the Entomological Society of America* 54: 628-635.
- Linsley, E.G.; Eisner, T. & Klots, A.B. 1961. Mimetic assemblage of sibling species of lycid beetles. *Evolution* 15: 15-29.
- Machado, V. & Araújo, A.M. 2001. The aggregation of *Chauliognathus* species (Coleoptera, Cantharidae) and its possible role for coexistence and mimicry. *Iheringia, Série Zoologia* 91: 29-32.
- Machado, V.; Araújo, A.M.; Serrano, J. & Galián, J. 2004. Phylogenetic relationships and the evolution of mimicry in the *Chauliognathus* yellow-black species complex (Coleoptera: Cantharidae) inferred from mitochondrial COI sequences. *Genetics and Molecular Biology* 27: 55-60.
- Machado, V. & Valiati, V.H. 2006. Analysis of the geographical variation of elytral color polymorphisms in three species of soldier beetles, *Chauliognathus* Hentz (Cantharidae) in Southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 1051-1058.
- Mallet, J. & Singer, M.C. 1987. Individual selection, kin selection, and the shifting balance in the evolution of warning colors - the evidence from butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 32: 337-350.
- Mallet, J. & Gilbert, L.E. 1995. Why are there so many mimicry ring-correlations between habitat, behavior and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 159-180.

- Marden, J.H. & Chai, P. 1991. Aerial predation and butterfly design: how palatability, mimicry, and the need for evasive flight constrain mass allocation. *The American Naturalist* 138: 15-36.
- Marini, M.A. & Durães, R. 2001. Annual patterns of molt and reproductive activity of passerines in south-central Brazil. *The Condor* 103: 767-775.
- Marques, O.A.V. & Puerto, G. 1991. Padrões cromáticos, distribuição e possível mimetismo em *Erythrolamprus aesculapii* (Serpentes, Colubridae). *Memórias do Instituto Butantan* 53: 127-134.
- Marshall, G.A.K. & Poulton, E.B. 1902. Five years' observations and experiments (1896-1901) on the bionomics of South African insects, chiefly directed to the investigation of mimicry and warning colours. *Transactions of the Entomological Society of London* 287-697.
- Martins, U.R. & Galileo, M.H.M. 1991a. Subdivisão do gênero *Lycidola* Thomson, 1864 (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae, Hemilophini). *Revista Brasileira de Entomologia* 35: 553-565.
- Martins, U.R. & Galileo, M.H.M. 1991b. Os gêneros *Lycaneptia* Thomson, 1868 e *Lycomimus* Melzer, 1931 (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae, Hemilophini). *Revista Brasileira de Entomologia* 35: 587-591.
- Martins, U. R. & Galileo, M.H.M. 1992. Gêneros de Hemilophini (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae) relacionados com *Hemilophus* A.-Serville, 1835. *Revista Brasileira de Entomologia* 36: 121-128.
- Martins, U.R. & Napp, D.S. 2006. Notas sobre os gêneros *Deltosoma* e *Thelgetra* (Coleoptera, Cerambycidae, Pteroplatini). *Iheringia Série Zoologia* 96: 339-344.
- Matsuda, K. 1982. Reflex bleeding on *Gallerucida nigromaculata* Baly (Coleoptera: Chrysomelidae). *Applied Entomology and Zoology* 17: 277-278.
- Mawdsley, J.R. 1994. Mimicry in Cleridae. *The Coleopterist's Bulletin* 48: 115-125.
- McAtee, W.L. 1932. The effectiveness in nature of the so-called protective adaptations in the animal kingdom, chiefly as illustrated by the food habits of Nearctic birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 85: 1-201.

- McIver, J.D. & Lattin, J.D. 1990. Evidence for aposematism in the plant bug *Lopidea nigridea* (Hemiptera: Miridae: Orthotylinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 40: 99-112.
- McIver, J.D. & Stonedahl, G. 1993. Myrmecomorphy: morphological and behavioral mimicry of ants. *Annual Review of Entomology* 38: 351-379.
- Miller, R.S. 1988. Behavior of *Calopteron reticulatum* (F.) larvae (Coleoptera: Lycidae). *Ohio Journal of Science* 88: 119-120.
- Miller, R.S. 1997. Immature stages of *Plateros floralis* (Melsheimer) and discussion of phylogenetic relationships (Coleoptera: Lycidae). *The Coleopterists Bulletin* 51: 1-12.
- Monné, M.A. & Monné, M.L. 2004. *Nothoprodontia*, um novo gênero de Trachyderini (Coleoptera, Cerambycidae, Cerambycinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 48: 239-241.
- Moore, B.P. & Brown, W.V. 1981. Identification of warning odour components, bitter principles and antifeedants in an aposematic beetle: *Metriorrhyncus rhipidius* (Coleoptera: Lycidae). *Insect Biochemistry* 11: 493-499.
- Moore, B.P. & Brown, W.V. 1989. Graded levels of chemical defence in mimics of lycid beetles of the genus *Metriorrhyncus* (Coleoptera). *Journal of the Australian Entomological Society* 28: 229-233.
- Moranz, R. & Brower, L.P. 1998. Geographic and temporal variation of cardenolide-based chemical defenses of queen butterfly (*Danaus gilippus*) in Northern Florida. *Journal of Chemical Ecology* 24: 905-932.
- Morellato, L.P.C. 1992. **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Unicamp, Fapesp, Campinas, São Paulo, Brasil.
- Mullen, S.P. 2006. Wing pattern evolution and the origins of mimicry among North American admiral butterflies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 747-758.
- Müller, C.; Agerbirk, N.; Olsen, C.E.; Boevé, J.; Schaffner, U. & Brakefield, P.M. 2001. Sequestration of host plant glucosinalates in the defensive hemolymph of the sawfly *Athalia rosae*. *Journal of Chemical Ecology* 27: 2505-2516.

- Müller, F. 1878. Über die Vortheile der Mimicry bei Schmetterlingen. Zoologischer Anzeiger 1: 54-5
- Müller, F. 1879. *Ituna* and *Thyridia*: a remarkable case of mimicry in butterflies. Proceedings of the Entomological Society. 1879: 20-29.
- Nascimento, E.A. & Bocakova, M. 2009. A revision of the genus *Lycomorphon* (Coleoptera: Lycidae). Zootaxa 2132: 40-52.
- Nelson, X.J. & Jackson, R.R. 2006. Vision-based innate aversion to ants and ant mimics. Behavioral Ecology 17: 676-681.
- Nicholson, A.J. 1927. A new theory of mimicry in insects. Australian Zoology 5: 10-24
- Nishida, R. 2002. Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. Annual Review of Entomology 47: 57-92.
- O'Donnell, S. & Joyce, F.J. 1999. Dual mimicry in the dimorphic eusocial wasp, *Myschocyttarus mastigophorus* Richards (Hymenoptera: Vespidae) Biological Journal of the Linnean Society 66: 501-514.
- Oelrichs, P.B.; MacLeod, J.K.; Seawright, A.A.; Moore, M.R.; Ng, J.C.; Dutra, F.; Riet-Correa, F.; Mendez, M.C. & Thamsborg, S.M. 1999. Unique toxic peptides isolated from sawfly larvae in three continents. Toxicon 37: 537-544.
- Oliveira, P.S. 1985. On the mimetic association between nymphs of *Hyalymenus* spp. (Hemiptera, Alydidae) and ants. Zoological Journal of the Linnean Society 83: 371-384.
- Oliveira, P.S. 1988. Ant-mimicry in some Brazilian salticid and clubionid spiders (Araneae: Salticidae, Clubionidae). Biological Journal of the Linnean Society 33: 1-15.
- Oliver, J.C.; Robertson, K.A. & Monteiro, A. 2009. Accommodating natural and sexual selection in butterfly wing pattern evolution. Proceedings of the Royal Society of London B 276: 2369-2375.
- Olivier, J. E. 1886. Études sur les Lampyrides II. Annales de la Société Entomologique de France 5: 201-246.

- Opitz, W. 2005. Classification, natural history, and evolution of the genus *Aphelocerus* Kirsch (Coleoptera: Cleridae: Clerinae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 293: 6-128.
- Opler, P.A. 1981. Mimicry of Polistinae wasps by a Neotropical neuropteran. *Biotropica* 13: 165-176
- Pankewitz, F.; Zöllmer, A.; Gräser, Y. & Hilker, M. 2007. Anthraquinones as defensive compounds in eggs of Galerucini leaf beetles: biosynthesis by the beetles? *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 66: 98-108.
- Parrish, M.D. & Fowler, H.G. 1983. Contrasting foraging related behaviours in two sympatric wasps (*Vespula maculifrons* and *V. germanica*). *Ecological Entomology* 8:185-190.
- Pasteels, J.M.; Gregoire, J.C. & Rowellrahier, M. 1983. The chemical ecology of defense in arthropods. *Annual Review of Entomology* 28: 263-289.
- Pearsons, C.T. 1940. Observations in Cuba on insect mimicry and warning coloration. *Psyche* 47: 1-7.
- Peck, D.C. 2000. Reflex bleeding in froghoppers (Homoptera: Cercopidae): variation in behavior and taxonomic distribution. *Annals of the Entomological Society of America* 93: 1186-1194.
- Pilecki, C. & O'Donald, P. 1971. The effects of predation on artificial mimetic polymorphisms with perfect and imperfect mimics at varying frequencies. *Evolution* 25: 365-370.
- Pinheiro, C.E.G. 2007. Asynchrony in daily activity patterns of butterfly models and mimics. *Journal of Tropical Ecology* 23: 119-123.
- Poinar, G.O.; Marshall, C.J., & Buckley, R. 2007. One hundred million years of chemical warfare by insects. *Journal of Chemical Ecology*: 33: 1663-1669.
- Pough, F.H. 1988. Mimicry of vertebrates: Are the rules different? *American Naturalist*: 131: S67-S102.
- Poulton, E.B. 1890. **The colours of animals: their meaning and use especially considered in the case of insects.** Kegan Paul, Trench, Trubner and Co. Ltd., London.

- Poulton, E.B. 1908. Natural selection the cause of mimetic resemblances and common warning colours. Pp. 220-270. In: **Essays on evolution 1889-1907**. Poulton, E.B. (ed.). Clarendon Press, Oxford.
- Poulton, E.B. 1909. **Charles Darwin and the Origins of Species: Addresses, etc., in America and England in the year of the two anniversaries**. Longmans, Green and Co., London.
- Provenza, F.D.; Kimball, B.A. & Villalba, J.J. 2000. Roles of odor, taste, and toxicity in the food preferences of lambs: implications for mimicry in plants. *Oikos* 88: 424-432.
- Punzalan, D.; Rodd, F.H. & Rowe, L. 2008. Sexual selection mediated by the thermoregulatory effects of male color pattern in the ambush bug *Phymata americana*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 275: 483-492.
- Randall, J.E. 2005. A review of mimicry in marine fishes. *Zoological Studies* 44: 299-328.
- Ratcliffe, J.M. & Nydam, M.L. 2008. Multimodal warning signals for a multiple predator world. *Nature* 455: 96-99.
- Rettenmeyer, C.W. 1970. Insect mimicry. *Annual Review of Entomology* 15: 43-74.
- Réu, W.F. Jr. & Del-Claro, K. 2005. Natural History and biology of *Chlamisus minax* Lacordaire (Chrysomelidae: Chlamisinae). *Neotropical Entomology* 34: 357-362.
- Richards, O.W. 1978. **The social wasps of Americas, excluding the Vespinae**. British Museum, London.
- Riipi, M.; Alatalo, R.V.; Lindstöm, L. & Mappes, J. 2001. Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature* 413: 512-514.
- Ritland, D.B. 1994. Variation in palatability of queen butterflies (*Danaus gilippus*) and implications regarding mimicry. *Ecology* 75: 732-746.
- Robbins, R.K. 1980. The lycaenid 'false head' hypothesis: Historical review and quantitative analysis. *Journal of the Lepidopterists' Society* 34: 194-208.

- Robbins, R.K. 1981. The false head hypothesis - predation and wing pattern variation of lycaenid butterflies. *American Naturalist* 118: 770-775.
- Robinson, M.H. 1981. A stick is a stick and do not worth eating - on the definition of mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 15-20.
- Roth, L.M. & Eisner, T. 1962. Chemical defenses of arthropods. *Annual Review of Entomology* 7: 107-136.
- Rothschild, M. 1972. Colour and poisons in insect protection. *New Scientist* 11: 170-172.
- Rothschild, M. 1981. The mimics must move with the times. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 21-23.
- Rothschild, M. & Kellett, D.N. 1972. Reactions of various predators to insects storing heart poisons (cardiac glycosides) in their tissues. *Journal of Entomology* 46: 103-110.
- Rothschild, M.; Aplin, R.T.; Cockrum, P.A.; Edgar, J.A.; Fairweather, P. & Lees, R. 1979. Pyrrolizidine alkaloids in arctiid moths (Lep.) with a discussion on host plant relationships and the role of these secondary plant substances in Arctiidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 12: 305-326.
- Rowland, H.M.; Ihalainen, E.; Lindström, L.; Mappes, J. & Speed, M.P. 2007. Co-mimics have a mutualistic relationship despite unequal defences. *Nature* 448: 64-68.
- Ruxton, G.D.; Sherratt, T.N. & Speed, M.P. 2004. **Avoiding Attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry.** Oxford University Press, Oxford.
- Ruxton, G.D. & Sherratt, T.N. 2006. Aggregation, defence and warning signals: The evolutionary relationship. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 2417-2424.
- Ruxton, G.D.; Franks, D.W.; Balogh, A.C.V. & Leimar, O. 2008. Evolutionary implications of the form of predator generalization for aposematic signals and mimicry in prey. *Evolution* 62: 2913-2921.
- Sarmiento, C.E. 2006. Taxonomic revision of *Zelomorpha* Ashmead, 1900 and *Hemichoma* Enderlein, 1920 (Hymenoptera: Braconidae: Agathidinae) with a

phylogenetic analysis of color patterns. Tese de doutorado. University of Kentucky, Lexington, Kentucky, EUA. 510 p.

Savage, J.M. & Slowinski, J.B. 1992. The colouration of the venomous coral snakes (family Elapidae) and their mimics (families Aniliidae and Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 45: 235-254.

Sazima, I. 2002. Juvenile snooks (Centropomidae) as mimics of mojarras (Gerreidae), with a review of aggressive mimicry in fishes. *Environmental Biology of Fishes* 65: 37-45.

Selander, R.B.; Miller, J.L. & Mathieu, J.M. 1963. mimetic associations of lycid and cerambycid beetles (Coleoptera) in Coahuila, Mexico. *Journal of Kansas Entomological Society* 36: 45-52.

Shelford, R.W.C. 1902. Observations on some mimetic insect and spiders from Borneo and Singapore. *Proceedings of the Zoological Society of London* 2: 230-284

Shelford, R.W.C. 1916. **A Naturalist in Borneo**. T. Fisher Unwin Ltd., London.

Sheppard, P.M.; Turner, J.R.G.; Brown-Jr, K.S.; Benson, W.W. & Singer, M.C. 1985. Genetics and the Evolution of Mullerian Mimicry in *Heliconius* Butterflies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 308:433-610.

Sherratt, T.N. 2008. The evolution of Müllerian mimicry. *Naturwissenschaften* 95: 681-695.

Shuttleworth, A. & Johnson, S.D. 2009. A key role for floral scent in a wasp-pollination system in *Eucomis* (Hyacinthaceae). *Annals of Botany* 103: 715-725.

Sick, H. 1997. **Ornitologia brasileira: uma introdução**. Ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.

Silberglied, R.E. & Eisner, T. 1969. Mimicry of Hymenoptera by beetles with unconventional flight. *Science* 163: 486-488.

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

- Simmons, R.B. & Weller, S.J. 2002. What kind of signals do mimetic tiger moths send? A phylogenetic test of wasp mimicry systems (Lepidoptera: Arctiidae: Euchromiini). *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 983-990.
- Skelhorn, J. & Rowe, C. 2005. Tasting the difference: do multiple defence chemicals interact in Müllerian mimicry? *Proceedings of the Royal Society of London B* 272: 339-345.
- Skelhorn, J. & Rowe, C. 2007. Predators' toxin burdens influence their strategic decisions to eat toxic prey. *Current Biology* 17: 1479-1483.
- Smith, D.A.S. 1976. Phenotypic diversity, mimicry and natural selection in the African butterfly *Hypolimnas misippus* L. (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 8: 183-204.
- Smith-Prado, A. H. 2005. Systematics and mimicry of the genus *Neocorynura*: an example of two species from Central America (Hymenoptera: Halictidae). *Acta Zoologica Cracoviensia* 48B: 11-21.
- Speed, M.P. 1993. When is mimicry good for predators? *Animal Behaviour* 46: 1246-1248.
- Speed, M.P. 2000. Warning signals, receiver psychology and predator memory. *Animal Behaviour* 60: 269-278.
- Speed, M. P. & Ruxton, G. D. 2005. Aposematism: What should our starting point be? *Proceedings of the Royal Society of London B* 272: 431-438.
- Srygley, R.B. 2004. The aerodynamic costs of warning signals in palatable butterflies and their distasteful models. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 589-594.
- Staines, C.L. 1999. Possible mimetic complexes in Central American *Cephaloleia* (Coleoptera: Chrysomelidae: Hispinae). Pp. 239-246. In: M.L. Cox (ed.). **Advances in Chrysomelidae Biology 1**. Backhuys Publishers, Leiden.
- Stevens, M. 2005. The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews* 80: 573-588.
- Stevens, M.; Hardman, C.J. & Stubbins, C.L. 2008. Conspicuousness, not eye mimicry, makes "eyespot" effective antipredator signals. *Behavioral Ecology* 19: 525-531.

- Stevenson, R.D. 1985. The importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *The American Naturalist* 126: 362-386.
- Stradling, D. J. 1976. Nature of mimetic patterns of brassolid genera, *Caligo* and *Eryphanis*. *Ecological Entomology* 1: 135-138.
- Swift, I. 2008. A new genus and two new species of Pteroplatini Thomson from central America (Coleoptera: Cerambycidae). *Insecta Mundi* 45: 1-9.
- Thomas, R.J.; Marples, N.M.; Cuthill, I.C.; Takahashi, M. & Gibson, E.A. 2003. Dietary conservatism may facilitate the initial evolution of aposematism. *Oikos* 101: 458-466.
- Thompson, J.N. 2005. **The Geographic Mosaic of Coevolution**. University of Chicago Press.
- Toledo, L.F. & Haddad, C.F.B. 2009. Colors and some morphological traits as defensive mechanisms in anurans. *International Journal of Zoology* 2009: 1-12.
- Torres, R.F. 2000. Estudos de casos de mimetismo em insetos nos Mananciais da Serra, Piraquara, PR. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil. 59 p.
- Trullas, S.C.; van Wyk, J.H. & Spotila, J.R. 2007. Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 32: 235-245.
- Tullberg, B.S.; Gamberale-Stille, G. & Solbreck, C. 2000. Effects of food plant and group size on predator defence: Differences between two co-occurring aposematic Lygaeinae bugs. *Ecological Entomology* 25: 220-225.
- Turner, J.R.G. 1984. Mimicry: the palatability spectrum and its consequences. Pp. 141-161. In: Vane-Wright, R.I. & Ackery, P.R. (eds.). **The Biology of Butterflies**. Academic Press, New York.
- Tyler, H.A.; Brown, K.S. & Wilson, K.H. 1994. Swallowtail Butterflies of the Americas. A Study in Biological Dynamics, Ecological Diversity, Biosystematics, and Conservation. Scientific Publishers Inc., Gainesville.
- Vallin, A.; Jakobsson, S. & Wiklund, C. 2007. "An eye for an eye? - on the generality of the intimidating quality of eyespots in a butterfly and a hawkmoth. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 1419-1424.

- Vane-Wright, R.I. 1980. On the definition of mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society* 13: 1-6.
- Vane-Wright, R.I. 1981. Only connect. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 33-40.
- Vasconcellos-Neto, J. 1987. Genética ecológica de *Chelymorpha cribaria* F. 1775 (Cassidinae, Chrysomelidae). Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP, 254 p.
- Vasconcellos-Neto, J. 1988. Genetics of *Chelymorpha cribaria*, Cassidinae: colour patterns and their ecological meanings. Pp. 217-232. In: P. Jolivet; E. Petitpierre & T. Hsiao (eds.). **Biology of Chrysomelidae**. Kluwer Academic Publ., Dordrecht.
- Vasconcellos-Neto, J. & Lewinsohn, T.M. 1984. Discrimination and release of unpalatable butterflies by *Nephila clavipes*, a Neotropical orb-weaving spider. *Ecological Entomology* 9: 337-344.
- Veith, M.; Oldham, N.J.; Dettner, K.; Pasteels, J.M. & Boland, W. 1997. Biosynthesis of defensive allomones in leaf beetle larvae: stereochemistry of salicylalcohol oxidation in *Phratora vitellinae* and comparison of enzyme substrate and stereospecificity with alcohol oxidases from several iridoid producing leaf beetles. *Journal of Chemical Ecology* 23: 429-443.
- Waldbauer, G.P. 1988. Aposematism and Batesian mimicry - measuring mimetic advantage in natural habitats. *Evolutionary Biology* 22: 227-259.
- Waldbauer, G.P. & Sheldon, J. K. 1971. Phenological relationships of some aculeate Hymenoptera, their dipteran mimics, and insectivorous birds. *Evolution* 25: 371-382.
- Wallace, A.R. 1867. Mimicry and other protective resemblances among animals. *Westminster and Foreign Quarterly Review* 32:1-43
- Wallace, A.R. 1870. **Contributions to the theory of natural selection**. Macmillan and Co., London.
- Wallace, A.R. 1879. Protective mimicry in animals. *Science for all* 1879: 284-296.
- Wallace, A.R. 1889. **Darwinism - an exposition of the theory of natural selection with some of its applications**. 2 ed. MacMillan and Co., London.

- Waterhouse, C.O. 1879. **Illustrations of typical specimens of Coleoptera of the British Museum, Part 1 - Lycidae.** Taylor and Francis , London.
- Weller, S.J.; Simmons, R.B.; Boada, R. & Conner, W.E. 2000. Abdominal modifications occurring in wasp mimics of the Ctenuchine-Euchromiini clade (Lepidoptera: Arctiidae). *Annals of the Entomological Society of America* 93: 920-928.
- Wickler, W. 1968. **Mimicry in animals and plants.** Weidenfeld and Nicholson, London.
- Wiklund, C. & Järvi, 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.
- Williams, L. III & Blackmer, J.L. 1991. A mating aggregation of *Thonalmus bicolor* (L.) (Coleoptera: Lycidae) feeding at *Morinda* sp. (Rubiaceae) nectaries in Jamaica. *The Coleopterists Bulletin* 45: 358-359.
- Williams, P. 2007. The distribution of bumblebee colour patterns worldwide: possible significance for thermoregulation, crypsis and warning mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 97-118.
- Williamson, G.B. 1982. Plant mimicry - evolutionary constraints. *Biological Journal of the Linnean Society* 18: 49-58.
- Wilson, K.; Cotter, S.C.; Reeson, A.F. & Pell, J.K. 2001. Melanism and disease resistance in insects. *Ecology Letters* 4: 637-649.
- Whitycombe, C.L. 1926. The biology of lycid beetles in Trinidad. *Proceedings of the Entomological Society of London* 1:32-33.
- Wolf, B.O. & Walsberg, G.E. 2000. The role of the plumage in heat transfer processes of birds. *American Zoologist* 40: 575-584.
- Wolfson, A. & Rothschild, M. 1990. Speculating about pyrazines. *Proceedings of the Royal Society of London B* 242: 113-119.
- Wourms, M.K. & Wasserman, F.E. 1985. Butterfly wing markings are more advantageous during handling than during the initial strike of an avian predator. *Evolution* 39: 845-851.

- Yeargan, K.V. 1994. Biology of bolas spiders. 1994. Annual Review of Entomology 39: 81-99.
- Yen, S.H.; Robinson, G.S. & Quicke, D.L.J. 2005. Phylogeny, systematics and evolution of mimetic wing patterns of *Eterusia* moths (Lepidoptera, Zygaenidae, Chalcosiinae). Systematic Entomology 30: 358-397.
- Zrzavý, J. & Nedvěd, O. 1999. Evolution of mimicry in the new world *Dysdercus* (Hemiptera : Pyrrhocoridae). Journal of Evolutionary Biology 12: 956-969.

Anexos
Anexos

ANEXO I

Lista de aves insetívoras e onívoras na Serra do Japi

Retirado de Silva (1992), estratos vegetais e guildas alimentares baseados em Donatelli *et al.* (2004), Antunes (2005), Lopes *et al.* (2005). Estrato Vegetal: SO-solo/inferior, INT-intermediário, SP-superior, SB-sobrevôo, VT-vertical, ? - incerto. Guilda alimentar: I-insetívoro, O-onívoro

Ordem	Família	Espécie	Estrato vegetal	Guilda alimentar
Ciconiiformes	Ardeidae	<i>Syrigma sibilatrix</i>	SO	I
Gruiformes	Rallidae	<i>Rallus nigricans</i>	SO	O
		<i>Aramides cajanea</i>	SO	O
		<i>Porzana albocollis</i>	SO	O
	Cariamidae	<i>Cariama cristata</i>	SO	O
	Jacanidae	<i>Jacana jacana</i>	SO	O
Charadriiformes	Charadriidae	<i>Venellus chilensis</i>	SO	I
Caprimulgiformes	Nyctibiidae	<i>Nyctibius griseus</i>	SB	I
Apodiformes	Apodidae	<i>Streptoprocne zonaris</i>	SB	I
		<i>Cypseloides fumigatus</i>	SB	I
		<i>Chaetura andrei</i>	SB	I
Cuculiformes	Cuculidae	<i>Crotophaga ani</i>	INT	I
		<i>Guira guira</i>	INT	I
		<i>Tapera naevia</i>	INT	I
		<i>Piaya cayana</i>	SP	O
Strigiformes	Strigidae	<i>Otus choliba</i>	SP	I
		<i>Nyctidromus albicollis</i>	SO	I
	Caprimulgidae	<i>Caprimulgus parvulus</i>	SO	I
		<i>Hydropsalis brasiliiana</i>	SO	I
Galbuliformes	Bucconidae	<i>Nystalus chacuru</i>	SP	I
		<i>Malacoptila striata</i>	SP	I
Piciformes	Picidae	<i>Picumnus albosquamatus</i>	INT	I
		<i>Colaptes ampestris</i>	SO	I
		<i>Celeus flavescens</i>	VT	I
		<i>Dryocopus lineatus</i>	VT	I
		<i>Leuconerpes fuscus</i>	VT	I
		<i>Veliniornis spilogaster</i>	VT	I
Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Sittasomus griseicapillus</i>	VT	I
		<i>Lepidocolaptes fuscus</i>	VT	I
	Furnariidae	<i>Furnarius rufus</i>	SO	I
		<i>Synallaxis ruficapilla</i>	INT	I
		<i>Synallaxis frontalis</i>	INT	I
		<i>Synallaxis spixi</i>	INT	I
		<i>Synallaxis albescens</i>	INT	I
		<i>Synallaxis sinerascens</i>	INT	I
		<i>Certhiaxis cinnamomea</i>	?	I
		<i>Automolus leucophthalmus</i>	INT	I
		<i>Xenops rutilans</i>	SP	I
		<i>Sclerurus scansor</i>	SO	I
		<i>Lochmias nematura</i>	SO	I
	Formicariidae	<i>Mackenziana severa</i>	INT	I
		<i>Mackenziana leachii</i>	INT	I
		<i>Thamnophilus doliatus</i>	INT	I
		<i>Thamnophilus punctatus</i>	INT	I
		<i>Thamnophilus caeruleus</i>	INT	I

	<i>Thamnophilus fericapillus</i>	INT	I
	<i>Dysithamnus mentalis</i>	INT	I
	<i>Herpsilochmus</i>	SP	I
	<i>Dryophila malura</i>	INT	I
	<i>Dryophila ferruginea</i>	INT	I
	<i>Dryophila rubricollis</i>	INT	I
	<i>Pyriglena leucoptera</i>	INT	I
Thamnophilidae	<i>Hypoedaleus guttatus</i>	INT	I
	<i>Batara cinerea</i>	INT	I
	<i>Myrmotherula gularis</i>	INT	I
Conopophagidae	<i>Conopophaga lineata</i>	INT	I
Oxyruncidae	<i>Tityra cayana</i>	SP	I
Tyrannidae	<i>Colonia colonus</i>	SP	I
	<i>Gubernetes yetapa</i>	SP	I
	<i>Arundinicola leucocephala</i>	?	i
	<i>Satrapa icterophrys</i>	SP	I
	<i>Tyrannus melancholicus</i>	SP	I
	<i>Empidonomus varius</i>	INT	I
	<i>Legatus leucophaeus</i>	SP	I
	<i>Megarhynchus pitangua</i>	SP	I
	<i>Myiodynastes maculatus</i>	SP	I
	<i>Myiozetetes similis</i>	SP	I
	<i>Pitangus sulphuratus</i>	SP	I
	<i>Myiophobus fasciatus</i>	INT	I
	<i>Hirundinea ferruginea</i>	SP	I
	<i>Platyrinchus mystaceus</i>	INT	I
	<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	SP	I
	<i>Todirostrum cinereum</i>	INT	I
	<i>Serpophaga subcristata</i>	SP	I
	<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	INT	I
	<i>Phibalura flavirostris</i>	SP	O
	<i>Pachyramphus polychopterus</i>	SP	O
	<i>Knipolegus cyanirostris</i>	INT	I
	<i>Muscipipra vetula</i>	?	I/O?
	<i>Machetornis rixosus</i>	SO	I
	<i>Muscivora tyrannus</i>	SO	I
	<i>Myiarchus swainsoni</i>	INT	I
	<i>Contopus cinereus</i>	INT	I
	<i>Empidonax euleri</i>	?	I
Hirundinidae	<i>Progne chalybea</i>	SP	I
	<i>Notiochelidon cyanoleuca</i>	SP	I
	<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	SP	I
Vireonidae	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	INT	I
	<i>Hylophilus poicilotis</i>	INT	I
	<i>Vireo olivaceus</i>	SP	O
Parulidae	<i>Parula pitiayumi</i>	SP	I
	<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	SP	I
	<i>Basileuterus flaveolus</i>	INT	I
	<i>Basileuterus culicivorus</i>	INT	I
	<i>Basileuterus leucoblepharus</i>	INT	I
	<i>Basileuterus hypoleucus</i>	INT	I
Thraupidae	<i>Conirostrum speciosum</i>	SP	I
	<i>Habia rubica</i>	INT	I
Pipridae	<i>Manacus manacus</i>	INT	O

		<i>Neopelma aurifrons</i>	INT	I?
	Corvidae	<i>Cyanocorax cristatellus</i>	SP	O
		<i>Cyanocorax chrysops</i>	SP	O
	Trogloditidae	<i>Troglodytes aedon</i>	SP	O
	Mimidae	<i>Mimus saturninus</i>	SP	O
	Donacobiidae	<i>Donacobius atricapillus</i>	?	I
	Muscicapidae	<i>Platycichla flavipes</i>	INT	O
		<i>Turdus rufiventris</i>	INT	O
		<i>Turdus leucomelas</i>	INT	O
		<i>Turdus albicollis</i>	INT	O
		<i>Turdus amaurochalinus</i>	INT	O
	Icteridae	<i>Agelaius cyanopus</i>	SO	O
	Fringilidae	<i>Pseudoleistes guirahuro</i>	SO	O
		<i>Sporophila caerulescens</i>	?	O

Lista de aves insetívoras e onívoras na Mata Santa Tereza

De acordo com A.C.M.M. Aquino (dados não publicados), estratos vegetais e guildas alimentares baseados em Donatelli *et al.* (2004), Antunes (2005), Lopes *et al.* (2005). Estrato Vegetal: SO-solo/inferior, INT-intermediário, SP-superior, SB-sobrevôo, VT-vertical, ? - incerto - Guilda alimentar: I-insetívoro, O-onívoro

Ordem	Família	Espécie	Estrato vegetal	Guilda alimentar
Ciconiiformes	Ardeidae	<i>Syrigma sibilatrix</i>	SO	I
Falconiformes	Accipitridae	<i>Ictinia plumbea</i>	SP	I
Gruiformes	Rallidae	<i>Aramides cajanea</i>	SO	I
Cuculiformes	Cuculidae	<i>Piaya cayana</i>	INT	I
		<i>Coccyzus melacoryphus</i>	INT	I
		<i>Crotophaga ani</i>	INT	I
Strigiformes	Strigidae	<i>Athene cunicularia</i>	SO	I
Apodiformes	Apodidae	<i>Chaetura</i> sp.	SB	I
		<i>Tachornis squamata</i>	SB	I
Piciformes	Ramphastidae	<i>Ramphastos toco</i>	SP	O
	Picidae	<i>Picumnus cirratus</i>	VT	I
		<i>Picumnus albosquamatus</i>	VT	I
		<i>Melanerpes candidus</i>	VT	I
		<i>Veniliornis passerinus</i>	VT	I
		<i>Colaptes melanochloros</i>	VT	I
		<i>Colaptes campestris</i>	VT	I
		<i>Dryocopus lineatus</i>	SP	I
		<i>Campephilus robustus</i>	SP	I
Passeriformes	Thamnophiliidae	<i>Taraba major</i>	INT	I
		<i>Thamnophilus doliatus</i>	INT	I
		<i>Thamnophilus punctatus</i>	INT	I
		<i>Thamnophilus caerulescens</i>	INT	I
		<i>Dysithamnus mentalis</i>	INT	I
		<i>Herpsilochmus atricapillus</i>	INT	I
		<i>Herpsilochmus longirostris</i>	INT	I
	Conopophagidae	<i>Conopophaga lineata</i>	INT	I
	Dendrocopaptidae	<i>Lepidocolaptes aguntirostris</i>	VT	I
	Furnariidae	<i>Furnarius rufus</i>	SP	I
		<i>Synallaxis frontalis</i>	INT	I
		<i>Synallaxis ruficapilla</i>	INT	I
	Tyrannidae	<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	INT	I

	<i>Todirostrum poliocephalum</i>	SP	I
	<i>Todirostrum cinereum</i>	SP	I
	<i>Todirostrum plumbeiceps</i>	?	I
	<i>Elaenia flavogaster</i>	INT	O
	<i>Myiornis auricularis</i>	INT	I
	<i>Colonia colonus</i>	SP	I
	<i>Legatus leucophaeus</i>	INT	O
	<i>Pitangus sulphuratus</i>	SP	O
	<i>Myiodynastes maculatus</i>	SP	O
	<i>Megarynchus pitangua</i>	SP	O
	<i>Empidonomus varius</i>	SP	I
	<i>Camptostoma obsoletum</i>	SP	I
	<i>Griseotyrannus</i>	SP	I
	<i>aurantioatrocristatus</i>		
	<i>Tyrannus melancholicus</i>	SP	I
	<i>Myiarchus ferox</i>	SP	I
	<i>Myiarchus tyrannulus</i>	SP	I
	<i>Myiornis auricularis</i>	INT	I
	<i>Elaenia flavogaster</i>	SP	O
	<i>Elaenia obscura</i>	SP	O
	<i>Elaenia mesoleuca</i>	?	O
Vireonidae	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	SP	I
	<i>Hylophilus poicilotis</i>	SP	I
Corvidae	<i>Cyanocorax chrysops</i>	SP	O
Hirundinidae	<i>Pygochelidon cyanoleuca</i>	SP	I
	<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	INT	I
Troglodytidae	<i>Tryothorus leucotis</i>	INT	I
	<i>Troglodytes musculus</i>	INT	I
Poliophtilidae	<i>Poliophtila dumicola</i>	SP	I
Mimidae	<i>Mimus saturninus</i>	SP	O
Thraupidae	<i>Nemosia pileata</i>	SP	O
	<i>Thlypopsis sordida</i>	INT	O
	<i>Eucometis penicillata</i>	SP	O
	<i>Thraupis sayaca</i>	SP	O
	<i>Tersina viridis</i>	SP	O
	<i>Hemithraupis guira</i>	SP	O
	<i>Hemithraupis ruficapilla</i>	SP	O
	<i>Conirostrum speciosum</i>	SP	I
	<i>Arremon flavirostris</i>	SO	I
Parulidae	<i>Basileuterus hypoleucus</i>	INT	I
Icteridae	<i>Gnorimopsar chopi</i>	SP	O
	<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	SP	O
Fringillidae	<i>Euphonia chlorotica</i>	SP	O
Passeridae	<i>Passer domesticus</i>	INT	O

Referências bibliográficas

- Antunes, A.Z. 2005. Alterações na composição da comunidade de aves ao longo do tempo em um fragmento florestal no sudeste do Brasil. *Ararajuba* 13: 47-61.
- Donatelli, R.J.; Costa, T.V.V. & Ferreira, C.D. 2004. Dinâmica da avifauna em fragmento de mata na Fazenda Rio Claro, Lençóis Paulista, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21: 97-114.
- Lopes, L.E.; Fernandes, A.M. & Marini, M.A. 2005. Diet of some Atlantic Forest birds. *Ararajuba* 13: 95-103
- Silva, W.R. 1992. As aves da Serra do Japi. Pp. 238-263. In: L.P.C. Morellato (org.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Unicamp, Fapesp, Campinas, São Paulo, Brasil.

ANEXO II

Histórico sobre a taxonomia de Lycidae e contribuições atuais sobre os licídeos da região Neotropical

A família Lycidae atualmente está inserida na série Elateriformia, dentro da superfamília Elateroidea, ao lado de famílias como Cantharidae, Elateridae, Eucneumidae, Lampyridae, Phengodidae, Telegeusidae, Throscidae, entre outras. Os licídeos, devido ao parentesco, são bastante parecidos com cantarídeos e lampirídeos, porém, de maneira geral, são facilmente distinguíveis destes por não possuírem a cabeça completamente coberta pelo pronoto (ao contrário de Lampyridae) e por apresentar de três a quatro nervuras fortes e várias nervuras transversais em cada élitro, enquanto que Cantahridae e Lampyridae não apresentam tal característica.

Inicialmente, a família Lycidae era agrupada juntamente com outras famílias próximas, em um grupo denominado Malacodermes (Latreille 1829 *apud* Costa Lima 1953). Segundo Bocak & Bocakova (1990), a família Lycidae foi descrita primeiramente por Castelnau, em 1840, como Lycusites. Lacordaire (1857 *apud* Bocak & Bocakova 1990) considerava Lycidae como uma tribo de Malacodermes, sendo dividida em três subtribos: “Lycides vrais”, Calochromides e Homalisides. Depois disso, os autores que trabalharam com a taxonomia de Lycidae não se preocuparam com a classificação acima de gênero, e como estes autores descreveram a maioria dos gêneros e espécies existentes, tal fato resultou em uma situação muito complicada para a taxonomia da família (Bocak & Bocakova 1990). Um dos fatores complicantes, foram as descrições taxonômicas extremamente curtas e muito baseadas nas cores dos animais e outras poucas características externas, como fazia o taxonomista francês Maurice Pic (*e.g.* Pic 1922, 1926), que descreveu muitos gêneros e espécies de Lycidae (e vários outros táxons de insetos). Portanto, Pic gerou muita confusão, propondo para Lycidae, por exemplo, 44 gêneros, sendo 29 monotípicos e descrevendo, por exemplo, uma única espécie de Pyrochroidae 17 vezes (veja Bocakova 2001).

Muitos taxonomistas, assim como M. Pic, utilizavam-se dos padrões de coloração para associar à descrição de espécies. Isto pode funcionar em vários grupos, mas em Lycidae, existe uma similaridade morfológica e de coloração muito grande entre alguns gêneros e espécies próximas, o que proporciona muita confusão no que diz respeito à taxonomia e, conseqüentemente, à viabilidade de estudos ecológicos do

grupo. Hoje em dia, é necessário que sejam analisados caracteres morfológicos externos e internos, principalmente a genitália, para que haja segurança na identificação, tanto de gêneros como de espécies. Por incrível que pareça, ainda nos dias de hoje podemos encontrar descrições de espécies novas onde os autores atribuem grande valor taxonômico à coloração, de forma não usual para os padrões atuais (*e.g.* Kazantsev 2004, 2005a –veja uma discussão sobre o assunto em Areekul & Quicke 2006).

Alguns autores contribuíram para a classificação dos Lycidae, mas foi Kleine (1933) quem estabeleceu a divisão em tribos, sendo utilizada desde então, apesar de não terem sido fornecidas as descrições para justificar o posicionamento dos gêneros. Outros autores fizeram poucas modificações, porém a classificação de Kleine (1933) foi amplamente utilizada até recentemente.

Bocak & Bocakova (1990) contribuíram de maneira significativa para a classificação supragenérica da família Lycidae, fornecendo descrições e propondo relações filogenéticas para as subfamílias e tribos, baseando-se em diversas características morfológicas, externas e internas. A família Lycidae, portanto, atualmente compreende seis subfamílias que comportam onze tribos (Bocak & Bocakova 1990).

Apesar de algumas espécies de licídeos apresentarem grande tamanho corporal (*ca.* 1,5 a 2,5cm), a maioria das espécies são constituídas de indivíduos de tamanho pequeno (entre 0,5 a 1cm), sendo muitas vezes restritas localmente (M. Bocakova, com. pess.). O conhecimento da taxonomia e distribuição geográfica é bastante razoável na América do Norte, em alguns países da América Central e algumas regiões da África, e bem estabelecida na Europa e em regiões asiáticas (Leng & Mutchler 1922, Darlington 1938, Bocak & Bocakova 1990, Bocak 1998, Zaragoza-Caballero 1998, 1999, Bocak & Bocakova 1999, Bocakova 2003, 2005).

Os besouros da família Lycidae são amplamente distribuídos no mundo, sendo particularmente abundantes nas regiões tropicais, sendo que por sua coloração chamativa, foram muitas vezes relatados no início do século XX, apesar do pouco conhecimento taxonômico (*e.g.* Marshall & Poulton 1902, Shelford 1902, Poulton 1909). Existem aproximadamente 150 gêneros e 3.500 espécies de licídeos no mundo, enquanto que no Brasil, ocorrem 143 espécies, distribuídas em 22 gêneros (Kleine 1933, Blackwelder 1944, Costa *et al.* 1988). Dados mais atuais relatam a ocorrência de 146 espécies e 29 gêneros desta família no Brasil (E.A. Nascimento, dados não publicados), incluindo um novo gênero recentemente descrito (Nascimento & Bocakova, no prelo).

Segundo Kleine (1933) e Blackwelder (1944), ocorrem três tribos de Lycidae no Brasil, cada uma pertencente a uma subfamília, sendo que quase $\frac{3}{4}$ das espécies pertencem à tribo Calopterini (Lycinae) – exclusiva das Américas, enquanto que ca. 22% pertencem à tribo Platerodini (Erotinae) e 5% fazem parte da tribo Calochromini (Calochrominae), porém a tribo Lycini (Lycinae), também ocorre no país, representada pelo gênero *Lycus* (E.A. Nascimento, dados não publicados). O gênero com o maior número de espécies é *Calopteron* (Calopterini - 25% das espécies descritas), seguido de *Haplobothris* (Calopterini) e *Calleros* (Platerodini), ambas com 11% do total das espécies.

Dentre as tribos que ocorrem no Brasil, Calopterini é a mais diversa, com pelo menos 20 gêneros, enquanto que Platerodini apresenta 7 gêneros, Calochromini 2 gêneros e Lycini apenas 1 gênero (Kleine 1933, Blackwelder 1944, Nascimento & Bocakova no prelo; E.A. Nascimento, dados não publicados). Portanto, sendo que o total de gêneros existentes em Calopterini é igual a 24 (incluindo os *insertae sedis* (*sensu* Bocakova 2003) e um novo gênero recentemente descrito (Nascimento & Bocakova, no prelo)), o Brasil conta com ca. 83% dos gêneros de Calopterini conhecidos. Porém, se excluirmos os táxons *insertae sedis*, que provavelmente não pertencem à tribo (Bocakova 2003), o Brasil passa a apresentar quase todos os gêneros da tribo, com exceção apenas à *Lycinella*, que possui somente duas espécies descritas, para a América Central.

Para o Brasil, existem poucas informações sobre a distribuição geográfica destes animais, a não ser as informações das espécies descritas, cujas localidades-tipo geralmente eram atribuídas como ‘Brazil’ ou ‘Amazonas’. Levando em conta as dimensões continentais do país, informações como essas são praticamente irrelevantes, no que diz respeito à biogeografia. Uma pesquisa mais acurada foi realizada por Torres (2000), investigando o mimetismo em licídeos em uma região serrana do Paraná, todavia o autor encontrou apenas o gênero *Calopteron* e um suposto Platerodini.

O gênero *Calopteron* é um bom exemplo do desconhecimento taxonômico dos Lycidae. Apesar deste gênero apresentar geralmente indivíduos de tamanho corporal grande, com os élitros expandidos lateralmente na região apical, há algumas espécies de porte menor, o que pode ocasionar confusão na identificação de gêneros como *Cartagonum*, entre outros, apesar de apresentarem diferenças morfológicas externas significativas (Nascimento & Bocakova, no prelo).

Um grande problema, que ocorre também em outros grupos, é que vários autores descreviam espécies de um gênero sem conhecer o restante das espécies. Isso leva a um grande número de sinônimas e por vezes a impossibilidade de fazer revisões taxonômicas de grandes grupos, como *Calopteron* ou *Plateros*. Outro grande problema acerca do conhecimento sobre a fauna Neotropical e pesquisadores nativos, é que grande parte dos materiais-tipo, ou seja, os indivíduos que foram utilizados para descrever os gêneros e suas espécies estão em grande parte depositados em museus europeus, devido ao interesse dos naturalistas do velho mundo na fauna Neotropical a partir do século XIX. Por um lado isso é benéfico, pois permitiu que o conhecimento basal sobre a fauna Neotropical fosse estabelecido, mas muitas vezes há grandes problemas na localização e empréstimo de holótipos, principalmente em grandes museus, como o Museu Nacional de História Natural de Paris, na França, onde grande parte dos tipos de Lycidae estão depositados, principalmente os descritos por J. Bourgeois e M. Pic.

Como foi dito anteriormente, atualmente os gêneros de Lycidae são separados basicamente pela morfologia da genitália dos machos, sendo que este caráter foi totalmente ignorado pelos primeiros estudiosos do grupo. Quanto à associação macho-fêmea, não é possível determinar que machos e fêmeas pertençam a uma mesma espécie sem que haja um grande conhecimento do grupo, a não ser que ambos sejam coletados em cópula no campo ou que a genitália do macho fique presa à da fêmea como ocorre em alguns casos raros.

Recentemente têm sido descritos novos táxons, registrando pela primeira vez e ampliando a distribuição geográfica de alguns gêneros de Calopterini da região Neotropical (e.g. Nascimento & Bocakova 2009). Além disso, a descrição destes e outros novos táxons, incluindo a descrição de fêmeas para gêneros cujas informações não existiam, contribuirão para o entendimento das relações filogenéticas, que têm sido estudadas recentemente (Bocakova 2005), já que a maioria dos ‘*missing data*’ das matrizes das análises cladísticas referem-se aos caracteres das fêmeas. Alguns outros trabalhos também devem ser considerados (Kazantsev 2005a, 2005b, 2006), porém, com certo cuidado, haja vista a falta de critérios existentes em alguns artigos do referido autor (veja Beutel *et al.* 2007).

Portanto, os números atuais sobre a sistemática dos Lycidae apresentam um grande potencial em serem aumentados, pois os estudos sobre a taxonomia e ecologia destes coleópteros estão apenas no começo, sendo que maiores esforços amostrais, bem como uma análise mais profunda das coleções depositadas nos principais museus do país e do exterior são extremamente necessárias e serão muito reveladoras no que diz respeito à diversidade e distribuição geográfica deste animais.

Referências bibliográficas

- Areekul, B. & Quicke, D.L.J. 2006. The use of colour characters in phylogenetic reconstruction. *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 193-202.
- Beutel, R.G.; Bocak, L. & Bocakova, M. 2007. Are Polyphaga (Coleoptera) really a basal neopteran lineage-a reply to Kazantsev. *Acta Zoologica* 88: 153-158.
- Blackwelder, R.E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indians and South America. *Bulletin, United States National Museum* 185: 1-925.
- Bocak, L. 1998. New and little known species of Conderini and Ateliini (Coleoptera: Lycidae). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 36: 17-26.
- Bocak, L. & Bocakova, M. 1990. Revision of the supergeneric classification of the family Lycidae (Coleoptera). *Polskie Pismo Entomologiczne* 59: 623-676.
- Bocak, L. & Bocakova, M. 1999. New taxa of Lycidae from Indonesia, China and Nepal. *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 37: 47-56.
- Bocakova, M. 2001. Revision and phylogenetic analysis of the subfamily Platerodinae (Coleoptera: Lycidae). *European Journal of Entomology* 98: 53-85.
- Bocakova, M. 2003. Revision of the Tribe Calopterini (Coleoptera, Lycidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38: 270-234.
- Bocakova, M. 2005. Phylogeny and classification of the tribe Calopterini (Coleoptera, Lycidae). *Insect Systematics and Evolution* 35: 437-447.
- Costa, C.; Vanin, S.A. & Casari-Chen, S.A. 1988. **Larvas de Coleoptera do Brasil**. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Costa Lima, A.M. 1953. **Insetos do Brasil. 8º Tomo. Coleópteros. 2a. parte**. Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro.
- Darlington, P.J. 1938. Experiments on mimicry in Cuba with suggestions for future study. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 87: 681-695.
- Kazantsev, S.V. 2004. Phylogeny of the tribe Erotini (Coleoptera, Lycidae), with descriptions of new taxa. *Zootaxa* 496: 1-48.
- Kazantsev, S.V. 2005a. *Neolyrium* gen. n., first South American genus of net-winged beetles with 10-segmented antennae (Coleoptera: Lycidae). *Zootaxa* 1064: 51-64.
- Kazantsev, S.V. 2005b. A review of the genera *Microlycus* Pic, 1922 and *Teroplas* Gorham, 1884 (Coleoptera: Lycidae). *Russian Entomological Journal* 14: 275-280.

- Kazantsev, S.V. 2006. New platerodine taxa from Costa Rica (Coleoptera: Lycidae). Russian Entomological Journal 15: 35-42.
- Kleine, R. 1933. Lycidae. In: S. Schenkling (Ed), *Coleopterorum Catalogus auspiciis et auxilio Pars 128*. W. Junk, Berlin, 145 pp.
- Leng, C.W. & Mutchler, A.J. 1922. The Lycidae, Lampyridae and Cantharidae (Telephoridae) of the West Indies. Bulletin of the American Museum of Natural History 46: 413-499.
- Marshall, G.A.K & Poulton, E.B. 1902. Five years' observations and experiments (1896-1901) on the bionomics of South African insects, chiefly directed to the investigation of mimicry and warning colours. Transactions of the Entomological Society of London 287-697.
- Nascimento, E.A. & Bocakova, M. 2009. A revision of the genus *Lycomorphon* (Coleoptera: Lycidae). Zootaxa 2132: 40-52.
- Nascimento, E. A. & Bocakova, M. A new genus of net-winged beetles from Neotropical Region (Coleoptera:Lycidae). Annales de la Société Entomologique de France. No prelo.
- Nascimento, E.A. & Bocakova, M. Review of the Neotropical genus *Cartagonum* (Coleoptera: Lycidae). The Canadian Entomologist. No prelo.
- Pic, M. 1922. Contribution a l'étude des Lycides. L'Echange 407-410: 13-28 hors texte.
- Pic, M. 1926. Malacodermes exotiques. L'Echange 425: 29-30 hors texte.
- Poulton, E.B. 1909. **Charles Darwin and the Origins of Species: Addresses, etc., in America and England in the year of the two anniversaries**. Longmans, Green and Co., London.
- Shelford, R.W.C. 1902. Observations on some mimetic insect and spiders from Borneo and Singapore. Proceedings of the Zoological Society of London 2: 230-284
- Torres, R.F. 2000. Estudos de casos de mimetismo em insetos nos Mananciais da Serra, Piraquara, PR. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil. 59 p.
- Zaragoza-Caballero, S. 1998. Especies nuevas de *Pseudoplateros* (Coleoptera: Lycidae: Platerodini). Anales Instituto de Biología Universidad Autónoma de México - Serie Zoológica 69: 217-224.
- Zaragoza-Caballero, S. 1999. Cantharoidea (Coleoptera) de Mexico. III. El género *Plateros* Bourgeois (Lycidae: Erotinae: Platerodini). Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) 78: 1-71.

ANEXO III

 Zootaxa 2132: 40–52 (2009)
www.mapress.com/zootaxa/
Copyright © 2009 · Magnolia Press

Article

ISSN 1175-5326 (print edition)
ZOOTAXA
ISSN 1175-5334 (online edition)

A revision of the genus *Lycomorphon* (Coleoptera: Lycidae)

ELYNTON ALVES DO NASCIMENTO¹ & MILADA BOCAKOVA²

¹Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP, Av. Bandeirantes, 3900, Monte Alegre, 14040-901, Ribeirão Preto, São Paulo, Brazil. E-mail: elynton@yahoo.com

²Department of Biology, Faculty of Education, Palacky University, CZ-77140 Olomouc, Czech Republic.
E-mail: milada.bocakova@upol.cz

Abstract

The Neotropical genus *Lycomorphon* Pic, 1922 is revised. Eleven species are classified in the genus, six of them are redescribed, five species (*Lycomorphon brasiliense* sp. n., *L. amazonicum* sp. n., *L. bimaculatum* sp. n., *L. bolivianum* sp. n., *L. fulvohumeralis* sp. n.) are proposed as new to science. *Lycomorphon elongaticolle* v. *diversicolle* Pic, 1926 is raised to species status, and *Idiopteron irregularis* is transferred to the genus *Lycomorphon*. The new subgenus *Spinolyctus* sg. n. is proposed within *Lycomorphon*.

Key words: Taxonomy, *Lycomorphon*, new species, new subgenus, Neotropical Region

Introduction

The genus *Lycomorphon* Pic is a group of American lycid tribe Calopterini. *Lycomorphon* together with *Falsocaenia* were described by Pic (1922) as subgenera of *Idiopteron* Bourgeois (1905). Bocakova (2004) raised both *Lycomorphon* and *Falsocaenia* to generic rank. Phylogenetic relationships of Calopterini genus-group taxa were tested by Bocakova (2005) on the basis of morphological characters. These analyses showed *Lycomorphon* to be the most basal split of Acroleptina clade, and close relationships of *Lycomorphon* to *Idiopteron* supposed by Pic (1922) were refuted.

One of remarkable features of all the acroleptin genera (*Lycomorphon*, *Lycinella* Gorham, *Ceratopriomorphus* Pic and *Acroleptus* Bourgeois) is presumed female neoteny, when adults develop reproductive organs while morphology expresses many larval features. Sometimes the females are fully larviform. Although evidence for female neoteny is largely based on the absence of females in collections, and in fact females of acroleptin taxa are unknown. Similarly like in other lycid groups with unknown females, acroleptins are suspected to be wingless or larviform. Known or assumed presence of larviform females caused by female neoteny misled previous authors to suppose close mutual relationships of these taxa (Crowson, 1972, Bocak and Bocakova, 1990). On the contrary to this, the latest molecular analysis of the family Lycidae (Bocak et al., 2008) showed three independent origins of lycid neotenic lineages. Regarding Calopterini the molecular data supported close relationships of fully winged *Calopteron* and one undescribed neotenic genus formerly understood as a member of the leptolycin clade (Miller, 1991). Further, these molecular data support sister group relationships of Calopterini to *Lycus* + *Lycostomus* clade which was proposed on the basis of larval characters by Bocak and Matsuda (2003). Therefore, although *Lycomorphon* was not included in the molecular analysis of Lycidae (Bocak et al. 2008) the analyses showed neotenic groups (e.g. leptolycins) nested within winged lineages, and in this respect supported results of previous morphological analysis (Bocakova 2005), i.e. inclusion of neotenic lineages within Calopterini.

In this work we present a revision of the genus *Lycomorphon*. An undescribed species was lately collected in Brazil. One species was found in the collection of Zoology Museum of São Paulo University, another three undescribed species were found in the collection of the Natural History Museum in Paris together with one

species described in the genus *Idiopteron* Bourgeois (subgenus *Falsocaenia* Pic), and an additional species considered as variation by Pic (1926) that was overlooked by Kleine (1933). Here we provide descriptions of these new species together with redescriptions of all other known *Lycomorphon* species, and we propose new subgenus *Spinolycus* within *Lycomorphon*.

Material and methods

Type specimens of all *Lycomorphon* species were studied. Specimens were examined using an Olympus SZX 12 stereoscopic microscope, with magnification up to 90x, and were illustrated using digital photographs taken with an Olympus Camedia 5060 digital camera. All measurements are in millimeters. Morphology measurements were taken with an ocular micrometer. When the eye outline was not circular the diameter was measured at the widest point, the interocular distances at the narrowest point across the frons. The body width was measured at the humeri in dorsal view. Male genitalia were dissected after the abdomen had been boiled in 10% KOH solution and put into microvials containing glycerin and pinned below the respective specimens.

Collection abbreviations used: MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France; DZUP: Coleção Entomológica Pe. J.S. Moure - Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil; MZSP: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.

Lycomorphon Pic, 1922

(Figs. 1–52)

Lycomorphon Pic, 1922: 25 – subgenus of *Idiopteron*. Type species: *Idiopteron (Lycomorphon) elongaticolle* Pic, 1922 (original designation). Bocakova, 2003: 229 (redescription, raising to generic status).

Diagnosis. Elytra with 3 strong costae, costa 3 weakened to absent. Pronotum trapezoidal (Figs. 1–3), widened backwards, with mostly simple median longitudinal carina in anterior half, bifurcated in posterior half forming longitudinal groove. Antennae almost filiform to serrate, maxillary palpi short to elongate, with terminal palpomere pointed distally, their tips long, sometimes slightly truncate apically. Phallus at most with distal half or third curved dorsally, apex rounded to conical, paramerae usually shorter than half of phallus (Figs. 20–52).

Redescription. Body dark brown. Interocular distance 1.1–1.7 times longer than eye diameter. Antennae filiform to serrate (Figs. 10–19), reaching over elytral midlength. Mandibles arcuate, reduced to strongly reduced, labrum transverse, often apically emarginate. Maxillary palpi short to elongate, with terminal palpomere pointed distally, their tips long, sometimes slightly truncate apically, labial palpi considerably reduced. Pronotum trapezoidal, often as long as wide medially, widest at basal margin, anterior margin arcuately produced forwards, lateral margins elevated, posterior angles acute; with simple median longitudinal carina in anterior half, simple or bifurcated in posterior pronotal half forming longitudinal groove (Figs. 1–3). Anterior thoracic spiracles short, tubular, scutellum widely arcuately emarginate in apical third. Elytra elongate, mostly dark brown, with 3 or 4 costae; sometimes costa 3 present only in median third or totally absent, costa 1 shortened, never reaching elytral apex; reticulate cells largely rectangular to square, sometimes irregular; sutural costae straight to convergent in apical third (Fig. 9). Prosternum triangular, mesosternum trapezoidal, transverse. Abdominal sternum 8 rounded or triangularly emarginate distally, sometimes with three emarginations (Figs. 4–6), sternum 9 elongate, mostly rounded proximally (Fig. 7). Legs slender, very long, flattened, tibiae straight, tarsomere 4 lobed, trochanters long, almost tubular, femora tapered in basal half. Male genitalia with paramerae mostly shorter than half of phallus, teary orifice occupying distal half of phallus (Figs. 20–52). Body length: 5.5–9.2 mm, humeral width: 1.2–2.5 mm. Females unknown.

Distribution: Bolivia, Brazil, Colombia and Peru.

Composition: *Lycomorphon* currently comprises 11 species: *L. amazonicum* sp. n., *L. angusticolle* (Pic, 1922), *L. bolivianum* sp. n., *L. bimaculatum* sp. n., *L. brasiliense* sp. n., *L. diversicolle* (Pic, 1931) stat. n., *L. elongaticolle* (Pic, 1922), *L. fulvohumeralis* sp. n., *L. irregularis* (Pic, 1931) comb. n., *L. nitidum* (Pic, 1926), and *L. opacum* (Pic, 1926).

A key to *Lycomorphon* species

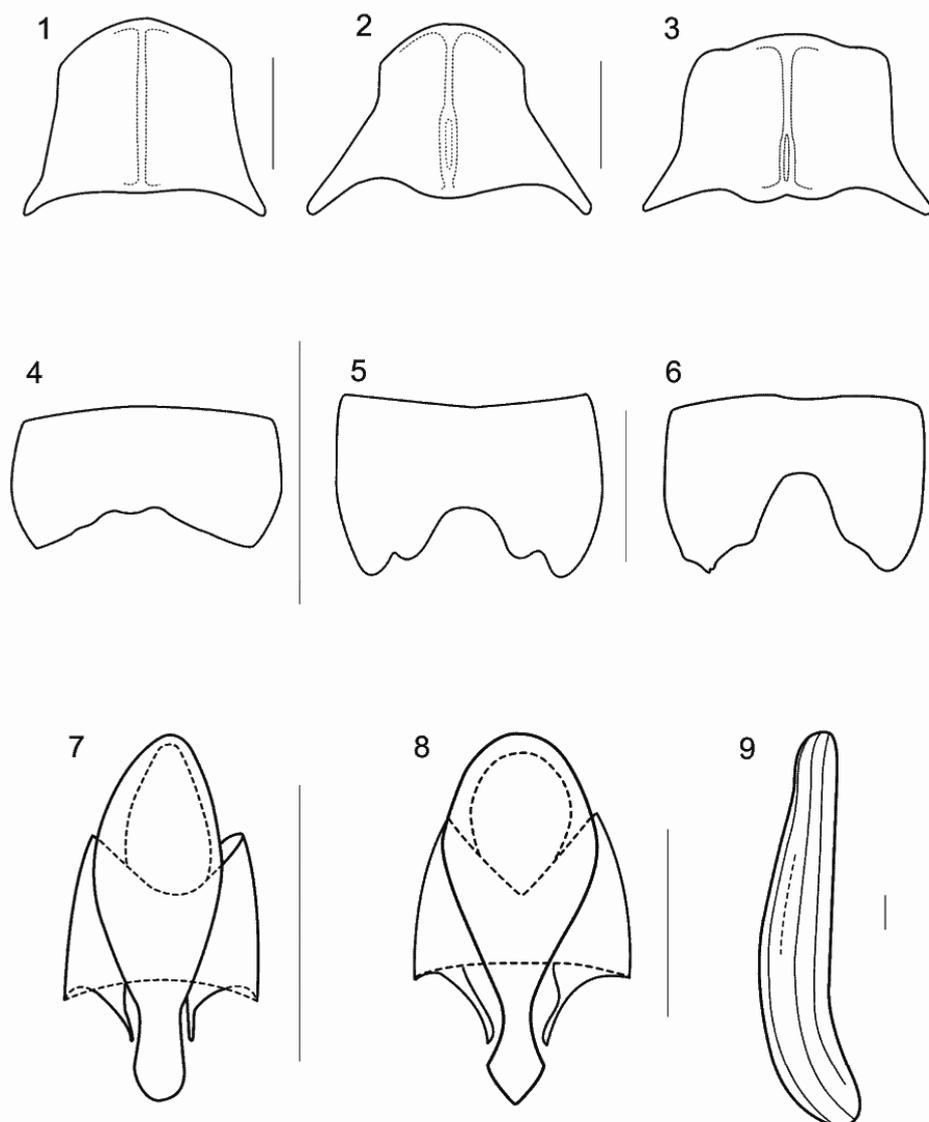
1. Pronotum slightly wider than long medially (Fig. 3), abdominal sternum 8 with three emarginations distally (Fig. 5), phallus elongate, almost fusiform, constricted at paramerae apex in ventral and dorsal views, distal half with spines (Figs. 44–52) 2 (*Spinolycus* sg.n.)
- Pronotum longer than wide medially (Figs. 1–2), phallus straight to slightly constricted at paramerae apex in ventral and dorsal views (Figs. 20–43) 4 (*Lycomorphon* str. s.)
2. Abdominal sternum 8 with median emargination as long as $\frac{1}{2}$ of sternal length (Figs. 5, 6). Phallus rounded apically in ventral and dorsal views, paramerae slightly shorter than half of phallus, phallobase almost square in ventral view (Figs. 47–49) *L. bolivianum* sp. n.
- Abdominal sternum 8 with median emargination deeper than $\frac{1}{2}$ of sternal length, secondary emarginations weak (Fig. 6). Paramerae slightly shorter than third of phallus 3
3. Antennomere 3 slightly longer than 4 (Fig. 17). Median emargination of abdominal sternum 8 as long as half of sternal length. Phallus conical distally in ventral and dorsal views (Figs. 44, 45) *L. brasiliense* sp. n.
- Antennomere 3 as long as 4 (Fig. 19). Median emargination of abdominal sternum 8 as long as $\frac{2}{3}$ of sternal length (Fig. 6). Phallus almost straight distally, phallobase almost hexagonal in ventral and dorsal views (Figs. 50, 51) *L. irregularis* comb. n.
4. Elytra with 3 longitudinal costae, costa 3 entirely absent, reticulate cells rectangular, mostly regular 5
- Elytra with 4 longitudinal costae, costa 3 weakened and absent in apical third 7
5. Antennomere 3 as long as 4 (Fig. 16), phallus with distal half curved dorsally, teary orifice occupying distal $\frac{2}{3}$ of phallus, paramerae as long as half of phallus, phallobase wider than phallus in ventral view (Figs. 41–43) *L. amazonicum* sp. n.
- Antennomere 3 slightly longer than 4, phallus straight dorsally (Figs. 31, 40) 6
6. Abdominal sternum 8 with round emargination distally, paramerae slightly shorter than half of phallus (Figs. 38–40) *L. fulvohumeralis* sp. n.
- Abdominal sternum 8 with triangular emargination distally, paramerae slightly longer than half of phallus (Figs. 29–31) *L. nitidum*
7. Elytral costa 3 present only in median third 8
- Elytral costa 3 present apical $\frac{2}{3}$, paramerae short (Figs. 20–25, 32–34) 9
8. Elytral sutural margins divergent medially, and considerably convergent in apical third (Fig. 9). Proximal portion of abdominal sternum 9 triangular (Fig. 8), paramerae half as long as phallus (Figs. 26–28) *L. opacum*
- Elytral sutural margins slightly convergent in apical third. Proximal portion of abdominal sternum 9 rounded, paramerae slightly longer than half of phallus (Figs. 35–37) *L. bimaculatum* sp. n.
9. Phallus with conical apex, paramerae as long as third of phallus (Figs. 23–25) *L. angusticolle*
- Phallus with rounded apex, paramerae slightly shorter than half of phallus (Figs. 20–22, 32–34), antennomere 3 as long as 4 (Figs. 10, 13) 10
10. Antennomeres parallel-sided (Fig. 10), pronotum considerably widened posteriorly. Phallus slender, narrower than paramerae in ventral view (Fig. 20) *L. elongaticolle*
- Antennomeres with lateral margins rounded (Fig. 13), pronotum slightly widened distally (Fig. 1), phallus almost as wide as paramerae in ventral view (Fig. 32) *L. diversicolle* stat. n.

Lycomorphon elongaticolle (Pic, 1922)

(Figs. 10, 20–22)

Idiopteron (*Lycomorphon*) *elongaticolle* Pic, 1922: 25.

Holotype, male, PERU: ‘Wrang’ (MNHN). **Paratype**, male, PERU: ‘Callanga’ (MNHN).



FIGURES 1–9. (1–3) Pronotum in dorsal view: (1) *Lycomorphon diversicolle*; (2) *L. opacum*; (3) *L. brasiliense*. (4–6) Abdominal sternum 8: (4) *L. bimaculatum*; (5) *L. bolivianum*; (6) *L. irregularis*. (7–8) Terminal abdominal segments in ventral view: (7) *L. nitidum*; (8) *L. opacum*. (9) elytron of *L. opacum*. Scales 0.5 mm.

Diagnosis. Elytra with 4 costae, costa 3 present only in median third. Pronotum widened backwards. Antennomere 3 half as long as 4, parallel-sided. Phallus with distal half curved dorsally, apex rounded. Paramerae slightly shorter than half of phallus.

Redescription. Interocular distance 1.6 times longer than eye diameter. Antennomere 3 as long as half of 4 (Fig. 10). Mandibles reduced, maxillary palpi short. Pronotum trapezoidal, with simple median longitudinal carina. Elytra dark brown with yellow band of variable width in apical third and yellow humeral spots reaching elytral midlength. Each elytron with 4 costae, costa 3 weakened and present only in median third, costa 1 absent apically, reticulate cells square, irregular. Abdominal sternum 8 triangularly emarginate

distally, sternum 9 elongate, rounded proximally and triangular distally. Phallus with distal half curved dorsally, paramerae slightly shorter than half of phallus (Figs. 20–22). Body length: 7–7.5 mm, humeral width: 1.5 mm.

Distribution: Peru.

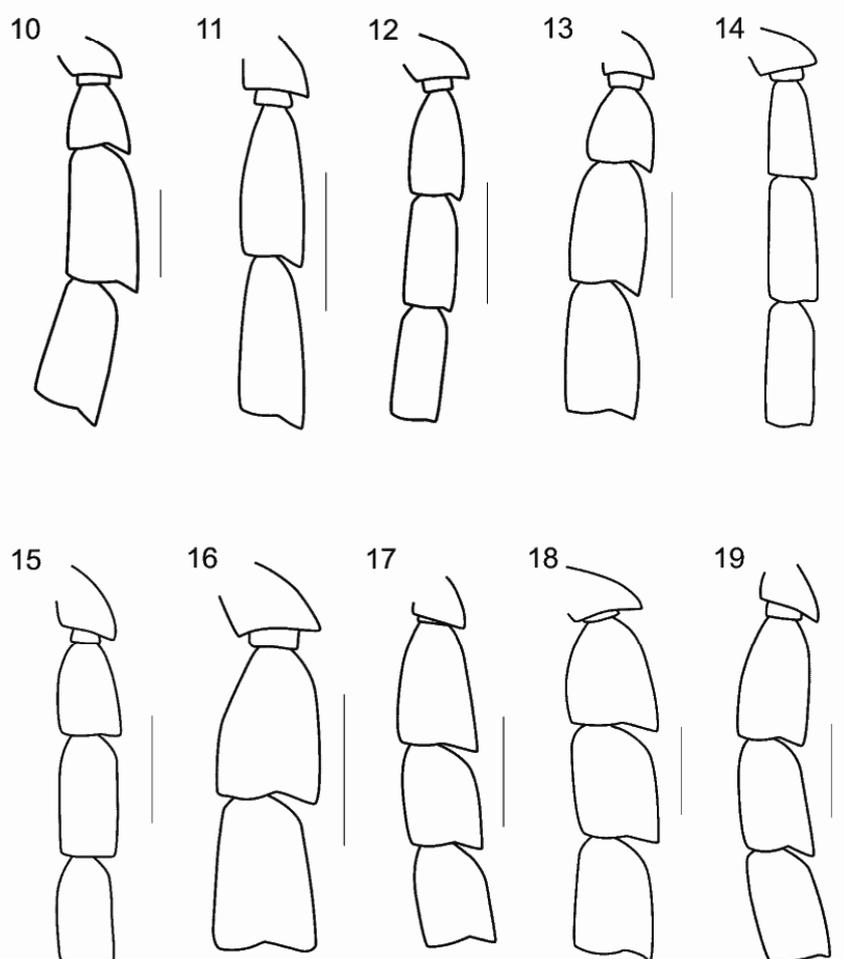
***Lycomorphon angusticolle* (Pic, 1922)**

(Fig. 23–25)

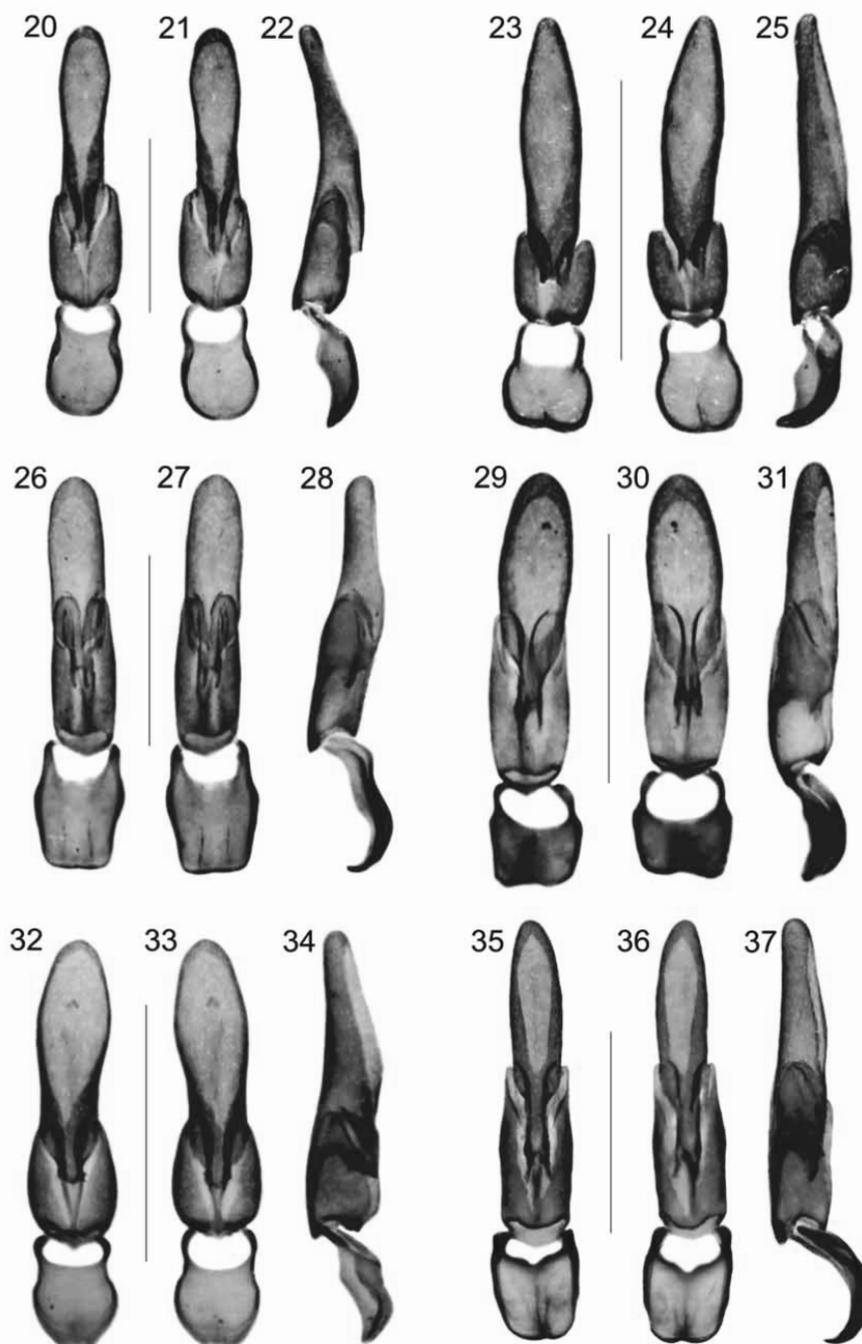
Idiopteron (*Lycomorphon*) *angusticolle* Pic, 1922: 25.

Holotype, male, PERU: ‘San Mateo’ (MNHN).

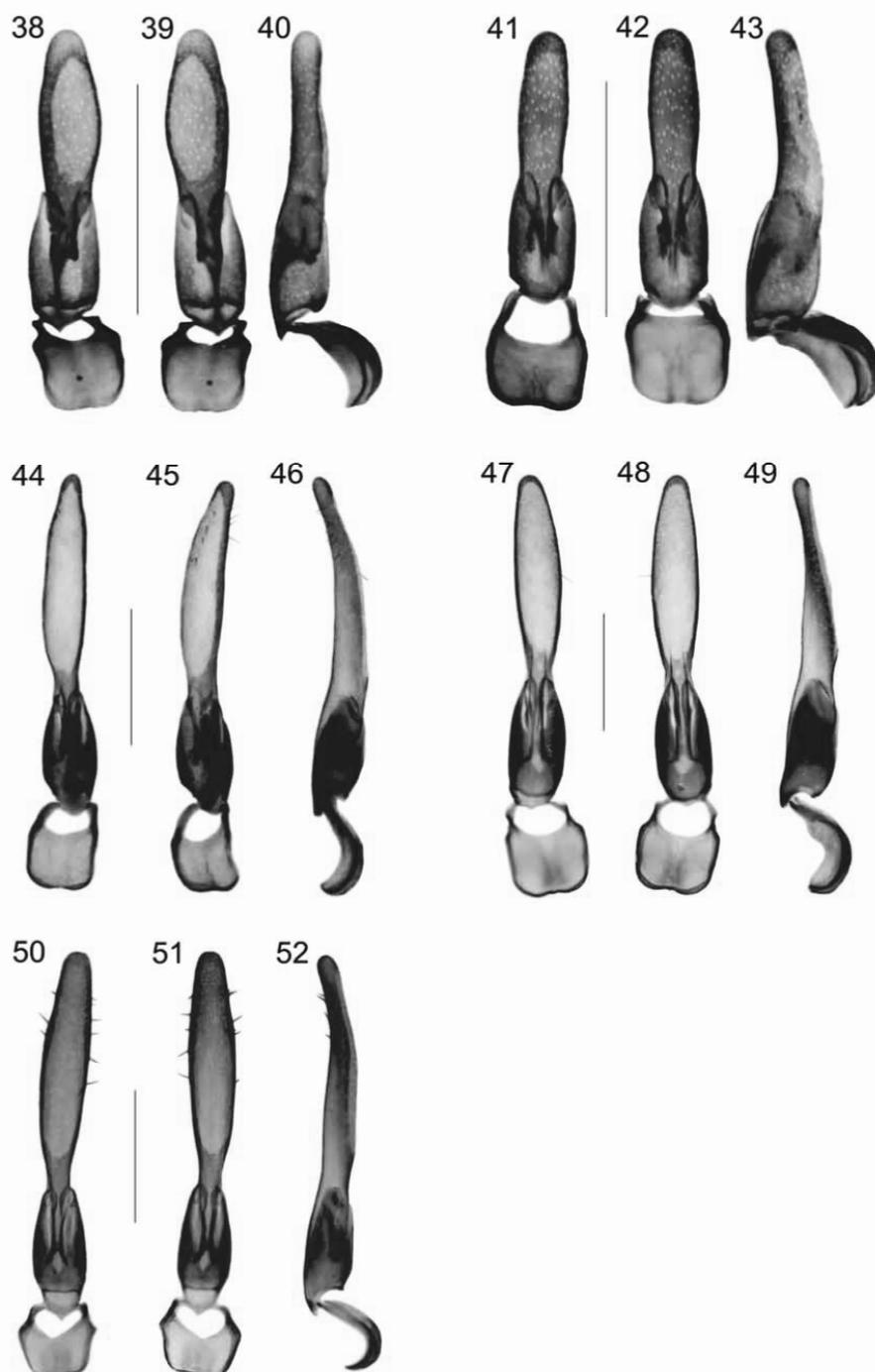
Diagnosis. Elytra with 4 costae, costa 3 absent in apical third. Abdominal sternum 9 triangular proximally. Phallus with conical apex, paramerae length as long as third of phallus.



FIGURES 10–19. Basal antennomeres: (10) *Lycomorphon elongaticolle*; (11) *L. opacum*; (12) *L. nitidum*; (13) *L. diversicolle*; (14) *L. bimaculatum*; (15) *L. fulvohumeralis*; (16) *L. amazonicum*; (17) *L. brasiliense*; (18) *L. bolivianum*; (19) *L. irregularis*. Scales 0.5 mm.



FIGURES 20–37. Male genitalia: (20–22) *Lycomorphon elongaticolle*; (23–25) *L. angusticolle*; (26–28) *L. opacum*; (29–31) *L. nitidum*; (32–34) *L. diversicolle*; (35–37) *L. bimaculatum*. (20, 23, 26, 29, 32, 35) ventral view; (21, 24, 27, 30, 33, 36) dorsal view; (22, 25, 28, 31, 34, 37) lateral view. Scales 0.5 mm.



FIGURES 38–52. Male genitalia: (38–40) *Lycomorphon fulvohumeralis*; (41–43) *L. amazonicum*; (44–46) *L. (Spinolycus) brasiliense*; (47–49) *L. (Spinolycus) bolivianum*; (50–52) *L. (Spinolycus) irregularis*. (38, 41, 44, 47, 50) ventral view; (39, 42, 45, 48, 51) dorsal view; (40, 43, 46, 49, 52) lateral view. Scales 0.5 mm.

Redescription. Interocular distance 1.5 times longer than eye diameter. Mandibles strongly reduced, maxillary palpi short. Pronotum trapezoidal, with simple longitudinal carina, coloration dark brown with lateral regions light brown. Anterior thoracic spiracles more or less elongate, tubular. Elytra dark brown, humeral region and median macula yellow. Each elytron with 4 costae, costa 3 absent in posterior third, reticulate cells almost square, irregular. Abdominal sternum 8 provided with triangular emargination distally, sternum 9 rounded proximally. Phallus with distal half slightly curved dorsally, with conical apex, teary orifice in apical two thirds. Paramerae as long as third of phallus, rounded apically in lateral and ventral view (Figs. 23–25). Body length: 5.9 mm, humeral width: 1.2 mm.

Distribution: Peru

Remarks. The antennae of the holotype are missing.

***Lycomorphon opacum* (Pic, 1926)**

(Figs. 2, 8, 9, 11, 26–28)

Idiopteron (*Lycomorphon*) *opacum* Pic, 1926: 30.

Holotype, male, PERU: ‘Carmen’ (MNHN).

Diagnosis. Elytra black with yellow transverse stripe in apical third. Each elytron with 4 costae, costa 3 present only in median third. Sutural costae considerably convergent in apical third. Abdominal sternum 9 triangular proximally. Paramerae half as long as phallus.

Redescription. Interocular distance 1.5 times longer than eye diameter. Antennomere 3 as long as 4 (Fig. 11). Mandibles strongly reduced, maxillary palpi short, all palpomeres of same length. Pronotum trapezoidal, black, with simple carina in anterior half and slender longitudinal groove in posterior half (Fig. 2). Anterior thoracic spiracles short, tubular. Elytra black with yellow transverse stripe in apical third, sutural costae considerably convergent in apical third (Fig. 9). Each elytron with 3 strong costae, costa 3 considerably weakened, absent in basal and apical thirds, reticulate cells largely rectangular, irregular. Abdominal sternum 8 provided with rounded emargination distally, sternum 9 elongate, triangular proximally and rounded distally (Fig. 8). Male genitalia with distal portion of phallus slightly curved dorsally, teary orifice in terminal half of phallus. Paramerae reaching phallus midlength, rounded apically in lateral and ventral views (Figs. 26–28). Body length: 7.5 mm, humeral width: 1.5 mm.

Distribution: Peru

***Lycomorphon nitidum* (Pic, 1926)**

(Figs. 7, 12, 29–31)

Idiopteron (*Lycomorphon*) *nitidum* Pic, 1926: 30.

Holotype, male, COLOMBIA: ‘Carmen’ (MNHN). Other material: male, COLOMBIA: ‘S Antonio’ (MNHN).

Diagnosis. Each elytron only with 3 longitudinal costae, costa 3 entirely absent, reticulate cells largely rectangular, regular. Phallus straight, paramerae slightly longer than half of phallus length.

Redescription. Interocular distance 1.4 times longer than eye diameter. Antennae almost filiform, antennomere 3 slightly longer than half of 4 (Fig. 12). Mandibles reduced, almost hooked. Pronotum trapezoidal, dark brown, with simple carina in anterior half and longitudinal groove in posterior half. Anterior thoracic spiracles short, tubular. Elytra elongate, convergent in apical third, dark brown with yellow macula in posterior $\frac{3}{4}$, separated from sutural costae. Each elytron with 3 strong longitudinal costae, costa 3 entirely absent, costa 1 missing apically, reticulate cells regular, largely rectangular. Abdominal sternum 8 with

rounded emargination distally. Sternum 9 elongate, rounded proximally, triangular distally (Fig. 7). Phallus straight, teary orifice in distal half of phallus. Paramerae slightly longer than half of phallus length, rounded apically in lateral and ventral views. Phallobase almost transversal (Figs. 29–31). Body length: 5.5–6.2 mm, humeral width: 1.2–1.4 mm.

***Lycomorphon diversicolle* (Pic, 1931) stat. n.**

(Figs. 1, 13, 32–34)

Idiopteron (*Lycomorphon*) *elongaticolle* v. *diversicolle* Pic, 1931: 104.

Holotype, male, BOLIVIA: ‘Germain’ ‘Yungas, Coll. Kraatz’ (MNHN).

Other material: male, PERU: ‘Gb Madre de Dios 500m’ (MNHN).

Diagnosis. Elytra with 4 costae, costa 3 present only in median third. Pronotum only slightly widened distally. Antennomere 3 as long as 4, antennomeres with lateral margins rounded. Phallus broad, weakly narrower than parameral width, paramerae slightly shorter than half of phallus.

Redescription. Interocular distance 1.5 times longer than eye diameter. Antennomere 3 as long as half of 4 (Fig. 13). Mandibles reduced, maxillary palpi elongate, tips slightly truncate. Pronotum trapezoidal, slightly widened distally, provided with simple median longitudinal carina (Fig. 1), lateral margins yellow. Elytra elongate, dark brown, with yellow humeri connected or not in the middle to the transversal band. Sutural costae slightly convergent in apical third. Each elytron with 4 costae, costa 3 absent in posterior third, costa 1 missing apically, reticulate cells square, irregular. Abdominal sternum 8 triangularly emarginate distally, sternum 9 elongate, rounded proximally, triangular distally. Phallus with distal half curved dorsally, teary orifice in distal half. Paramerae slightly shorter than half of phallus length (Figs. 32–34). Body length: 6.5–6.8 mm, humeral width: 1.4 mm.

Distribution: Bolivia, Peru

***Lycomorphon bimaculatum* sp. n.**

(Figs. 4, 14, 35–37)

Holotype, male, COLOMBIA: ‘Aguatal’ (MNHN). **Paratypes:** 2 males, COLOMBIA: ‘Aguatal’; COLOMBIA: ‘S Antonio’ (MNHN).

Diagnosis. Each elytron with 4 longitudinal costae, costa 3 present medially. Phallus almost straight, paramerae slightly longer than half of phallus. Elytral coloration very similar to *L. nitidum*.

Description. Interocular distance 1.7 times longer than eye diameter. Antennae almost filiform, antennomere 3 slightly shorter than 4, antennomere 5 as long as 4 (Fig. 14). Mandibles reduced, almost hooked, maxillary palpi elongate, pointed, tips slightly truncate. Pronotum trapezoidal, dark brown, with simple carina in anterior half and longitudinal groove in posterior half. Elytra elongate, convergent in apical third, dark brown with yellow macula in posterior $\frac{3}{4}$, separated from sutural costae, like in *L. nitidum*. Each elytron with 3 strong longitudinal costae, costa 3 weakened, present only in median third, costa 1 missing apically, reticulate cells irregular, at most rectangular. Abdominal sternum 8 with irregular emargination distally (Fig. 4). Sternum 9 elongate, rounded proximally, triangular distally. Phallus almost straight, slightly curved dorsally, teary orifice in distal half of phallus. Paramerae slightly longer than half of phallus (Figs. 35–37). Body length: 6.3–6.7 mm, humeral width: 1.4–1.5 mm.

Etymology: the name refers to the two elytral maculae.

Distribution: Colombia.

***Lycomorphon fulvohumeralis* sp. n.**

(Figs. 15, 38–40)

Holotype, male, COLOMBIA: 'Hac.Pehlke E.Pehlke S.' 1914 (MNHN).**Diagnosis.** Body dark brown with humeral portions yellow. Eyes protuberant, elytra with 3 longitudinal costae, costa 3 entirely absent, Phallus almost straight, paramerae slightly shorter than half of phallus.**Redescription.** Interocular distance 1.1 times longer than eye diameter. Antennomere 4 slightly longer than 3 and 5 (Fig. 15). Mandibles reduced, maxillary and labial palpi elongate, pointed, maxillary palpi tips slightly truncate. Pronotum trapezoidal, dark brown with lateral margins yellow, median longitudinal carina simple in anterior half, forming longitudinal groove posteriorly. Elytra elongate, dark brown with yellow humeri. Each elytron with 3 costae, costa 3 entirely absent, costa 1 shortened, missing apically, reticulate cells largely rectangular, regular. Abdominal sternum 8 triangularly emarginate distally. Sternum 9 elongate, rounded proximally and distally. Phallus straight dorsally, teary orifice in distal half. Paramerae slightly shorter than half of phallus length (Figs. 38–40). Body length: 6 mm, humeral width: 1.3 mm.**Etymology:** the name refers to the elytral coloration, with humeral portions yellow.**Distribution:** Colombia.***Lycomorphon amazonicum* sp. n.**

(Figs. 16, 41–43)

Holotype, male, BRAZIL: Maturaca, AM 'alto Rio Cauaburi', 28.xii.62–5.i.63. [J. Bechyn col.] (MZSP).**Diagnosis.** Elytra with 3 longitudinal costae, costa 3 entirely absent, dark brown. Phallus with distal half curved dorsally, teary orifice occupying distal $\frac{2}{3}$ of phallus. Phallus as wide as half of phallobase in ventral view. Paramerae as long as half of phallus.**Description.** Interocular distance 1.3 times longer than eye diameter. Antennomere 3 as long as half of 4 (Fig. 16). Mandibles reduced, almost hooked, maxillary palpi elongate, pointed, palpomere 2 as long as 3 and 4 together, palpomere 3 short. Prosternum triangular, narrow distally. Pronotum trapezoidal, 1.4 times wider than pronotal length medially, with simple carina in anterior half and longitudinal groove in posterior half, dark brown, anterior half with yellow macula in both lateral margins. Anterior thoracic spiracles not visible. Elytra elongate, entirely dark brown, each elytron with 3 longitudinal costae, costa 3 absent, reticulate cells irregular, at most rectangular. Abdominal sternum 8 with triangular emargination distally. Sternum 9 elongate, rounded proximally, triangular distally. Phallus with distal half curved dorsally, rounded apically, narrower than paramerae and half of phallobase width in ventral view, teary orifice in distal two thirds of phallus. Paramerae as long as half of phallus (Figs. 41–43). Body length: 6.5 mm, humeral width: 1.6 mm.**Etymology:** the name refers to the species occurrence site.**Distribution:** Brazil, North region, Amazonas state.***Spinolycus* subgen. n.**Type species: *Lycomorphon brasiliense* sp. n. (hereby designated).**Diagnosis.** Pronotum trapezoidal, wider than long, 1.2 to 1.3 times wider medially than pronotal length. Abdominal sternum 8 with three emarginations. Phallus elongate, constricted at the end of paramerae, paramerae always shorter than half of phallus, distal half of phallus provided with spines.**Description.** Interocular distance 1.3 to 1.6 times longer than eye diameter. Antennomere 4 as long as 5 (Figs. 17–19). Mandibles reduced, maxillary and labial palpi elongate, pointed, maxillary palpi tips slightly truncated. Pronotum trapezoidal, 1.2 to 1.3 times wider medially than pronotal length, dark brown with lateral

margins yellow, median longitudinal carina simple in anterior half, forming longitudinal groove posteriorly (Fig. 3). Elytra elongate, each elytron with 3 costae, costa 3 entirely absent, costa 1 shortened, absent apically. Abdominal sternum 8 with three emarginations distally, median emargination as long as $\frac{2}{3}$ of sternal length (Figs. 5–6). Sternum 9 elongate, rounded proximally. Phallus elongate, with distal half curved dorsally, teary orifice in distal two thirds, constricted at the end of paramerae in ventral and dorsal views. Paramerae shorter than half of phallus length, rounded apically in lateral view (Figs. 44–52). Body length: 5.9–9.2 mm, humeral width: 1.5–2.5 mm.

Etymology: Name refers to the presence of spines in distal half of phallus.

Distribution: Bolivia, Brazil, Peru.

Composition: This subgenus comprises 3 species whose descriptions follow.

***Lycomorphon (Spinolycus) brasiliense* sp. n.**

(Figs. 3, 17, 44–46)

Holotype, male, BRAZIL: Ribeirão Preto-SP, Mata Sta. Tereza. 01.xii.2006. [Nascimento E.A., Polegatto C.M. col.]. (MZSP). **Paratype**, same data, 06.i.2006. (DZUP).

Diagnosis. Elytra with 3 longitudinal costae, dark brown with humeral region yellow. Median pronotal width 1.3 times wider than pronotal length. Phallus conical apically, with distal half considerably curved dorsally, paramerae slightly shorter than third of phallus length. Phallobase as wide as paramerae.

Description. Interocular distance 1.4 times longer than eye diameter. Antennomere 3 slightly longer than 4, antennomere 5 as long as 4 (Fig. 17). Mandibles reduced, maxillary and labial palpi elongate, pointed, maxillary palpi tips slightly truncate, labrum straight. Pronotum trapezoidal, 1.3 times wider medially than pronotal length, dark brown with lateral margins yellow, median longitudinal carina simple in anterior half, forming longitudinal groove posteriorly (Fig. 3). Elytra elongate, dark brown with yellow humeri. Each elytron with 3 costae, costa 3 entirely absent, costa 1 shortened, missing apically, reticulate cells largely rectangular, regular. Abdominal sternum 8 rounded, provided with three emarginations distally, median emargination depth half of sternal length, secondary emarginations weak. Sternum 9 elongate, rounded proximally and distally. Phallus with distal half curved dorsally, teary orifice in distal two thirds. Paramerae slightly shorter than third of phallus length, rounded apically in lateral view (Figs. 44–46). Body length: 5.9 mm, humeral width: 1.5 mm.

Etymology: the name refers to the species occurrence site.

Distribution: Brazil, Southeast region, São Paulo state.

Comments: Regarding the two examined specimens, the spines were only found in distal half of phallus of one individual. Therefore, these spines are supposed to be easily broken, but are an important differential character. The holotype will be deposited in MZSP and the paratype will be deposited in DZUP.

***Lycomorphon (Spinolycus) bolivianum* sp. n.**

(Figs. 5, 18, 47–49)

Holotype, male, BOLIVIA ‘Yungas Coll. Kraatz’ (MNHN).

Diagnosis. Elytra with 3 longitudinal costae, yellow with dark brown ornaments. Pronotum 1.2 times wider medially than pronotal length. Phallus rounded apically, with distal half curved dorsally, paramerae slightly shorter than third of phallus length. Phallobase wider than paramerae, almost square in ventral and dorsal views.

Description. Interocular distance 1.6 times longer than eye diameter. Antennomeres 3–5 with same length (Fig. 18). Mandibles reduced, almost L-shaped, maxillary palpi with tips slightly truncate, labrum as long as wide, its anterior margin rounded. Pronotum trapezoidal, 1.2 times wider medially than pronotal length, dark

brown with lateral margins yellow, median longitudinal carina simple in anterior half, forming longitudinal groove posteriorly. Elytra elongate, each elytron yellow with dark brown J-shaped macula from the base of sutural costa to the middle of elytron and with dark brown transversal band in distal quarter. Each elytron with 3 costae, costa 3 entirely absent, costa 1 shortened, missing apically, reticulate cells square to rectangular, irregular. Abdominal sternum 8 rounded with three emarginations distally, median emargination as long as $\frac{1}{3}$ of sternal length (Fig. 5). Sternum 9 elongate, rounded proximally, triangular distally. Phallus with distal half curved dorsally, apex rounded, teary orifice in distal two thirds. Paramerae slightly shorter than half of phallus length, rounded apically in lateral view. Phallobase semicircular in lateral view, almost square in ventral and dorsal views (Figs. 47–49). Body length: 9.2 mm, humeral width: 2.5 mm.

Etymology: the name refers to the species occurrence site.

Distribution: Bolivia.

***Lycomorphon (Spinolycus) irregularis* (Pic, 1931) comb. n.**
(Figs. 6, 19, 50–52)

Idiopteron (Falsocaenia) irregularis Pic, 1931: 34.

Holotype, male, PERU (MNHN).

Diagnosis. Elytra with 3 longitudinal costae, dark brown with yellow humeri and posterior transversal band. Pronotum medially 1.3 times wider than pronotal length. Phallus almost straight apically, distal half curved dorsally. Paramerae slightly longer than third of phallus. Phallobase wider than paramerae, almost hexagonal in ventral and dorsal views.

Redescription. Eyes protuberant, interocular distance 1.3 times longer than eye diameter. Antennomeres 3–5 of the same length (Fig. 19). Mandibles reduced, maxillary and labial palpi elongate, labrum as long as wide, its anterior margin rounded. Pronotum trapezoidal, 1.3 times wider medially than pronotal length, dark brown with lateral margins yellow, median longitudinal carina simple in anterior half, forming longitudinal groove posteriorly. Anterior thoracic spiracles short, tubular. Elytra elongate, dark brown with yellow humeri and transversal band, occupying almost entire posterior half, only tips dark brown. Each elytron with 3 costae, costa 3 entirely absent, costa 1 shortened, missing apically, reticulate cells square, regular. Abdominal sternum 8 with one deep and two shallow emarginations distally, median emargination length $\frac{2}{3}$ of sternal length, secondary emarginations weak (Fig. 6). Sternum 9 elongate, rounded proximally and distally. Phallus with distal third curved dorsally, teary orifice in distal two thirds. Paramerae slightly longer than third of phallus length, rounded apically in lateral view. Phallobase almost transversal, hexagonal in ventral and dorsal views, J-shaped in lateral view (Figs. 50–52). Body length: 7 mm, humeral width: 1.6 mm.

Comments: The species was originally associated in the subgenus *Falsocaenia* of the genus *Idiopteron*. Examination of the holotype showed its close relationships to *Lycomorphon brasiliense*, and therefore, *Idiopteron (Falsocaenia) irregularis* is transferred to the genus *Lycomorphon* (subgenus *Spinolycus*).

Acknowledgements

We would like to thank to the following entomologists and institutions that provided material for this study: T. Deuve and A. Taghavian (MNHN), C. Campaner (MZSP), and C. M. Polegatto for help in the field. This study has been supported by a grant 200535/2008-0 from CNPq, Brazil, grant 206/09/0015 from the Grant Agency of the Czech Republic and by a grant MSM6198959212 of the Ministry of Education of the Czech Republic. The first author also thanks to K. Del Claro for all support and help to get the CNPq grant. The individuals from the new species *L. brasiliense* were collected under IBAMA license n. 13276-1.

References

- Bocak, L. & Bocakova, M. (1990) Revision of the supergeneric classification of the family Lycidae (Coleoptera). *Polskie Pismo Entomologiczne*, 59, 623–676.
- Bocak, L., Bocakova, M., Hunt, T. & Vogler, A.P. (2008) Multiple ancient origins of neoteny in Lycidae (Coleoptera): consequences for ecology and macroevolution. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 2015–2023.
- Bocak, L. & Matsuda, K. (2003) Review of immature stages of the family Lycidae (Insecta: Coleoptera). *Journal of Natural History*, 37, 1463–1507.
- Bocakova, M. (2003) Revision of the tribe Calopterini (Coleoptera, Lycidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38 (3), 207–234.
- Bocakova, M. (2005) Phylogeny and classification of the tribe Calopterini (Coleoptera, Lycidae). *Insect Systematics and Evolution*, 35 (4), 1–11.
- Bourgeois, J. (1905) Les Lycides du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. *Annales de la Société Entomologique de France*, 74, 109–126.
- Crowson, R.A. (1972) A review of classification of Cantharoidea (Coleoptera), with the definition of two new families, Cneoglossidae and Omethidae. *Revista de la Universidad de Madrid*, 21(82), 35–77.
- Kleine, R. (1933) Lycidae Pars 128. In: Junk W, Schenkling S, eds., *Coleopterorum Catalogus auspiciis et auxilio*. Berlin, pp. 145.
- Miller, R.S. (1991) A revision of the Leptolycini (Coleoptera: Lycidae) with a discussion of paedomorphosis. Dissertation, The Ohio State University, Columbus.
- Pic, M. (1922) Contribution a l'étude des Lycides. *L'Echange*, 407–410, 13–28 hors texte.
- Pic, M. (1926) Malacodermes exotiques. *L'Echange*, 425, 29–30 hors texte.
- Pic, M. (1931) Malacodermes exotiques. *L'Echange*, 443, 34 hors texte.
- Pic, M. (1931) Malacodermes exotiques. *L'Echange*, 446, 104 hors texte.

ANEXO IV

A new genus of net-winged beetles from Neotropical Region (Coleoptera: Lycidae)

Elynton Alves do Nascimento⁽¹⁾ & Milada Bocakova⁽²⁾

⁽¹⁾ Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP, Av. Bandeirantes, 3900, Monte Alegre, 14040-901, Ribeirão Preto, São Paulo, Brazil. CNPq researcher, elynton@yahoo.com

⁽²⁾ Department of Biology, Faculty of Education, Palacky University, Purkrabska 2, CZ-77140 Olomouc, Czech Republic, milada.bocakova@upol.cz, corresponding author

Abstract. New genus *Brasilycus* is proposed within the tribe Calopterini. Following new species are described in the genus: *Brasilycus capixabus* n. sp., *B. rondonensis* n. sp., and *B. bolivianus* n. sp., all from South America. Illustrations of diagnostic characters and key to *Brasilycus* are given.

Key words. Taxonomy, Calopterini, new genus, new species, Neotropical Region, Lycidae.

Introduction

The lycid tribe Calopterini is exclusively American, presenting high diversity of species in the Neotropical Region. Calopterins were originally composed of 25 genera (Kleine 1933). Recently, Bocakova (2003) revised Calopterini genus-group taxa and transferred some genera to other lycid subfamilies as well as made some synonymic changes. Bocakova (2003) found calopterins to be composed of 23 genera, although *Cephalolycus* Pic 1926, *Flabellocaenia* Pic 1929, *Macrolycinella* Pic 1922, and *Pseudacroleptus* Pic 1911 were kept in calopterins tentatively as *incertae sedis*.

Phylogenetic relationships of individual calopterin clades were examined by Bocakova (2005) who proposed two new subtribes within the group. Here we present a new genus of Neotropical Calopterini, with description of three new species. The specimens were found in the collections of Department of Zoology of Federal University of Paraná, Curitiba, Brazil and in the Museum of Natural History in Paris, France.

Material and methods

All specimens were examined under an Olympus SZX 12 stereoscopic microscope, with magnification up to 90x, and were illustrated using digital photographs taken with an Olympus Camedia 5060 digital camera. All measurements are in mm. Morphology measurements were taken using an ocular micrometer. When the eye outline was not circular the diameter was measured at the widest point, the interocular distances at the narrowest point. The body width was measured at humeri in dorsal view. Male genitalia were dissected after having been boiled in 10% KOH solution and put into microvials containing glycerin and pinned below the respective specimens. Dorsal habitus of *Brasilycus capixabus* was taken by a Leica DFC500 stereoscopic microscope, with magnification up to 90x, using Leica IM50 software.

Abbreviations: DZUP: Coleção Entomológica Pe. J.S. Moure - Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil; MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Taxonomy

***Brasilycus* n. g.**

Type species: *Brasilycus capixabus* n. sp. (hereby designated).

Diagnosis. *Brasilycus* differs from related Calopterini genera as *Lycomorphon* Pic, 1922 and *Falsocaenia* Pic, 1922 externally in having small and irregular elytral cells, while *Lycomorphon* and *Falsocaenia* show large rectangular to square elytral cells. Pronotum medially wider than pronotal length, with simple longitudinal carina in anterior $\frac{2}{3}$ and longitudinal distally open groove in posterior third. Each elytron with 3 longitudinal costae. Male genitalia with distal half of phallus oval, presenting parameral sulci at midlength, paramerae about half of phallus length.

Description. Eyes small, interocular distance 1.3 to 1.6 times longer than eye diameter. Antennae compressed, serrate, antennomeres 3 to 5 of the same length (Fig 1), reaching elytral midlength. Mandibles reduced, almost hooked, maxillary palpi elongate, tips pointed, sometimes slightly truncate apically. Labrum transverse, with apical emargination. Labial palpi short. Pronotum trapezoidal, widened posteriorly, 1.1 to 1.2 times wider medially than pronotal length, with simple carina in anterior $\frac{2}{3}$ and longitudinal divergent carinae distally forming open groove in posterior third (Fig 2). Scutellum widely emarginate in distal half. Anterior thoracic spiracles short, tubular. Elytra elongate, widened medially, of oval shape, sutural costae slightly divergent medially. Each elytron with 3 strong longitudinal costae, costa 3 absent presenting only basal rudiments, costa 1 missing apically, reticulate cells irregular (Fig 15). Prosternum triangular, mesosternum transverse, more or less triangular to semicircular. Abdominal sternum 8 triangularly emarginate distally, mostly provided with additional shallow emargination on each side (Figs 3-5). Sternum 9 elongate, terminal portion rounded, apex triangular. Legs slender, long, compressed, trochanters tubular, as long as third of femur length, femora tapered in basal half, solely tarsomere 4 lobed. Proximal quarter of trochanters and femora light brown. Phallus oval in distal half, as wide as paramerae

in ventral view, distal half curved to straight dorsally, teary orifice in oval portion of phallus. Phallus provided with lateral sulci at midlength (parameral sulci), the apices of paramerae fit in these sulci. Paramerae slightly longer than half of phallus (Figs 6-14). Body length: 5.8-6.8 mm, humeral width: 1.5-1.8 mm. Females unknown.

Etymology: the name refers to the occurrence site of the type species.

Distribution: Bolivia, Brazil.

Composition: The genus *Brasilycus* described here comprises three species: *B. capixabus*, *B. rondonensis*, and *B. bolivianus*.

Remarks: In comparison to other Calopterini, *Brasilycus* shows strongly different shape of aedeagus provided with parameral sulci, found only in *Falsocaenia*. Due to genitalia shape and other characteristics *Brasilycus* seems to be closely related to *Falsocaenia* and *Lycomorphon* (see Nascimento & Bocakova 2009), and it is supposed to be a member of Acroleptina clade (Bocakova 2005). All specimens of *Brasilycus* in the collections are males (see below). Therefore, it seems that similarly like in other acroleptins *Brasilycus* is another lycid genus with neotenic females which are supposed to be apterous or larviform.

***Brasilycus capixabus* n. sp.**

(Figs 1-3, 6-8)

Type material. Holotype, male, Brazil: Conc. da Barra, ES. 12. vi. 1969. [C. T. & C. Elias leg.] (DZUP).

Diagnosis. *B. capixabus* differs from the other two species in having elytra dark brown with yellow coloration from humeral region to elytral midlength (Fig 15), abdominal

sternum 8 with three emarginations distally (Fig 3) and distal portion of phallus constricted near apex (Fig 6).

Description. Eyes small, interocular distance 1.6 times longer than eye diameter. Antennae serrate, antennomeres 3 to 5 of the same length (Fig 1). Mandibles reduced, almost hooked, maxillary palpi elongate, tips pointed. Labrum transverse, deeply emarginate distally. Palpomere 2 as long as 4, palpomere 3 half as long as 4. Labial palpi reduced, pointed distally. Pronotum trapezoidal, 1.2 times wider medially than pronotal length, dark brown with lateral sides yellow. Pronotal median longitudinal carina simple in anterior $\frac{2}{3}$, bifurcating posteriorly forming longitudinal, distally opened groove (Fig 2). Anterior thoracic spiracles short, tubular. Elytra elongate, slightly divergent medially, dark brown with yellow coloration from humeral region to elytral midlength. Each elytron with 3 strong longitudinal costae, costa 3 entirely absent, costa 1 missing apically, reticulate cells irregular. Prosternum triangular, mesosternum transverse, rather triangular to semicircular. Trochanters tubular, as long as third of femur length. Abdominal sternum 8 with three emarginations distally, median emargination as long as $\frac{1}{3}$ of sternal length (Fig 3). Sternum 9 elongate, rounded proximally, triangular distally. Phallus oval in distal half, constricted apically, distal half curved dorsally, teary orifice in oval portion of phallus (Figs 6-8). Body length: 6.5 mm, humeral width: 1.7 mm.

Etymology: the specific name is the gentile name of the Espírito Santo state, the occurrence site of the species.

Distribution: Brazil, Southeastern region, Espírito Santo state.

***Brasilycus rondonensis* n. sp.**

(Figs 4, 9-11)

Type material. Holotype, male, Brazil: Pimenta Bueno, RO. xi.1969. [M. Alvarenga leg.] (DZUP).

Diagnosis. *B. rondonensis* differs from the following species in having elytra dark brown with humeral portions yellow, mesosternum triangular, trochanters tubular, as long as half of femur length, and male genitalia with phallobase curved ventro-dorsally.

Description. Eyes small, interocular distance 1.3 times longer than eye diameter. Antennae serrate, antennomere 3 to 5 of equal length. Mandibles reduced, almost hooked, maxillary palpi elongate, slightly truncate distally. Labrum transverse, apically emarginate. Palpomere 2 as long as 4, palpomere 3 slightly shorter. Labial palpi reduced. Pronotum dark brown with lateral sides yellow, trapezoidal, 1.1 times wider than long medially, provided with simple longitudinal carina in anterior $\frac{2}{3}$ and longitudinal distally open groove in posterior third. Anterior thoracic spiracles short, tubular. Elytra elongate, slightly divergent medially, dark brown, humeral portions yellow. Each elytron with 3 strong longitudinal costae, costa 3 entirely absent, costa 1 missing apically, reticulate cells irregular. Prosternum triangular, mesosternum transverse, triangular. Abdominal sternum 8 with triangular emargination distally and minute secondary emarginations (Fig 4). Sternum 9 elongate, rounded proximally, triangular distally. Trochanters tubular, as long as half of femur length. Phallus with distal half straight dorsally, oval, teary orifice in oval portion of phallus. Lateral inner margins of parameral sulci separated in ventral view. Phallobase curved ventro-dorsally (Figs 9-11). Body length: 5.8 mm, humeral width: 1.5 mm.

Etymology: the name refers to species occurrence site.

Distribution: Brazil, Northern region, Rondônia state.

***Brasilycus bolivianus* n. sp.**

(Figs 5, 12-14)

Type material. Holotype, male, Bolivia (MNHN).

Diagnosis. *B. bolivianus* differs from *B. rondonensis* in having elytra dark brown with yellow coloration in humeral region and median transversal band, mesosternum semicircular, trochanters tubular, as long as third of femur length, abdominal sternum 8 with triangular emargination distally, and phallobase almost straight dorsally in lateral view.

Description. Eyes small, interocular distance 1.6 times longer than eye diameter. Antennae serrate, antennomere 3 to 5 of equal length. Mandibles reduced, almost hooked, maxillary palpi elongate. Labrum transverse, with apical emargination. Palpomere 2 as long as 4, palpomere 3 small, half as long as 4. Labial palpi reduced, pointed distally. Pronotum dark brown, with lateral sides yellow, trapezoidal, 1.1 times wider than long medially. Pronotal median longitudinal carina in anterior $\frac{2}{3}$, simple, bifurcate in posterior third forming longitudinal distally open groove. Anterior thoracic spiracles short, tubular. Elytra elongate, slightly divergent medially, dark brown with yellow coloration in humeral region and median transversal band. Each elytron with 3 strong longitudinal costae, costa 3 totally absent, costa 1 missing apically, reticulate cells irregular. Prosternum triangular, mesosternum transverse, almost triangular to semicircular. Abdominal sternum 8 with triangular emargination distally (Fig 5). Sternum 9 elongate, rounded proximally, somewhat triangular distally. Trochanters tubular, as long as third of femur length. Phallus oval in distal half, slightly constricted apically, distal half almost straight dorsally, teary orifice in oval portion of phallus. Lateral inner margins of parameral sulci joined in ventral view. Phallobase almost

straight dorsally in lateral view (Figs 12-14). Body length: 6.8 mm, humeral width: 1.8 mm.

Etymology: the name refers to species occurrence site.

Distribution: Bolivia.

Key to species of *Brasilycus*

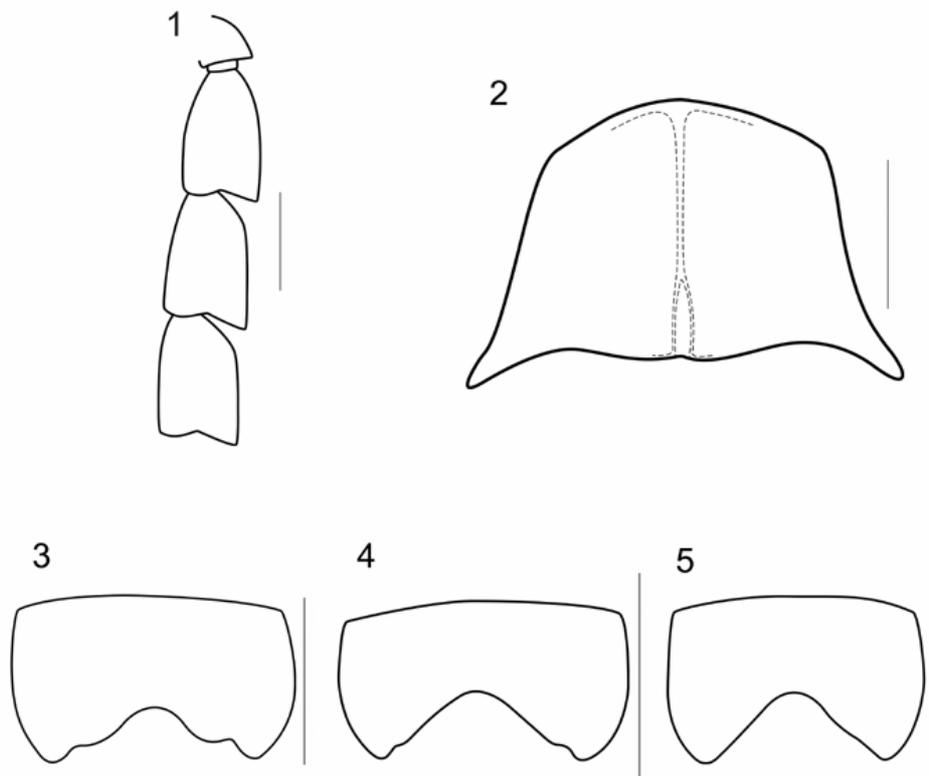
1. Elytra largely dark brown, with long yellow humeral stripe reaching elytral midlength, abdominal sternum 8 with three emarginations distally, median emargination deep, as long as 1/3 of sternal length (Fig 3). Phallus apically constricted in ventral view, distal half curved dorsally (Figs 6, 8) *B. capixabus* n. sp.
 - Yellow elytral humeral spots small, restricted to humeri, abdominal sternum 8 provided with triangular emargination distally, sometimes with minute secondary emarginations (Figs 4, 5). Phallus with distal half almost straight dorsally (Figs 11, 14).....2
2. Elytra dark brown with yellow humeral portions. Trochanters tubular, as long as half of femur length. Phallus with distal half straight dorsally, lateral inner margins of parameral sulci separated in ventral view, phallobase curved ventro-dorsally in lateral view (Figs 9-11) *B. rondonensis* n. sp.
 - Elytra dark brown with yellow humeral spots and transverse stripe in elytral midlength. Trochanters tubular, as long as third of femur length. Phallus with distal half almost straight dorsally, lateral inner margins of parameral sulci joined in ventral view, phallobase almost straight dorsally in lateral view (Figs 12-14) *B. bolivianus* n. sp.

Acknowledgements

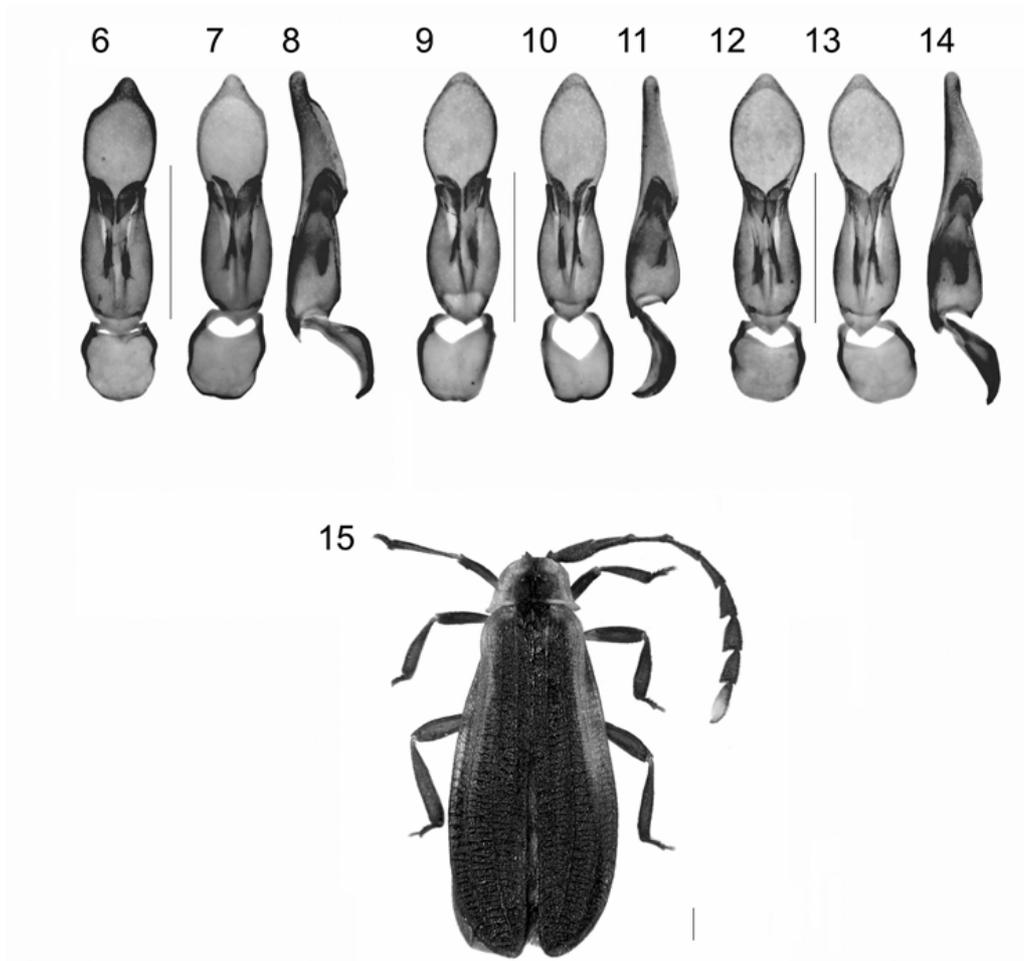
We would like to thank to L.M. Almeida (DZUP), T. Deuve and A. Taghavian (MNHN) who provided us with material of *Brasilycus*. We also are obliged to V. L. Imperatriz-Fonseca (FFCLRP-USP) who enabled us to use LeicaDFC500 photographic equipment. This study has been supported by a grant 200535/2008-0 from CNPq, Brazil, and by a grant 206/09/0015 from the Grant Agency of the Czech Republic.

REFERENCES

- Bocakova M. 2003. Revision of the tribe Calopterini (Coleoptera, Lycidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **38** [3]: 207-234.
- Bocakova M. 2005. Phylogeny and classification of the tribe Calopterini (Coleoptera, Lycidae). *Insect Systematics and Evolution*. **35** [4]: 1-11.
- Kleine R. 1933. *Lycidae Pars 128*. In: Junk W, Schenkling S, eds., *Coleopterorum Catalogus auspiciis et auxilio*. Berlin, pp. 145.
- Nascimento E. A. & M. Bocakova 2009. A revision of the genus *Lycomorphon* (Coleoptera: Lycidae). *Zootaxa* 2132: 40-52.



Figs 1-5. (1-2) *Brasilycus capixabus*: (1) Basal antennomeres; (2) Pronotum in dorsal view. (3-5) Abdominal sternum 8: (3) *B. capixabus*; (4) *B. rondonensis*; (5) *B. bolivianus*. Scales 0.5 mm.



Figs 6-15. (6-14) Male genitalia: (6-8) *Brasilycus capixabus*; (9-11) *B. rondonensis*; (12-14) *B. bolivianus*. (6,9,12) ventral view; (7,10,13) dorsal view; (8,11,14) lateral view. (15) dorsal habitus of *B. capixabus*. Scales 0.5 mm.

ANEXO V**Review of the Neotropical genus *Cartagonum* (Coleoptera: Lycidae)****Elynton Alves do Nascimento**

Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Av. Bandeirantes, 3900, Monte Alegre, 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brazil.

CNPq researcher. elynton@yahoo.com.

Milada Bocakova¹

Department of Biology, Faculty of Education, Palacky University, Purkrabska 2, CZ-77140 Olomouc, Czech Republic. milada.bocakova@upol.cz.

¹Corresponding author (e-mail: milada.bocakova@upol.cz).

Abstract - We review the Neotropical genus *Cartagonum* Pic, redescribing *C. bernardi* Pic and describing two new species, *Cartagonum apiuba* sp.n. and *Cartagonum mayense* sp.n. New collection records, a key to species, and illustrations of somatic and genitalic characters are provided. Species of *Cartagonum* are now known to be distributed from Colombia to southern Mexico and southeastern Brazil.

Introduction

Originally described from Colombia, the genus *Cartagonum* Pic (Coleoptera: Lycidae) is known only from the Neotropics. Because the initial description (Pic 1922) was extremely brief, Bocakova (2003) redescribed the genus, represented by a single

species, and presented diagnostic characters. Bocakova (2003) suggested a close relationship between *Cartagonum* and *Idiopteron* Bourgeois. Later, morphology-based cladistic analysis of Calopterini affiliations (Bocakova 2005) supported inclusion of *Cartagonum* in the Calopterina clade but did not resolve sister group relationships. Possible sister groups include *Calopteron* Guerin-Meneville and the clade *Leptoceteles* Green + (*Caenia* Newman+ *Idiopteron*). Beginning with *Lycomorphon* Pic, Nascimento and Bocakova (2009) have started to revise individual Calopterini genera.

Here we provide a review of *Cartagonum* and propose two new species, one from Brazil, the other from Mexico, for a total of three species now included in the genus. We present the first description of *Cartagonum* females, providing data that can help to resolve phylogenetic relationships within Calopterina. The new species represent the first records of the genus outside of Colombia.

Material and methods

Type specimens were examined using a Leica DFC500 stereoscopic microscope at magnification up to 90x. Digital images of male genitalia and other characters were made with an attached camera and Leica IM50 software. For preparation of figures, the digital images were either used directly (male genitalia) or as templates for inked drawings (other characters). Morphological measurements were made with the aid of a squared-grid ocular reticle; all measurements are in millimeters. Where eyes were not circular, eye diameter was measured at the widest point; interocular distances were measured at the narrowest point across the frons. Body width was measured at the humeri in dorsal view. Male genitalia were dissected from abdomens after boiling in 10% KOH solution and then, after examination, placed in glycerin in microvials pinned below the respective specimens.

Following is a list of collection acronyms used in this paper. DZUP: Coleção Entomológica Pe. J.S. Moure, Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil; LMBC: L. Bocak and M. Bocakova collection; MZSP: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil; NMPC: The National Museum, Praha, Czech Republic.

Taxonomy

***Cartagonum* Pic, 1922**

Cartagonum Pic, 1922: 25. Type species: *Cartagonum bernardi* Pic, 1922 (by monotypy).

Diagnosis

Terminal palpomeres of maxillary and labial palps with apical sharpening in ventral view. Pronotum with median longitudinal carina, each elytron with 3-4 strong costae, costa 3 shortened or sometimes discontinuous medially, costa 1 absent in apical half, secondary costae absent. Lateral pronotal margins and elytral costa 4 continuous. Parameres $3/5-2/3$ as long as phallus. *Cartagonum* differs from *Idiopteron* in having broad terminal maxillary palpomere and male genitalia with parameres strongly tapered in apical half. *Cartagonum* can be distinguished from *Calopteron* by pronotum almost square (trapezoidal in *Calopteron*) and lateral margins of pronotum and elytral costae 4 parallel (divergent posterad in *Calopteron*); *Cartagonum* also presents elongate terminal maxillary palpomeres (transverse in *Calopteron*).

Redescription

Head with small eyes, largely covered by pronotum, interocular distance 1.3-1.8 x longer than eye diameter. Antennae flattened, reaching beyond elytral midlength, male and female antennae moderately serrate, parallel sided in some, male antennomere 4 as

long as 5, 1.6 x longer than 3 (Figs. 2, 3), female antennomere 4 as long as 5, 1.3 x longer than 3. Mandibles slender, straight basally, abruptly bent beyond middle to almost hooked (Figs. 21, 22), jointly forming shape of numeral “3”, labrum transverse, anterolateral angles and median emargination rounded. Maxillary palpi stout, short, terminal palpomere widest of all segments, tapered apically (Fig. 4). Labial palpi reduced, stout, and short (Fig. 20), terminal palpomere with minute lenticular aperture apically (Fig. 28). Pronotum transverse (Fig. 1), inconspicuously widest basally, with median longitudinal carina, anterior margin slightly produced forwards in median portion. Lateral margins elevated, posterior angles sharp, divergent posterad. Scutellum oblong, arcuately emarginate in apical third. Elytra elongate, moderately widened apically, about 3.1 – 3.7x longer than humeral width, tips lanceolate to rounded (Figs. 25, 26). Each elytron with 3 or 4 costae, costa 3 shortened or sometimes discontinuous medially, costa 1 absent at least in distal quarter. Secondary costae absent, reticulate cells irregular, transverse. Sutural costae divergent apically. Lateral margins of pronotum and costa 4 aligned in parallel. Prosternum and mesosternum trapezoidal, metasternum with median suture (Fig. 23), wing venation with CuA_1 weak or absent, AA_{3+4} absent (Fig. 27). Abdominal sternum 8 with shallow arcuate distal emargination (Fig. 5), male sternite 9 elongate, rounded apically (Fig. 6). Legs stout, laterally compressed, tibiae straight, laterally widened at 3/4, acuminate apically (Fig. 24), trochanters elongate, triangular, 1/3 to 1/2 as long as femur (Fig. 23). Male genitalia with phallus apically rounded to emarginate (Figs. 10-18), each lateral margin with rounded projection medially (Fig. 13). Parameres 3/5 -2/3 as long as phallus, sometimes constricted before apex. Ventral and dorsal fusion of parameres narrow. Female sternite 9 trapezoidal, slightly emarginate distally (Fig. 9). Female genitalia with valvifers basally fused, forming medial bridge, narrower than coxites in ventral view (Figs. 7-8).

Coxites arcuate, distant medially with inner margins strongly emarginate medially. Styli tubular, half as long as valvifers (Figs. 7-8). Body length: 5.5 – 8.9 mm, humeral width: 1.4 - 2.4 mm.

Distribution

Neotropical Region.

Composition

Cartagonum is currently composed of 3 species: *C. apiuba* **sp.n.**, *C. bernardi* Pic, and *C. mayense* **sp.n.**

Comments

The phylogenetic position of the genus *Cartagonum* is controversial (Bocakova 2005). Although external morphological characters (absence of secondary elytral costae) suggest a close relationship of *Cartagonum* and *Idiopteron*, female genitalic characters (inner margins of the coxites strongly emarginate medially and shape of valvifers) support a close relationship with *Calopteron*. Similarly, recent dissection of a wide range of *Calopteron* male genitalia (unpublished data) supports a close relationship with *Calopteron*.

However, the monophyly of *Cartagonum* seems to be clearly supported. All *Cartagonum* species share the following synapomorphies: 1) inner margin of terminal palpomeres of maxillary and labial palps with lenticular aperture (Fig. 28), 2) lateral margin of phallus provided with rounded projection medially (Fig. 13), and 3) parallel alignment of lateral margins of pronotum and costa 4 (Fig. 19). Within Lycidae, these characters appear to be unique to *Cartagonum*. Other possible apomorphies of *Cartagonum* are shortened or obsolete elytral costae 1 and 3 (costa 1 absent in apical quarter to half, costa 3 present only in basal $\frac{1}{4}$, or absent in median portion).

Cartagonum bernardi Pic, 1922

Figs. 10-12, 26

Type material

Holotype, male, COLOMBIA: 'Cartago, f. Bernard' (MNHN).

Diagnosis

Cartagonum bernardi differs from other *Cartagonum* species in the combination of the following elytral and genitalic characters: elytra uniformly dark yellow, tips lanceolate, with 3 strong longitudinal costae, costa 3 present only in humeral region; parameres with internal margins gradually divergent apically with shallow emargination before apex, slightly longer than $\frac{1}{2}$ length of phallus.

Redescription

Interocular distance 1.6 x longer than eye diameter. Mandibles abruptly bent beyond midlength, apices decussate (Fig. 22). Maxillary palpi of oval profile. Palpomere 1 short, $\frac{1}{4}$ length of 2, palpomere 4 about 2.3 x longer than 3 and 1.2 x longer than 2. Pronotum dark brown with sides yellow, trapezoidal, 1.3 x wider than long medially, with simple medial longitudinal carina. Elytra 3.5 x longer than humeral width, apex lanceolate (Fig. 26), dark yellow. Elytra with residual costa 3 present at humeral portion, costa 1 absent in distal half. Trochanters toroidally triangular, $\frac{1}{3}$ length of femur. Male genitalia with phallus apically rounded, somewhat triangular in ventral view. Parameres $\frac{3}{5}$ length of phallus, internal margins gradually divergent apically with shallow emargination before apex (Figs.10-12). Female unknown. Body length: 5.5 mm, humeral width: 1.4 mm.

***Cartagonum mayense* sp.n.**

Figs. 3, 7, 9, 16-18, 20, 22-24, 27

Type material

Holotype, male, MEXICO: Chiapas, Palenque, 30.x.1978 [E. Heiss col.], (LMBC); paratypes: same data, 2 males (LMBC, MZSP), 1 female (LMBC).

Etymology

Species named in honor of the ancient Mayan civilization that lived in the region of the species occurrence.

Diagnosis

Cartagonum mayense differs from *C. bernardi* in the following characters: elytral coloration dark brown with yellow humeral spots, elytral tips rounded, male genitalia with inner margins of parameres divergent in apical half, and phallus apically rounded. Elytra with 3 strong longitudinal costae, costa 1 absent in apical quarter, costa 3 present basally and at elytral $\frac{3}{4}$, apex rounded. Parameres almost straight dorsally in lateral view. Phallus rounded apically. Female genitalia lyriform, length of styli $\frac{1}{2}$ coxite length, valvifers basally flattened and fused.

Description. Male interocular distance 1.3-1.5 x longer than eye diameter. Female interocular distance 1.5 x longer than eye diameter. Male antennomere 4 as long as 5, 1.6 x longer than 3, parallel sided (Fig. 3). Female antennomere 4 as long as 5, 1.3 x longer than 3, parallel sided. Mandibles abruptly bent beyond middle (Fig. 22), maxillary palpi elongate, palpomere 1 short, palpomere 2 2.1 x longer than 3 and 1.4 x longer than 4. Labial palpi reduced (Fig. 20). Pronotum yellow, slightly darker

medially, trapezoidal, 1.2-1.3 x wider than long medially in male, female pronotum 1.3 x wider than long medially, both with simple longitudinal carina. Elytra elongate, sutural costae slightly divergent apically, apex rounded, dark brown, humeral portions yellow. Each elytron with 3 strong longitudinal costae, costa 1 absent in apical quarter, costa 3 present basally and at elytral $\frac{3}{4}$. Male abdominal sternite 8 with slightly rounded emargination in distal portion. Male abdominal sternite 9 rounded proximally, triangular distally. Trochanters somewhat triangular, $\frac{1}{3}$ as long as femur length. Male genitalia: parameres almost straight dorsally in lateral view, basally as wide as phallobase in ventral view, inner margins slightly divergent in distal half in dorsal view, $\frac{2}{3}$ as long as phallus. Parameres almost straight in dorsal view, broader basally. Phallus rounded apically, phallobase sub-square distally in dorsal view (Figs 16-18). Female genitalia lyriform (Fig. 7), length of styli $\frac{1}{2}$ coxite length, valvifers basally flattened and fused, coxites stout, 1.6 x wider than valvifers width. Body length: male - 5.8-6.8 mm, female - 7.9 mm; humeral width: male - 1.5-1.9 mm, female - 2.2 mm.

Distribution

Mexico, Chiapas.

Remarks

The holotype will be deposited in NMPC.

Cartagonum apiuba n. sp.

Figs. 1-2, 4-6, 13-15, 19, 25

Type material

Holotype, male, BRAZIL: Ribeirão Preto-SP, 'Mata Sta. Tereza-EERP', 01.xii.2007 [E.A. Nascimento & C.M. Polegatto col.] (MZSP); paratypes, 3 males, same data, 03.xi.2006. (MZSP); 1 male, 1 female, same data, 01.xii.2007 (DZUP).

Etymology

The species name *apiuba* is derived from the Tupi language (*apií* - slender, *iuba* - yellow) and refers to the slender yellow spot in humeral region.

Diagnosis

Cartagonum apiuba differs from both species above in having elytra with 4 strong longitudinal costae and costae 1 and 3 absent in apical quarter; also, these costae in *C. bernardi* and *C. mayense* are shorter (Figs. 25, 26). *Cartagonum apiuba* can be further distinguished from the other two species by the parameres strongly arcuate dorsally in lateral view (Fig. 15), outer margins of parameral apices divergent in dorsal view (Figs. 13-15), phallus sometimes emarginate apically, and phallobase evenly arcuate basally.

Description

Male interocular distance 1.4-1.8 x longer than eye diameter, female interocular distance 1.8 x longer than eye diameter. Antennomere 4 as long as 5 in both sexes, male antennomere 4 1.4-1.5 x longer than 3, female antennomere 4 1.3 x longer than 3. Mandibles slender, almost hooked (Fig. 21), maxillary palpi elongate, palpomere 1 short, $\frac{1}{4}$ x as long as 2, palpomere 4 about 2.5 x longer than 3 and 1.3 x longer than 2 (Fig. 4). Pronotum dark brown with lateral sides yellow, trapezoidal, 1.3-1.4 x wider than long medially, with simple longitudinal carina (Fig. 1). Elytra elongate, sutural costae slightly divergent at apical third, apex rounded, dark brown, humeral portions yellow. Each elytron with 4 strong longitudinal costae, costae 1 and 3 absent in apical quarter (Fig. 25). Abdominal sternite 8 with median triangular emargination distally, nearly $\frac{1}{2}$ as long as sternal length (Fig. 5). Abdominal sternite 9 rounded proximally, triangular distally (Fig. 6). Trochanters $\frac{1}{3}$ as long as femur. Male genitalia with phallus

emarginate distally, apical half of phallus straight in lateral view. Parameres strongly curved dorsally in lateral view, widest medially, considerably wider than phallus and 1.2 x wider than phallobase in dorsal view, apical quarter and base narrowed, external margins divergent apically in dorsal view, 0.55 x as long as phallus. Phallobase proximally rounded (Figs. 13-15). Female unknown. Body length: male: 6.3-7.7 mm, female: 8.9 mm; humeral width: male: 1.7-2.0 mm; female: 2.4 mm.

Distribution

Brazil, Southeastern region, São Paulo state.

Remark

This species shows some morphological variation. The type series consists of two morphotypes. Morphotype 1 (represented by the holotype and 2 paratypes) has parameres strongly arcuate dorsally in lateral view (Fig. 15), outer margins of their apices divergent in dorsal view, phallus with apical emargination, and phallobase evenly arcuate basally. Morphotype 2 (represented by another 2 paratypes) has parameres only slightly curved dorsally in lateral view, phallus not emarginate apically in dorsal view, and phallobase sub-square at base, with proximal emargination.

Discussion of species delimitation

Regarding common morphological characters, two clades of *Cartagonum* species are apparent, one formed by *C. apiuba*, the other by the closely related species (*C. bernardi* + *C. mayense*). *Cartagonum apiuba* is easily distinguishable from the other two species by body coloration and shape of the male genitalia (Figs. 10-18). The differences between male genitalia of *C. bernardi* and *C. mayense* are less conspicuous but still distinct, and these characters do not vary in examined specimens. Because of these

factors and the variety of other distinguishing characters (different colour pattern, arrangement of elytral costae, and mouth-part morphology as well as the long distances separating the ranges of the two species) we consider *C. bernardi* and *C. mayense* to be distinct and separate species. Moreover, *Cartagonum* species are sluggish flyers, which may enhance species separation through low long-distance gene-flow.

Key to *Cartagonum* species

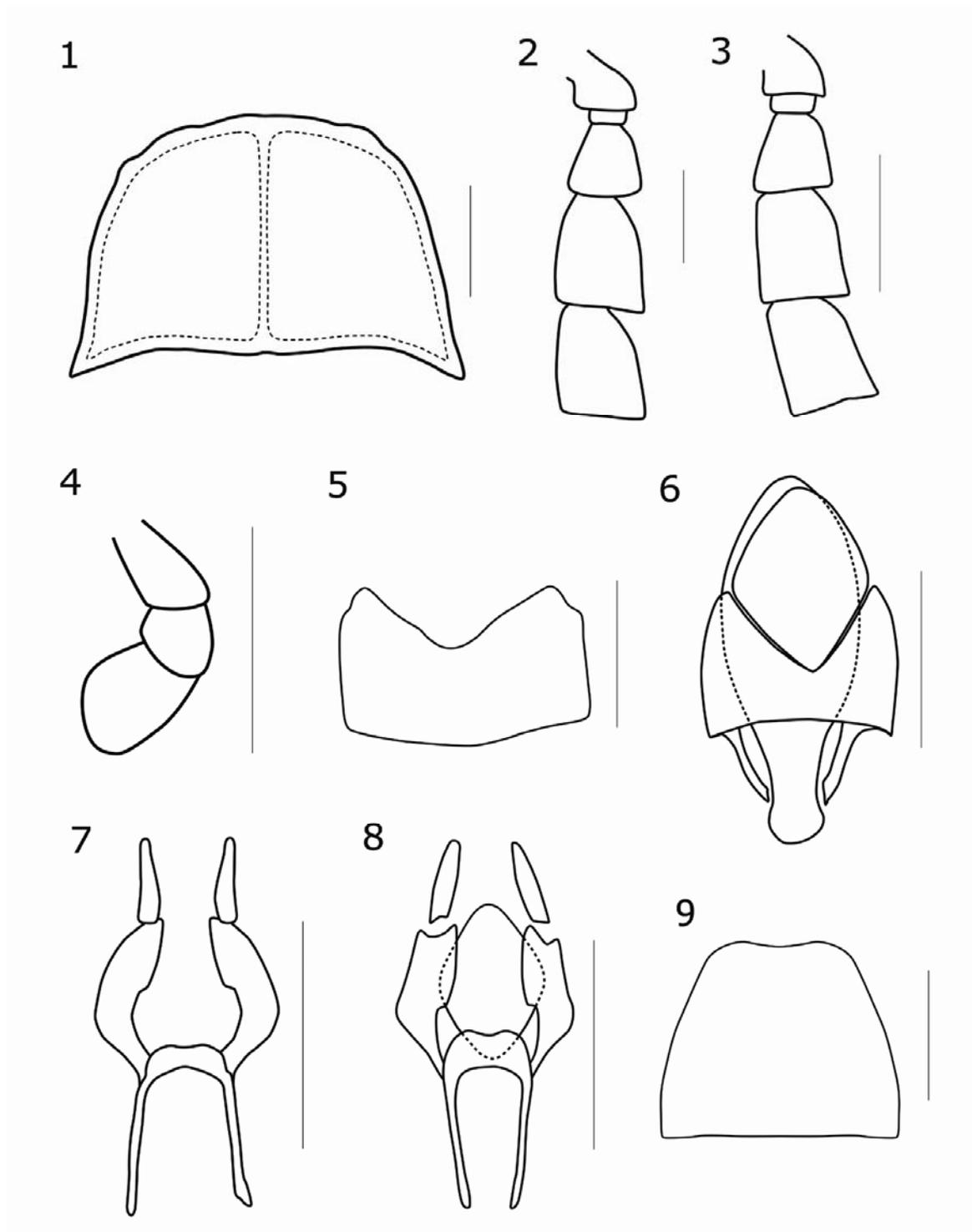
1. Each elytron with 4 strong longitudinal costae, costae 1 and 3 absent in apical quarter (Fig. 25). Mandibles almost hooked (Fig.21). Parameres widest medially in dorsal view, slightly longer than half of phallus, with external margins arcuate in dorsal view and strongly curved dorsally in lateral view (Figs. 13-15) *C. apiuba* sp.n.
- Elytra with 3 strong longitudinal costae, costa 3 strongly shortened, present in basal $\frac{1}{4}$ and sometimes also in apical $\frac{1}{4}$, always absent in median portion (Fig. 26). Mandibles abruptly bent beyond middle (Fig. 22). Parameres long, broadest basally, with external margins almost straight (Figs. 10, 16) in dorsal view and only slightly curved dorsally in lateral view (Figs. 12, 18)2
2. Elytral tips rounded, costa 3 present in basal and apical $\frac{1}{4}$, absent in median portion. Phallus rounded apically, inner margins of parameres slightly divergent at apical half in dorsal view (Fig. 17)..... *C. mayense* sp.n.
- Elytral tips lanceolate (Fig. 26), costa 3 present only in basal $\frac{1}{4}$. Phallus somewhat triangular apically (Fig. 11), inner margins of parameres gradually divergent at apical third and slightly emarginate before apex in dorsal view (Fig. 11) *C. bernardi* Pic

Acknowledgements

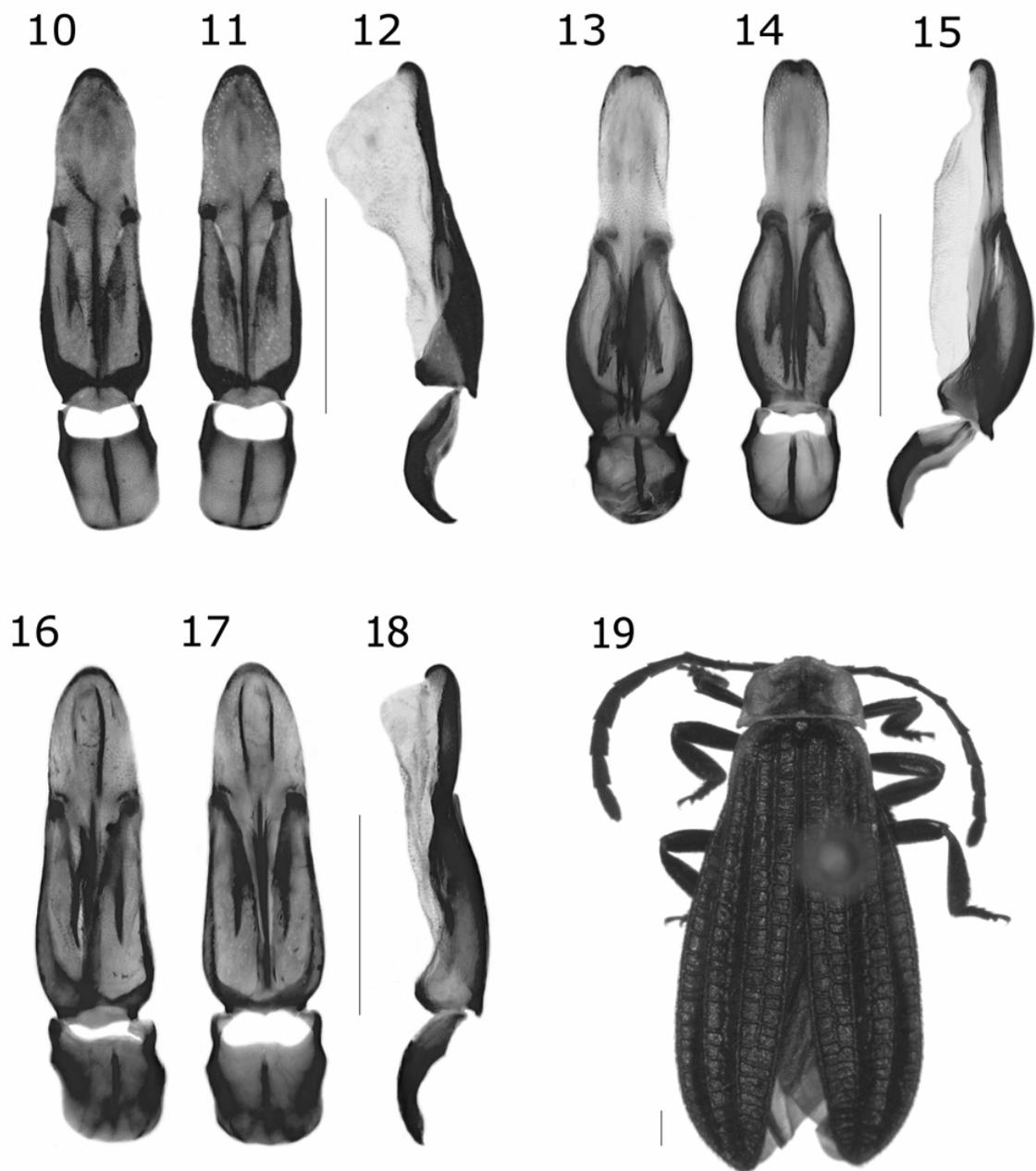
We thank the following entomologists and institutions: T. Deuve (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris) gave us access to type material and C. M. Polegatto helped collect the Brazilian species. We are also grateful to V. L. Imperatriz-Fonseca (FFCLRP-USP) who enabled us to use Leica DFC500 photographic equipment. Type material was studied during a visit under EU-funded Synthesys (Synthesis of Systematic Resources) project (FR-TAF-321, 2005) in The Natural History Museum in Paris. This study was supported by grants 200535/2008-0 from CNPq, Brazil, 206/09/0015 from the Grant Agency of the Czech Republic, and MSM6198959212 from the Ministry of Education of the Czech Republic. Brazilian specimens were collected under IBAMA license n. 13276-1.

REFERENCES

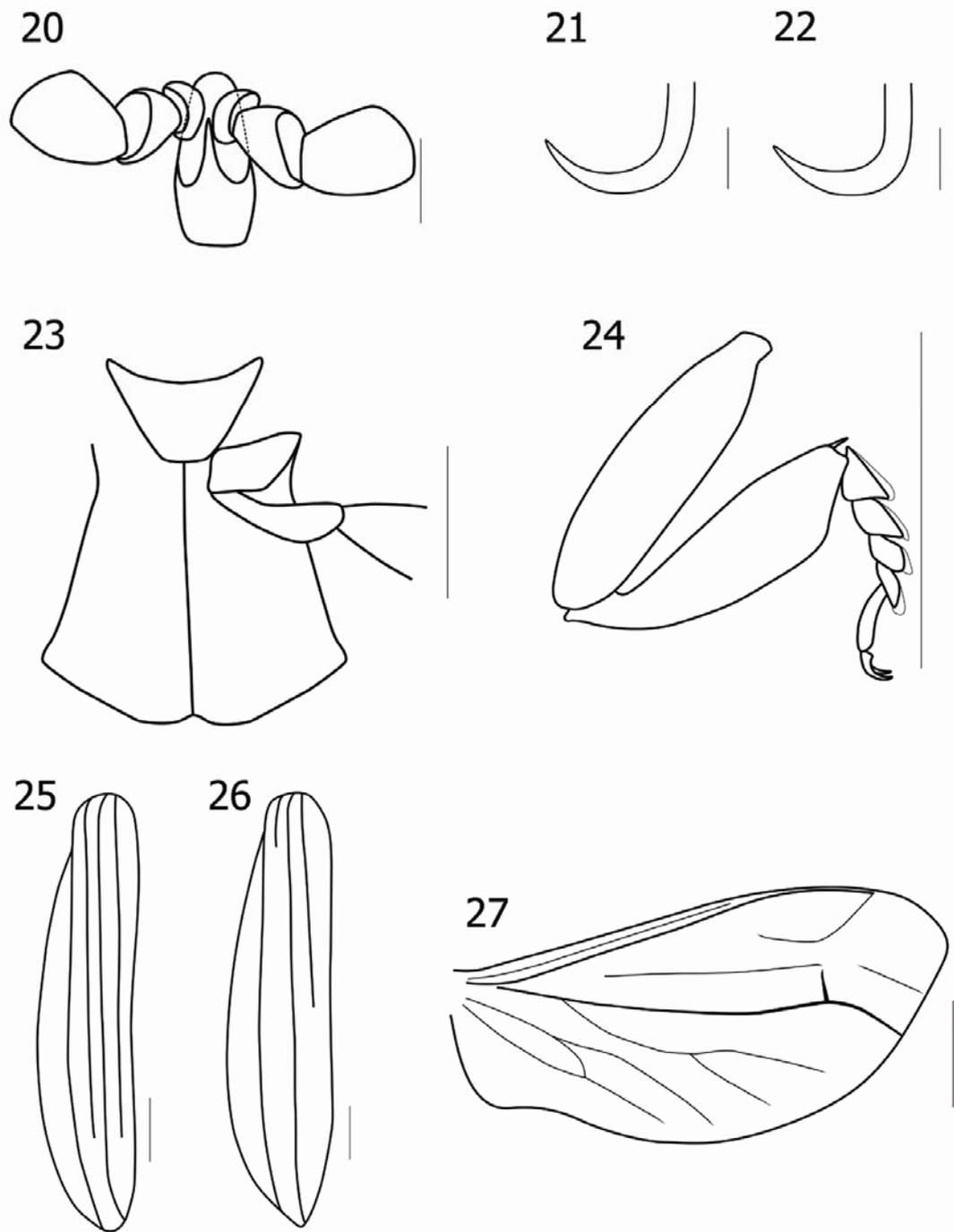
- Bocakova, M. 2003. Revision of the tribe Calopterini (Coleoptera, Lycidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **38**: 207-234.
- Bocakova, M. 2005. Phylogeny and classification of the tribe Calopterini (Coleoptera, Lycidae). *Insect Systematics and Evolution*, **35**: 437-447.
- Nascimento, E. A., and Bocakova, M. 2009. A revision of the genus *Lycomorphon* (Coleoptera: Lycidae). *Zootaxa*, **2132**: 40-52.
- Pic, M. 1922. Contribution a l'étude des Lycides. *L'Echange*, **407-410**, 13-28 hors texte.



Figures 1-9. (1) Pronotum of *Cartagonum apiuba*; (2-3) basal antennomeres: (2) *C. apiuba*; (3) *C. mayense*; (4-6) *C. apiuba*: (4) apical maxillary palpomeres; (5) abdominal sternite 8; (6) terminal abdominal segments; (7-8) female genitalia: (7) *C. mayense*; (8) *C. apiuba*; (9) female terminal sternite of *C. mayense*. Scale bars 0.5 mm.



Figures 10-19. (10-18) Male genitalia: (10-12) *Cartagonum bernardi*; (13-15) *C. apiuba* showing paramere (p) and rounded projection (pr); (16-18) *C. mayense*; (10, 13, 16) ventral view; (11, 14, 17) dorsal view; (12, 15, 18) lateral view; (19) *C. apiuba*, holotype, male. Scale bars 0.5 mm.



Figures 20-28. (20) Labium of *Cartagonum. mayense* ; (21-22) Terminal portion of mandibles: (21) *C. apiuba*; (22) *C. mayense*; (23-24) *C. mayense*: (23) Meso- and metathorax, ventral view; (24) median leg; (25-26) Left elytron showing elytral costae: (25) *C. apiuba*; (26) *C. bernardi*; (27) wing of *C. mayense*; (28) Maxillary palpomeres 2-4 of *C. bernardi* showing lenticular aperture. Scale bars 0.1 mm (Figs. 20-22), 1.0 mm (Figs. 23-27).