

Este exemplar corresponde a versão
final da Tese defendida pelo Kleber
Del Claro e aprovada pela comissão
 julgadora.
Fons Vassallo de



" POLIMORFISMO MIMÉTICO DE *Scaphura nigra*
THUNBERG 1824 (TETTIGONIIDAE : PHANEROPTERINAE) "

KLEBER DEL CLARO

Tese de Mestrado em Ciências Biológicas
Ecologia

Instituto de Biologia - UNICAMP
Fevereiro de 1991.

A Biblioteca do Instituto de Biologia
UNICAMP.

Com meus agradecimentos pelos valiosos
serviços prestados à comunidade universitária
pela Sra. Anna Gachardi (Diretora da Biblioteca do IB),
um abraço,

[Assinatura]
27/01/1991.

Recebi
1991.

Ente 2

Imp. 1

" POLIMORFISMO MIMÉTICO DE *Scaphura nigra*
THUNBERG 1824 (TETTIGONIIDAE : PHANEROPTERINAE) ".

KLEBER DEL CLARO

BC/9103038

Dissertação para a obtenção do título de
Mestre em Ciências Biológicas
Sub-área de Ecologia
Instituto de Biologia - UNICAMP.

Orientador: Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

1991

1991

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Agradecimentos

Agradeço em primeiro lugar às quatro mulheres da minha vida, minha mãe, minha avó Ana, minha sogra e minha esposa, pois devo a elas os esforços e sacrifícios para que pudesse ter me tornado biólogo e realizado este trabalho.

Agradeço a todos aqueles que me apoiaram na escolha da minha profissão e os que de uma forma ou de outra me desafiaram e incentivaram, saibam que estou feliz com minha escolha e que já me considero um bom biólogo, pois mais que nunca sinto fome por gerar conhecimento.

Aos amigos do Centro de Comunicações da UNICAMP que ajudaram a transformar este trabalho em um filme (fita 1016 do CCU). Aos amigos da Pós e da graduação, Marcos, Júnior, Paulo, Cláudia, Fred, Nena, Patrícia, Célio, Helen, Fátima, Marcelo, Auro, Christine, Monique, Alex, Evelyn, Marco Aurélio, Eduardo, Silvana, Emidio, todo mundo, a luta continua.

Agradeço a Wesley Rodrigues Silva e Jaques Villard por todo o apoio e instrução técnica na parte de análise espectrográfica.

Agradeço com muito carinho a Gérson Augusto Ribeiro Silveira e Newton Goulart Madeira, as duas pessoas que me fizeram tomar consciência da importância de meu trabalho como cientista, a João Vasconcellos Neto pelo empurrão certo na hora certa, a Ivan Sazima, Rogério Parentoni Martins, Paulo Sérgio Oliveira, Carlos Frederico Duarte da Rocha e João Vasconcellos Neto, por terem me ensinado a redigir um texto científico.

Agradeço especialmente a Fernando Frieiro Costa, meu companheiro de campo, que me ensinou a respeitar e exigir respeito pelo meu trabalho, sem o seu apoio este trabalho não seria realizado.

A Gérson A.R. Silveira, Ivan Sazima e Fernando F. Costa, por terem me ensinado em diferentes fases de meu aprendizado, o sentido da ética profissional, o maior valor do meu trabalho sempre estará na confiabilidade dos meus dados.



Dedico este trabalho a

Angela Helena e Helena Maura

Minha vida nunca será um pássaro de asas quebradas,
pois elas nunca me deixarão esquecer de meus sonhos
e assim eu sempre poderei voar.

a Vergílio

o meu mais arriscado voo.

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO.....	1
1. Mimetismo.....	2
1. Mimetismo Batesiano.....	3
2. Polimorfismo mimético batesiano.....	5
2. A superfamília Tettigonioidea e o mimetismo em ortóptera...	6
3. Objetivos.....	9
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	10
1. Área de estudo.....	10
2. Biologia.....	13
3. Trabalho de campo.....	13
4. História Natural.....	14
5. Polimorfismo mimético.....	15
6. Experimentos de palatabilidade e predação.....	16
3. RESULTADOS.....	18
1. Biologia do desenvolvimento e reprodução.....	18
1. Ovos e oviposições.....	18
2. Biologia.....	20
3. Cruzamentos em laboratório e casais observados no campo...	33
2. História natural.....	35
3. Ecologia (Polimorfismo mimético batesiano).....	42
1. Aspectos comportamentais.....	42
2. Aspectos morfológicos, biológicos e ecológicos.....	44
4. Testes de palatabilidade e predação.....	57

4. DISCUSSÃO.....	58
1. Biologia e História natural.....	58
2. Polimorfismo.....	59
1. Caracterização.....	59
2. Bases Genéticas.....	61
3. Mimetismo.....	62
1. Caracterização.....	62
2. Dinâmica.....	63
3. Função e forma de seleção.....	65
5. CONCLUSÃO.....	66
6. RESUMO.....	68
1. Abstract.....	69
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	70

FIGURAS

Figura 1. Mapa da distribuição de <i>S. nigra</i>	11
Figura 2. Diagrama do Clima.....	12
Figura 3. Ovo e desovas de <i>S. nigra</i>	19
Figura 4. <i>Scaphura nigra</i> , ninfa de 1º instar.....	21
Figura 5. <i>Scaphura nigra</i> , ninfa de 2º instar.....	22
Figura 6. <i>Scaphura nigra</i> , ninfa de 3º instar.....	23
Figura 7. <i>Scaphura nigra</i> , ninfa de 4º instar.....	25
Figura 8. <i>Scaphura nigra</i> , ninfa de 5º instar.....	26
Figura 9. <i>Scaphura nigra</i> , padrão "Pepsis".....	30
Figura 10. <i>Vespa Pepsis</i> sp.....	30
Figura 11. <i>Scaphura nigra</i> , padrão "Entypus".....	31
Figura 12. <i>Vespa Entypus</i> sp.....	31
Figura 13. <i>Scaphura nigra</i> , padrão "Polistes".....	32
Figura 14. <i>Vespa Polistes</i> sp.....	32
Figura 15. Proporções entre mimicos e modelos.....	33
Figura 16. Casal de <i>S. nigra</i> em cópula na natureza.....	35
Figura 17. Dinâmica populacional do mimico (adultos e ninfas).....	36
Figura 18. Esquema das asas de <i>S. nigra</i>	40
Figura 19. Espectograma de som de <i>S. nigra</i>	41
Figura 20. Comportamento mimético de <i>S. nigra</i>	43
Figura 21. Dinâmica do padrão "Pepsis" e seu modelo.....	51
Figura 22. Dinâmica do padrão "Entypus" e seu modelo.....	52
Figura 23. Dinâmica do padrão "Polistes" e seu modelo.....	55
Figura 24. Dinâmica do padrão "Pepsis", seu modelo e aves jovens.....	56

TABELAS

Tabela 1. Duração dos instares ninfais de <i>S. nigra</i>	20
Tabela 2. Medidas corporais dos três padrões de <i>S. nigra</i>	28
Tabela 3. Coloração dos três padrões de <i>S. nigra</i>	29
Tabela 4. Cópulas entre indivíduos de <i>S. nigra</i> no laboratório....	34
Tabela 5. Cópulas entre indivíduos de <i>S. nigra</i> no campo.....	34
Tabela 6. Horário das atividades de <i>S. nigra</i> no campo.....	38
Tabela 7. Horário de atividades comparando mimicos e modelos.....	45
Tabela 8. Medidas comparadas do padrão "Pepsis" e seu modelo.....	46
Tabela 9. Analogias miméticas do padrão "Pepsis" e seu modelo.....	47
Tabela 10. Medidas comparadas do padrão "Entypus" e seu modelo....	48
Tabela 11. Analogias miméticas do padrão "Entypus" e seu modelo....	49
Tabela 12. Analogias miméticas do padrão "Polistes" e seu modelo...	53
Tabela 13. Medidas comparadas do padrão "Polistes" e seu modelo...	54

1. INTRODUÇÃO

Uma das mais importantes características adaptativas dos animais é seu padrão de coloração, tendo como principais funções a termorregulação, a comunicação e a evasão à predação (Endler 1978, 1988; Brakefield 1985).

A visibilidade do padrão de coloração de um organismo é influenciada não somente por propriedades inerentes ao padrão, como cor predominante, contraste e brilho, mas também pela visão e táticas de caça do predador, comportamento da presa e pelos padrões de coloração do substrato (Endler 1978). Quando um animal assemelha-se a uma amostra casual do substrato ambiental visto pelos predadores, nas diversas fases de sua vida, nos instantes de tempo, condições visuais e microhabitats nos quais está mais vulnerável à predação, este animal pode ser considerado críptico ou camuflado (Endler 1978).

Ao contrário dos animais camuflados, existem aqueles que se diferenciam nitidamente do substrato, tendo coloração muito vistosa. Estes animais conspícuos intrigaram por muito tempo os naturalistas, que se perguntavam como animais vistosos, facilmente reconhecidos pelos predadores, poderiam ser tão abundantes na natureza?. Bates (1862) elucidou esta questão propondo que muitos destes animais vistosos poderiam apresentar características, tais como o sabor ruim ou toxinas no corpo, que os tornariam impalatáveis ou desagradáveis aos predadores. Estes animais foram chamados de aposemáticos (Wickler 1968, Brower 1969, Rettenmeyer 1970, Edmunds 1974, Waldbauer 1988a).

Para sobreviver, os animais aposemáticos estão na dependência de demonstrar suas defesas por um sinal como som, odor, sabor, coloração de advertência (aposemática), presença de ferrão, ou por características comportamentais, sendo que o somatório destes vários sinais é que melhor irá capacitar os predadores a aprender a reconhecê-las e evitá-las (Cott 1940, Wickler 1968, Edmunds 1974, Brower 1984, Rothschild et al. 1984, Waldbauer 1988a).

1.1- Mimetismo

A teoria do mimetismo proposta por Bates (1862) foi a maior aplicação pós-darwiniana do conceito de seleção natural, tendo desempenhado papel fundamental para que as idéias de Darwin fossem aceitas pelos naturalistas do final do século passado (Fisher 1930). Bates (1862) relatou que na região da bacia Amazônica havia borboletas da família Pieridae que se assemelhavam muito na cor, na forma e na maneira de voar, com borboletas da família Nymphalidae (Heliconiinae e Ithomiinae). Após perceber que as Heliconiinae e Ithomiinae voavam lentamente e eram extremamente abundantes, apesar de serem muito vistosas para pássaros insetívoros, este autor formulou uma hipótese para explicar porque as Pieridae seriam tão semelhantes a estas outras borboletas. Bates presumiu que as borboletas Pieridae seriam insetos palatáveis, mas que estariam protegidas dos predadores por serem imitadoras (mímicos) das borboletas Heliconiinae e Ithomiinae que seriam insetos aposemáticos (os modelos).

Desde a clássica definição de Bates, a literatura sobre aposematismo e mimetismo tem aumentado e causado muitas polêmicas havendo várias e excelentes revisões sobre o assunto (por exemplo Longley 1917, Cott 1940, Wickler 1968, Rettenmeyer 1970, Edmunds 1974, Vane-Wright 1980, Waldbauer 1988a, Malcolm 1990).

O mimetismo envolve um organismo (o mimico) que simula as propriedades sinalizadoras de um segundo organismo vivo (o modelo), as quais são percebidas como sinais de interesse por um terceiro organismo vivo (o operador), sendo que o mimico ganha em aptidão quando o operador o confunde com o modelo (Vane-Wright 1980). Alguns autores usam uma definição mais ampla, considerando também como mimetismo a semelhança de animais com partes das plantas, como folhas e ramos (Wickler 1968, Edmunds 1974, Robinson 1981). Robinson (1981) utiliza o termo "mimico de parte de planta" quando animais são morfológica e comportamentalmente especializados para se parecer com alguma parte das plantas. Estas terminologias têm gerado controvérsias, sendo que atualmente é mais aceito considerar a semelhança de insetos com partes de plantas como exemplo de camuflagem, pois estes animais não emitem sinais de interesse para predadores visualmente orientados, os quais estão à procura de alimento animal e não de folhas ou gravetos (Vane-Wright 1980, Cloudsley-Thompson 1981).

1.1.1- Mimetismo batesiano .-

A relação mimética originalmente descrita por Bates (1862), onde o modelo é um animal aposemático e o mimico é palatável, é

hoje conhecida como mimetismo batesiano. Cabe salientar que além do batesiano, há outros tipos de mimetismo, como o mülleriano, o agressivo e o wasmanniano (veja Rettenmeyer 1970, para a compreensão destes termos).

Rettenmeyer (1970) estabeleceu seis premissas para a identificação do mimetismo batesiano : 1ª) uma espécie, o modelo, é impalatável para predadores; 2ª) a segunda espécie, o mimico, é palatável para predadores, mas divergiu de sua aparência ancestral até assemelhar-se de tal modo ao modelo que predadores são enganados passando a evitá-la; 3ª) os mímicos são menos abundantes do que os modelos; 4ª) os mímicos devem ser encontrados nos mesmos lugares e no mesmo período que os modelos; 5ª) o modelo e o mimico são conspicuos ou facilmente percebidos por predadores potenciais; 6ª) os predadores aprendem a associar impalatabilidade com o padrão de coloração do modelo.

Há razões para duvidar da importância de todas estas premissas, mas a 1ª, 2ª e 6ª são provavelmente essenciais para o mimetismo batesiano (Rettenmeyer 1970).

As principais semelhanças do mimico com seu modelo estão no padrão de coloração, no comportamento, na forma do corpo e de estruturas características como asas, antenas e apêndices. Também muitas vezes na simpatria de habitat e sincronismo ao longo do ano, assim como na sobreposição dos principais predadores (Del-Claro e Vasconcellos-Neto 1991).

Para Edmunds (1974) a vespa de abdomen amarelo e preto (Vespa sp. ou Vespula spp.) cuja ferroada é muito dolorosa, é provavelmente o melhor exemplo de animal aposemático na Europa,

sendo um modelo batesiano impalatável por sua ferroada, mas também possivelmente por ter sabor ruim. Muitos animais aprendem a evitar vespas após terem tido uma experiência ruim, sendo estes insetos considerados por muitos autores como importantes modelos aposemáticos para muitos mimicos batesianos (veja Mostler 1935, Rothschild 1964, Wickler 1968, Waldbauer et al. 1977).

Os mimicos de himenópteros, além de apresentarem uma semelhança muito grande aos padrões de coloração e à forma corporal dos modelos, tendem a exibir comportamentos bastante similares aos dos modelos, como locomoção, som e mesmo detalhes de alguns comportamentos específicos (veja Waldbauer 1970, Templado 1961, Oliveira e Sazima 1985, Oliveira 1988).

Exemplos de mimicos de himenópteros têm sido descritos para moscas (Waldbauer 1970, Waldbauer & Sheldon 1971, Waldbauer et al 1977), aranhas (Oliveira 1988), mantispídeos (Opler 1981), coleópteros (Wickler 1968) e hemipteros (Poulton 1913). Poucos casos foram citados em insetos ortopteróides (veja Bates 1862, Poulton 1913, Wickler 1968, Opler 1981, Fisher & Tuckerman 1986, Oliveira 1988).

1.1.2- Polimorfismo mimético batesiano

Seleção aposemática age contra a variabilidade, conduzindo espécies impalatáveis ao monomorfismo (Renson 1972), embora algumas espécies aposemáticas possam ser polimórficas (veja exemplo em Vasconcellos-Neto 1988). Ao contrário, mimicos batesianos estão sujeitos à seleção dependente de frequência,

sendo favorecidas formas miméticas e não miméticas, ou duas ou mais formas que mimetizam modelos diferentes (Vane-Wright 1975). Os exemplos de polimorfismo mimético são, em sua maioria, do tipo batesiano, sendo que em muitos casos o mimetismo ocorre apenas no sexo feminino (Ayala & Campbell 1974, Ford 1975, Opler 1981 e referências). Opler (1981) descreveu um caso onde cinco espécies de vespas são mimetizadas por cinco morfos distintas do mantispídeo Climaciella brunnea (Neuroptera), sendo que cada uma das formas do neuróptero assemelha-se a uma única vespa modelo. Outros exemplos de polimorfismos miméticos batesianos podem ser encontrados em borboletas (Clarke e Sheppard 1962 a,b, 1963, 1971, 1972), moluscos (Ford 1975), moscas (Heal 1982) e hemipteros (Oliveira 1985).

1.2- A superfamília Tettigoniioidea e o mimetismo em ortópteros.-

A superfamília Tettigoniioidea, à qual pertencem os ortópteros vulgarmente conhecidos por "esperanças", ou gafanhotos de longas antenas filiformes, apresenta vários exemplos de homocromia e "mimetismo" (Lima 1954). Lima (1954), incluiu dentro do que considera mimetismo, insetos que se assemelham a partes de planta. As esperanças são insetos geralmente arborícolas, onívoros, mostram-se ativos durante a noite, existindo várias exceções dentro desta caracterização (veja Lima 1954, para detalhes da biologia geral dos Tettigoniioidea brasileiros).

Muitas espécies de esperanças, principalmente da família Pseudophyllidae, representados no Brasil especialmente pelos gêneros *Pterochroza*, *Mimetica*, *Ianuzia* e *Ixerophyllum* imitam com perfeição folhas de plantas, apresentando as tegminas com entalhes ou recortes nos bordos, como se tivessem sido roídas por insetos (Lima 1954). Entretanto é na família Phaneropteridae que encontramos esperanças realmente miméticas, no senso de mimetismo de Rettenmeyer (1970) e Vane-Wright (1980), um animal que se assemelha a outro animal. Brunner Von Wattenwyl (1878) descreveu a ocorrência, no Sudão, de uma pequena espécie de esperança áptera, da família Phaneropteridae, extraordinariamente semelhante a uma formiga, principalmente pela aparência pedunculada do abdomen, sendo que na fase adulta é completamente diferente, parecendo-se mais com uma barata. Este tipo de mimetismo, no qual a forma jovem se assemelha a um modelo e a adulta a outro ou a nenhum, tem sido denominado mimetismo transformacional (Mathew 1934). Jackson & Drummond (1974) apresentaram um outro exemplo similar, onde um mantídeo cujas ninfas de instares iniciais assemelham-se a formigas e o último instar ninfal assemelha-se a vespas.

No Brasil as espécies mais interessantes, sob o ponto de vista do mimetismo, são as do gênero *Scaphura* Kirby (Lima 1954). Os representantes deste gênero estão restritos aos países da América do Sul, situados ao sul do Equador, sendo mais abundantes no centroeste e sudeste do Brasil (Bruner 1915). A taxonomia do gênero apresenta-se confusa, sendo necessária uma revisão abrangente e detalhada, pois existe uma grande polêmica na pouca

literatura existente, quanto à validade ou não de muitas espécies do gênero. O último revisor, Baher (1983) citou as espécies S. nigra Thunberg 1824, S. ferruginea Perty 1832, S. nitida Perty 1832, S. intermedia Perty 1832 e S. vigorsii Kirby 1825.

Como as descrições originais se basearam principalmente em aspectos da coloração para separar estas espécies, Baher (1983) discute as proposições de alguns autores em incluí-las em três ou menos espécies (veja também Bruner 1915, Rehn 1918). Bates (1862) comenta que "as espécies de Scaphura (um gênero de grilos) na América do Sul, assemelham-se de maneira maravilhosa a diferentes vespas de areia de grande tamanho, as quais constantemente estão a procura de grilos para proverem seus ninhos com eles".

Segundo Poulton (1917) a vespa fossorial Pezomachus saphirus é o modelo para Scaphura nigra, para o reduvino Spiniger ater e para uma mariposa do gênero Macrocampa, sendo que mimicos e modelos parecem ocorrer juntos o ano todo na borda das florestas próximas a Santos, no Brasil. Del-Claro & Vasconcellos-Neto (1991) fizeram observações semelhantes, mas indicaram S. nigra como um inseto polimórfico, mimico de diferentes espécies de vespas.

1.3- Objetivos

No presente trabalho foram abordadas questões pertinentes ao significado adaptativo do polimorfismo mimético de Scaphura nigra, sendo estudadas:

- 1) A biologia, determinando o número e o tempo de desenvolvimento dos instares ninfais, além de suas caracterizações;
- 2) A história natural, identificando seu tipo de ciclo de vida, substrato e período de atividade;

Também foram analisadas as relações miméticas entre Scaphura nigra e seus modelos, através de comparações entre morfologia, padrão de coloração, comportamento e dinâmica de população dos mimicos e dos modelos.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1- Área de estudo .

Este trabalho foi realizado na Serra do Japi, formação montanhosa e florestal que se localiza no município de Jundiaí, à 23° 11' S e 46° 52' W, Estado de São Paulo, região Sudeste do Brasil (ver Figura 1). A Serra apresenta uma floresta úmida de encosta, com fisionomia semelhante à da Mata Atlântica. Uma descrição detalhada da região pode ser obtida em Morellato (1991).

O clima na área de estudo, durante a realização deste trabalho, caracterizou-se por apresentar duas estações bem definidas (Figura 2): o inverno frio e seco, de junho a agosto, podendo ocorrer geadas no mês de julho e o verão, quente e úmido, de dezembro a março. A fenologia da floresta é bem marcada entre verão e inverno. No verão a mata é mais densa, com muitas espécies em flor, no inverno muitas espécies perdem as folhas (veja Morellato 1991). O transecto escolhido para o estudo abrangeu duas trilhas já existentes no interior da mata, indo das proximidades da casa da Guarda Florestal da Serra do Japi até a bifurcação de trilhas que levam à região conhecida como "Sítio do Mandão", através da trilha "Paraíso I - Paraíso III", totalizando aproximadamente 7,5 Km.

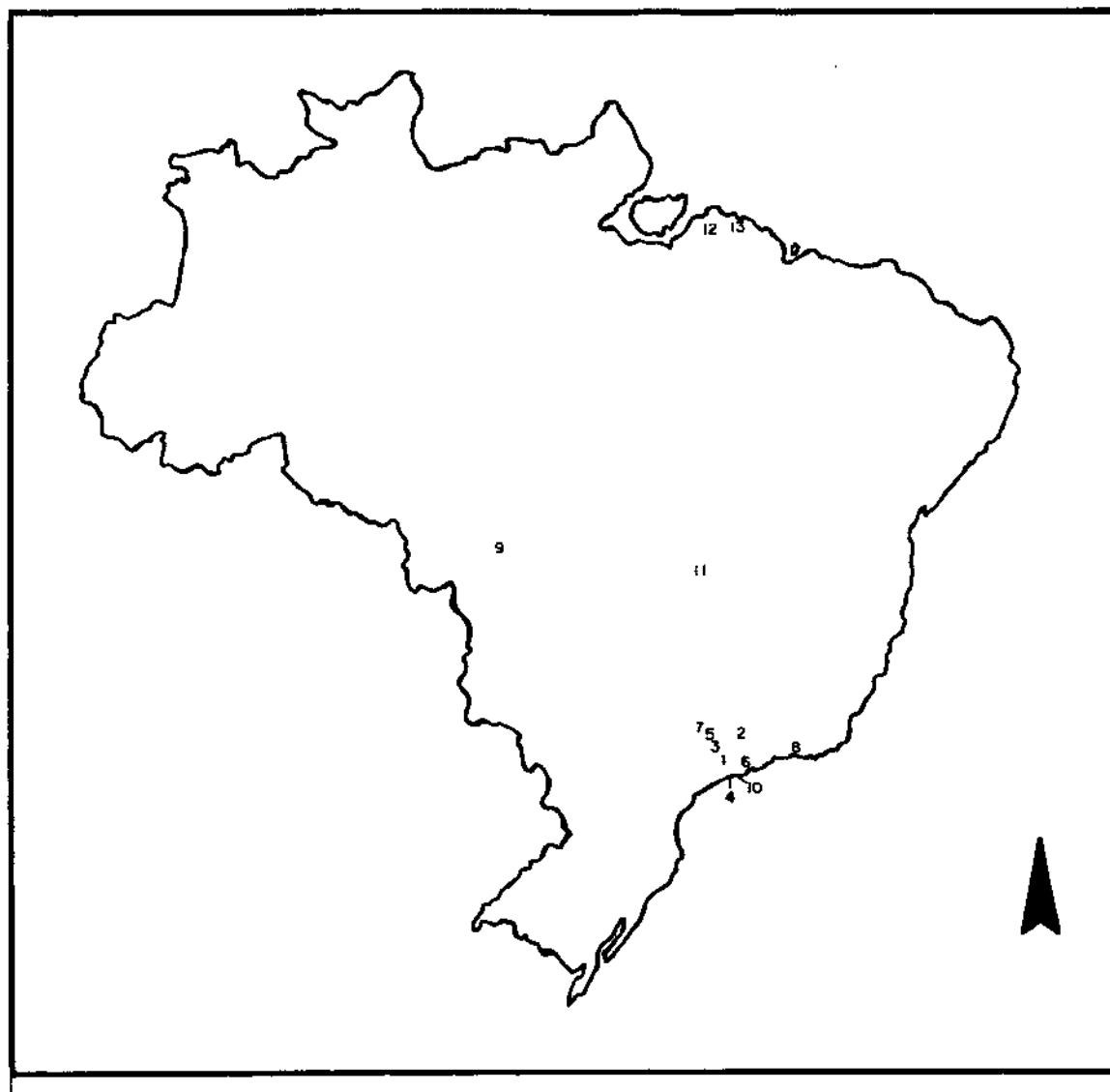


Figura 1 - Mapa das localidades onde Scaphura nigra foi encontrado. Observação direta: 1- Jundiá (Serra do Japi, 1264m). 2- Vila de Monte Verde (Mata, 1600m). 3- Campinas (Mata Sta. Genebra, 855m). 4- São Vicente (Mata do Japuí, 6m). 5- Rio Claro (Horto Florestal, 625m). 6- Mogi das Cruzes (Mata, 743m). 7- Itirapina (Cerrado, 770m). Dados da literatura: 8- Rio de Janeiro (Bruner 1915). 9- Chapada (Bruner 1915). 10- Santos (Poulton 1917). 11- Brasília (Baher 1983). 12- Igarapé-Açu (Rehn 1918). 13- Bragança (Rehn 1918).

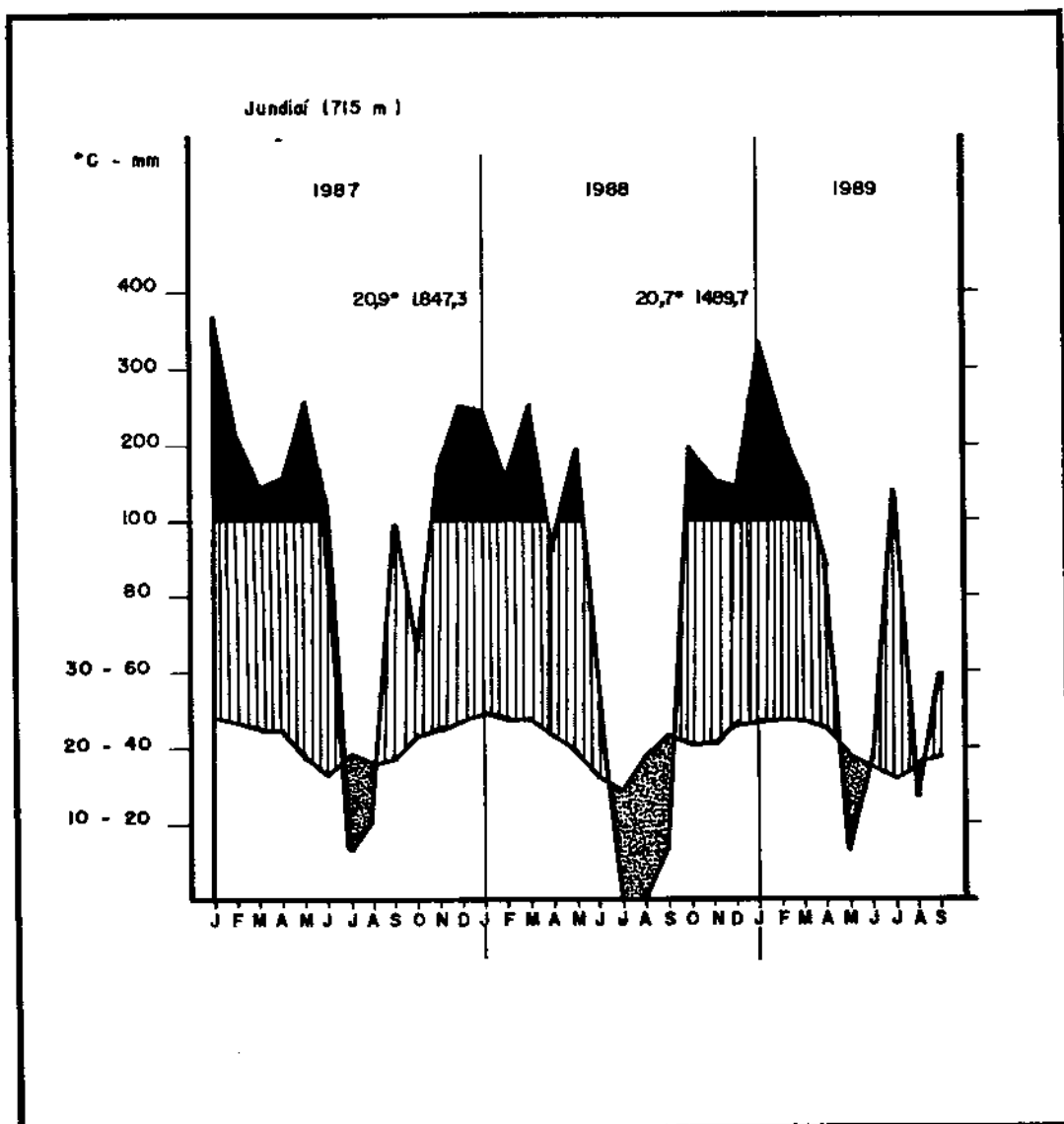


Figura 2 - Dados climáticos obtidos para a Serra do Japi durante o período de estudo, região do DAE - coletas do IAC. Dados apresentados pelo diagrama de H. Walter (1971).

2.2 - Biologia .

Para a determinação do número de instares ninfais, sua caracterização e tempo de desenvolvimento, foram coletadas ninfas de S. nigra e levadas para laboratório. Foram capturadas poucas ninfas (21) para não afetar demasiadamente a população local.

Os insetos foram individualizados em gaiolas de 15 X 10 cm de base, por 12 cm de altura, a temperatura e umidade ambiente e alimentados diariamente com flores de malváceas e algodão embebido em água e mel.

Para cada instar das ninfas foi anotado seu tempo de desenvolvimento. Para ninfas e adultos foi anotado o padrão de coloração do corpo (cabeça, abdomen e tórax), das asas, das patas e das antenas. Com a utilização de um paquímetro, foram tomadas as medidas de comprimento: para ninfas, da cabeça ao final do abdomen e para os adultos da cabeça ao final do abdomen, da cabeça ao final das asas e das antenas (total, parte grossa e mancha amarela, veja Figuras 9 a 14). O padrão de coloração e os dados de morfologia dos indivíduos criados em cativeiro foram comparados com os de indivíduos encontrados no campo.

2.3 - Trabalho de campo .

Durante os anos de 1988 e 1989 foram realizadas visitas semanais à área de estudo, sempre no mesmo transecto, normalmente das 8:30 às 16:00 horas. Para poder compreender melhor os

aspectos comportamentais da relação mimética foram feitas visitas adicionais à área de estudo durante todo o verão. O percurso era executado sempre em um mesmo sentido, sendo a unidade de esforço de cada visita dada por 01 homem/ 7:30 horas/ 7,5 Km.

A cada visita foram registrados para cada indivíduo de S. nigra, seu estágio de desenvolvimento, padrão de coloração, sexo, horário de encontro, substrato onde se encontrava e a atividade que estava desenvolvendo (canto, alimentação, corte, cópula, locomoção). Anotavam-se também, com o auxílio de um paquímetro, os dados referentes às medidas corporais do inseto. Para vespas consideradas como modelos, eram anotados o padrão de coloração, o gênero ou a espécie, as medidas corporais, o horário de atividade, o substrato ambiental utilizado no momento do encontro e a atividade em desenvolvimento.

2.4- História natural .

Quanto à história natural de S. nigra, foram utilizados os dados de campo referentes ao número de indivíduos encontrados nos diferentes meses do ano, o substrato, o horário de atividade e os itens utilizados como alimento.

Dos indivíduos mantidos em laboratório foram tomados dados de tipo de desenvolvimento e ciclo de vida, tempo de duração de vida dos adultos, tipo de oviposição, número de ovos e local escolhido pelas fêmeas para a oviposição.

2.5- Polimorfismo mimético .

No início do estudo, em 1987, foram coletados na mesma área e período, os diferentes padrões de S. nigra e suas supostas vespas modelos. Os pares mimicos-modelos foram estabelecidos por comparações morfológicas e de coloração, aliadas às comportamentais. Nos dois anos subsequentes, estas comparações continuaram sendo feitas.

As variações em número de indivíduos ao longo do tempo, tanto dos diferentes padrões do mimico, quanto das vespas modelos, foram registradas durante 1988 e 1989, utilizando a unidade de esforço anteriormente descrita.

Para uma análise mais detalhada do comportamento dos mimicos e dos modelos, além de seções de observação, de 15 a 20 minutos com indivíduos encontrados no campo, foram feitas observações adicionais em laboratório e um filme em VHS com 65 minutos de imagens de indivíduos de S. nigra na natureza.

Com a finalidade de determinar o polimorfismo de S. nigra, foram comparados os dados da biologia dos três diferentes padrões observados do inseto, assim como os de história natural e comportamento. Foram feitos 17 cruzamentos em laboratório entre indivíduos dos diferentes padrões, com o objetivo de verificar se indivíduos com diferentes padrões de coloração se acasalam. As gaiolas onde os casais eram mantidos mediam 40 cm de altura por 20 X 20 cm de base e foram mantidas em temperatura e umidade ambiente. Cada gaiola continha Sida carpinifolia L.(Malvacea) e

ramos secos. Tanto ninfas quanto adultos foram alimentados com flores e folhas de malváceas.

Foram comparados os sons produzidos por indivíduos dos diferentes padrões de Scaphura nigra. Estridulações (cantos) de chamada de indivíduos dos três padrões foram gravados no campo com gravador Nagra E e microfone M816. As fitas foram analisadas em espectrógrafo de som, Voice Identification Series 700, com filtro de tira larga (300 Hz).

2.6- Experimentos de palatabilidade e predação .

A aranha Nephila clavipes, muito abundante na área de estudo, tem a capacidade de discriminar presas palatáveis de impalatáveis (v. Vasconcellos-Neto & Levinsohn 1984). Foi coletado no campo um adulto de cada padrão de S. nigra e oferecido a esta aranha como uma forma de se testar a palatabilidade do inseto. Outros seis adultos, sendo dois de cada padrão, foram oferecidos para galinhas caipiras (Gallus gallus) criadas em liberdade na casa de um caboclo que reside na Serra do Japi. Outros três adultos de S. nigra, sendo um de cada padrão, foram oferecidos para dois jacus (Penelope superciliaris) confinados no aviário do Parque Portugal em Campinas, SP.

Nos testes com aves, estas foram alimentadas previamente com ração e receberam uma "esperança" verde (Tettigonidae: Phaneropteridae), antes e depois de cada experimento de palatabilidade ou predação. A palatabilidade da espécie de "esperança" verde, utilizada como controle, foi testada com o

mesmo grupo de predadores: aranhas e aves.

Para se testar a efetividade da semelhança mimética entre S. nigra e as vespas modelos, foram oferecidos dois indivíduos de cada padrão do mimico e sua respectiva vespa modelo, para dois tipos diferentes de predadores, galinhas caipiras criadas na área de estudo e jacus, confinados no aviário do Parque Portugal. Os testes tiveram a seguinte sequência de oferecimento de presas: uma vespa modelo, intervalo de 5 minutos, um mimico do mesmo padrão que a vespa, intervalo de 5 minutos, uma esperança verde (inseto palatável).

3. RESULTADOS

3.1- Biologia do desenvolvimento e reprodução.

3.1.1- Ovos e oviposições.

As fêmeas começam a ovipor a partir do segundo ou terceiro dia após a cópula, sendo muito variável o número de desovas que uma fêmea pode fazer no mesmo dia, entre um e dez ovos ($\bar{x} = 5,76 \pm 2,75$, $n = 17$).

As oviposições ocorreram da mesma maneira, tanto na natureza como em laboratório. No final da tarde ou no crepúsculo, a fêmea procura um ramo seco de uma planta (de 2,5 a 3,5 mm de diâmetro) e com o aparelho bucal abre um orifício neste ramo. Durante este processo, Scaphura nigra curva seu abdomen e introduz várias vezes o ovipositor no orifício, provavelmente avaliando o tamanho da cavidade. Quando o ovipositor cabe totalmente dentro do orifício, este está com aproximadamente 5 mm de comprimento e 2 mm de profundidade. A fêmea então mantém o abdomen curvado, com o ovipositor dentro da cavidade, passando a apresentar movimentos de contrações abdominais, até que um ovo seja expelido e alojado no ramo. Após ovipor, o inseto inspeciona o ovo, tocando-o com seu aparelho bucal durante um ou dois minutos e a seguir cobre o ovo e o orifício com fezes (Figura 3 a,b). Todo este processo demora em média 38 minutos ($\bar{x} = 38,37 \pm 9,40$ min., $n = 19$).

Os ovos de Scaphura nigra são alaranjados, têm formato elíptico, semelhante a um cotilédone de feijão, apresentando o eixo maior 5 mm de extensão e o eixo menor 2 mm na região central

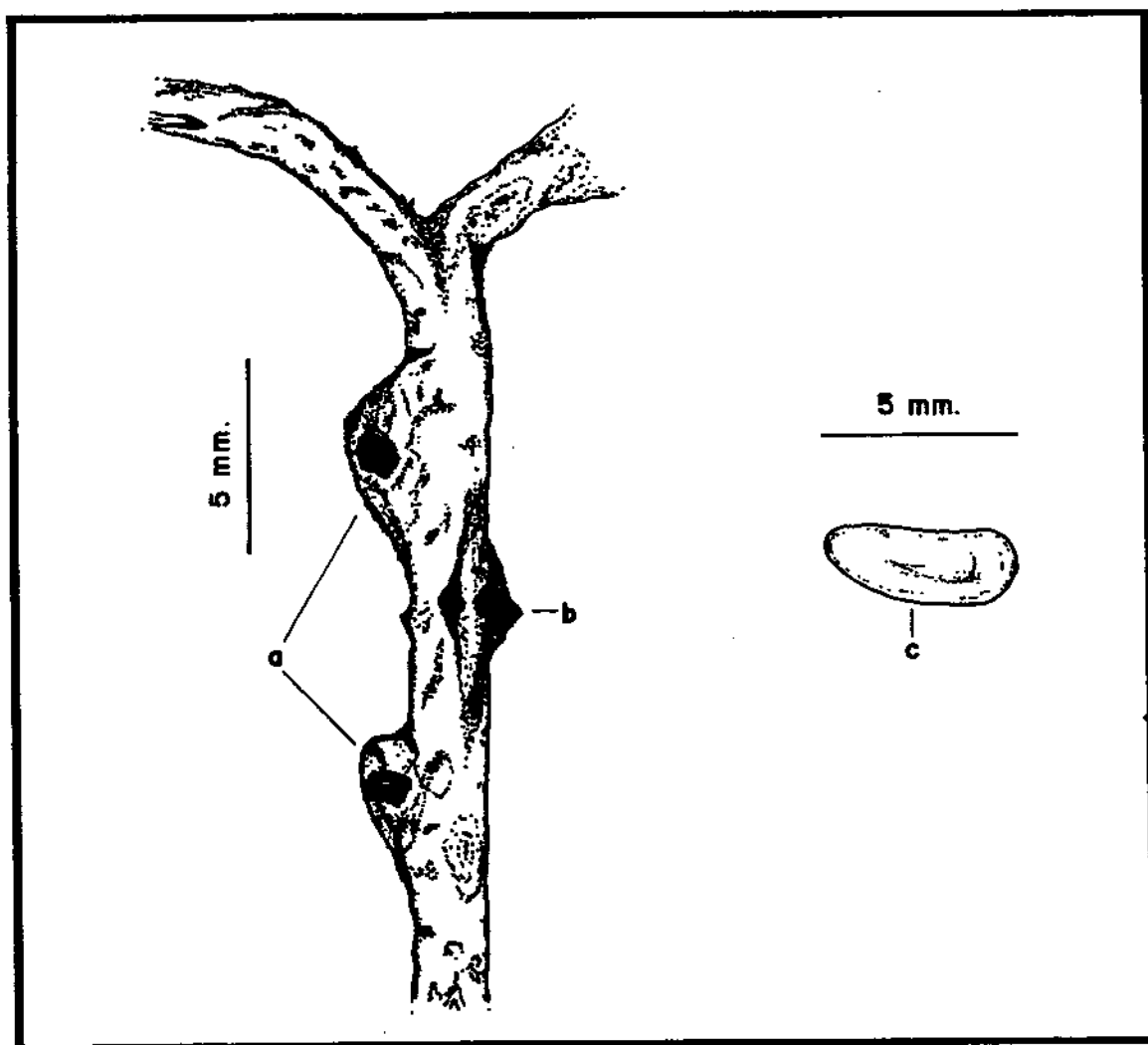


Figura 3 - Vista lateral (a) e dorsal (b) de desovas de Scaphura nigra cobertas por fezes, em ramo seco de Sida carpinifolia. Vista lateral de um ovo (c) de S. nigra

do ovo (Figura 3 c). A região central é mais escura e brilhante, ao passo que as margens são mais claras e opacas.

3.1.2- Biologia

Observações de campo e laboratório indicaram que S. nigra tem um único período reprodutivo anual. Adultos e ninfas foram coletados no campo durante poucos meses, de janeiro a maio, sobrevivendo o restante do tempo na forma de ovo. Dentro da classificação de Masaki & Walker (1987) para ciclos de vida em ortópteros, S. nigra caracteriza-se como tendo um ciclo heterodinâmico-univoltino.

Scaphura nigra apresenta cinco instares ninfais (Figuras 4, 5, 6, 7 e 8), transformando-se em adultos após a quinta ecdise. O tempo de desenvolvimento de ninfa a adulto foi de aproximadamente 34 dias (Tabela 1).

Tabela 1 - Tempo de desenvolvimento dos diferentes instares ninfais de Scaphura nigra.

INSTAR NINFAL	N	DURAÇÃO em dias	TEMPO MÉDIO em dias
1º Instar	15	3 a 5	4,27 ± 1,29
2º Instar	19	3 a 6	3,95 ± 0,85
3º Instar	17	3 a 7	4,88 ± 2,21
4º Instar	17	4 a 11	7,76 ± 2,77
5º Instar	15	10 a 17	12,93 ± 3,95
de 1º instar até adulto	15	21 a 40	33,79 ± 3,95

As ninfas e os adultos do inseto apresentaram as seguintes características:

Ninfas

10 Instar (Figura 4).

Corpo - tamanho: de 5 a 7 mm.

coloração: cabeça preta, tórax avermelhado, abdomen avermelhado com a terça parte final preta.

Patas - pretas ou avermelhadas, com uma mancha branca no final da parte dilatada do fêmur do terceiro par.

Antenas - tamanho: sempre com uma vez e meia o tamanho do corpo, com a terça parte inicial grossa e os 2/3 restantes bem finos.

coloração: preta, com uma mancha branca na divisão entre as partes grossa e fina.



Figura 4 - Scaphura nigra, ninfa de 10 instar.

2º Instar (Figura 5).

Corpo - tamanho: de 7 a 8 mm.

coloração: igual à do primeiro instar; em alguns casos a parte preta se prolonga para as laterais do abdomen e tórax do inseto.

Patas - começam a ficar pretas a partir dos tarsos. No final do instar estão ou totalmente pretas ou só os tarsos ficam pretos.

Antenas - iguais ao instar anterior.



Figura 5 - Scaphura nigra, ninfa de 2º instar.

3º Instar (Figura 6).

Corpo - tamanho: de 8 a 13 mm.

coloração: de dois padrões, "a" e "b".

a - todo marrom avermelhado, com a cabeça e a parte final do abdomen pretos.

b - todo marrom avermelhado, tendo de quatro a seis manchas amarelas na parte anterior do dorso do abdomen (do 1º ao 5º tergito) e quatro manchas beges na parte mediana do ventre do abdomen (2º e 3º tergitos).

Patas - padrão a - pretas, a mancha do fêmur do terceiro par de patas fica verde.

padrão b - marrom avermelhadas, ou pretas a partir da região mediana do fêmur. A mancha do fêmur do terceiro par de patas fica verde.

Antenas - pretas, a mancha divisória entre as partes grossa e fina continua branca, ou começa a amarelar.



Figura 6 - Scaphura nigra, ninfa de 3º instar, padrão b

4º Instar (Figura 7).

Corpo - tamanho: de 15 a 19 mm. Começam a se desenvolver as asas (de 1 a 3 mm) e os caracteres externos dos machos e das fêmeas ficam mais evidentes.

coloração: de três padrões, "c", "d" e "e".

c - cabeça e tórax pretos, asas amareladas. O abdômen é azul marinho bem escuro e brilhante, na região ventral e lateral e marrom avermelhado na região dorsal.

d - cabeça, asas e tórax pretos, abdômen azul marinho bem escuro e brilhante.

e - cabeça e asas marrom avermelhadas. O tórax e o abdômen são também marrom avermelhados, no entanto apresentam manchas amarelas e pretas. O abdômen possui de 4 a 8 manchas amarelas e azuis (escuras e brilhantes), como listras, no dorso e no ventre da parte anterior (do 1º ao 5º tergito).

Patas - pretas, com a mancha verde no fêmur do terceiro par para os padrões "c" e "d".

marrom avermelhadas, com a mancha verde no fêmur do terceiro par para o padrão "e".

Antenas - pretas, a mancha que divide a parte grossa da fina fica amarelada.



a



b

Figura 7 - Scaphura nigra, ninfas de 4º instar.

a - Padrão " c ", b - Padrão " e ".

5º Instar (Figura 8).

Corpo - tamanho: de 19 a 22 mm. As asas vão de 3 mm no início do instar até 9 mm no seu final.

coloração: permanecem os três padrões do 4º instar.

Patas - com as mesmas características do 4º instar.

Antenas - com as mesmas características do 4º instar.



Figura 8 - Scaphura nigra, ninfa de 5º instar, padrão d

Na passagem do terceiro para o quarto instar (terceira ecdise) o padrão de coloração "a" do corpo de ninfas de terceiro instar originou tanto indivíduos com o padrão de coloração "c", quanto "d" no quarto instar e o padrão de coloração "b" do corpo de ninfas de terceiro instar deu origem a indivíduos com qualquer um dos três padrões de coloração do quarto instar, "c", "d" ou "e". Na passagem do quarto para o quinto instar (quarta ecdise) e do quinto instar para as formas adultas (quinta ecdise), indivíduos com o padrão de coloração "c" do corpo, deram origem a indivíduos dos padrões "c" ou "d".

Adultos

Scaphura nigra é uma espécie polimórfica. Da criação de ninfas em laboratório, resultaram adultos com três padrões de coloração distintos, que também foram encontrados no campo. A caracterização destes padrões é apresentada nas tabelas 2 e 3.

Os diferentes padrões de Scaphura nigra, receberam aqui os nomes genéricos de suas vespas modelos, sendo então denominados: padrão "Pepsis", padrão "Entypus" e padrão "Polistes" (Figuras 9 a 14). O padrão "Entypus" foi o mais numeroso (40,13%), seguido pelos padrões "Pepsis" (35,20%) e "Polistes" (24,67%). A maioria dos machos pertenceu ao padrão "Pepsis" (56,55%) e das fêmeas ao padrão "Entypus" (59,81%), veja a figura 15.

De vinte adultos mantidos em laboratório, três indivíduos do padrão "Entypus" mudaram seu padrão de coloração, originando indivíduos do padrão "Pepsis". Esta capacidade de ninfas e adultos, de um padrão originar indivíduos de um outro padrão de coloração, será abordada com maiores detalhes na discussão, assim como a análise cariotípica que revelou a presença de um único cariótipo para os adultos dos diferentes padrões observados deste tetigoniídeo (Alejo Mesa e Carmem S. Fontanetti, com. pess.).

Tabela 2 - Medidas corporais de indivíduos adultos dos três padrões de *Scaphura nigra* observados. TC- tamanho da cabeça ao fim do abdomen, TA- tamanho da cabeça ao fim da asa, A- medida total da antena, G- tamanho da parte grossa da antena, M- Tamanho da mancha amarela da antena. Medidas expressas em centímetros.

	Padrão "Pepsis"	Padrão "Entypus"	Padrão "Polistes"
	$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\bar{x}$
TC	♂ 2,28±0,11	♂ 2,30±0,08	♂ 2,23±0,09
	n = 17	n = 10	n = 10
	♀ 2,64±0,08	♀ 2,69±0,08	♀ 2,89±0,08
	n = 9	n = 10	n = 10
TA	♂ 2,55±0,16	♂ 2,62±0,09	♂ 2,57±0,21
	n = 16	n = 7	n = 7
	♀ 2,92±0,09	♀ 2,77±0,18	♀ 2,90±0,14
	n = 7	n = 8	n = 9
A	♂ 3,11±0,35	♂ 2,93±0,31	♂ 2,89±0,27
	n = 10	n = 6	n = 6
	♀ 3,14±0,13	♀ 3,27±0,24	♀ 3,51±0,18
	n = 5	n = 5	n = 7
G	♂ 0,94±0,16	♂ 0,88±0,14	♂ 0,89±0,08
	n = 10	n = 6	n = 4
	♀ 0,98±0,23	♀ 1,18±0,25	♀ 0,92±0,14
	n = 5	n = 5	n = 5
M	♂ 0,186±0,019	♂ 0,175±0,025	♂ 0,187±0,014
	n = 6	n = 6	n = 7
	♀ 0,190±0,014	♀ 0,183±0,023	♀ 0,194±0,012
	n = 3	n = 6	n = 5

Tabela 3 - Descrição dos diferentes padrões observados de adultos de Scaphura nigra.

Padrão "Pepsis"	
Antenas	- 12 primeiros segmentos pretos e grossos, seguidos por 3 segmentos amarelos, ligados a parte final da antena, que é composta por mais de 20 segmentos finos e pretos.
Cabeça	- Totalmente preta.
Tórax	- Totalmente preto.
Abdomen	- Azul marinho brilhante, com pelos pretos que tornam a coloração geral do abdomen bem escura.
Asas	- Totalmente pretas.
Patras	- Pretas. O fêmur do terceiro par apresenta uma mancha verde triangular logo acima de sua região dilatada.
Padrão "Entypus"	
Antenas	- Iguais às do padrão "Pepsis".
Cabeça	- Totalmente preta.
Tórax	- Marrom bem escuro, com uma fina camada de pelos, o que lhe confere uma coloração ferruginea.
Abdomen	- Azul marinho ou verde escuro brilhante, com pelos mais claros que lhe dão uma tonalidade ferruginea.
Asas	- Marrom-avermelhadas, pretas na inserção ao tórax e com uma mancha preta arredondada no bordo final.
Patras	- Marrom escuras, tendendo ao preto. O fêmur do terceiro par também apresenta a mancha verde, triangular.
Padrão "Polistes"	
Antenas	- Os dois primeiros segmentos são marrons, o restante é igual ao dos outros dois padrões.
Cabeça	- marrom-avermelhada, com olhos marrom escuros.
Tórax	- Marrom, com partes avermelhadas e manchas amarelas na inserção dos apêndices.
Abdomen	- Até o 5º tergito, estes são divididos em bandas amarelas (4 a 5) e marrons, sendo o restante do abdomen marrom com uma fina camada de pelos marrons e pretos.
Asas	- Marrons, às vezes em tonalidade mais avermelhada.
Patras	- Marrons, mais claras nas junções. Também com a mancha verde presente no fêmur do terceiro par.



Figura 9 - Scaphura nigra, padrão "Pepsis" (macho).



Figura 10 - Vespa do gênero Pepsis (Pompilidae).



Figura 11 - Scaphura nigra, padrão "Entypus" (macho).



Figura 12 - Vespa da espécie Entypus ferruginipennis (Pompilidae).



Figura 13 - Scaphura nigra, padrão "Polistes" (fêmea).



Figura 14 - Vespa do gênero Polistes (Vespidae).

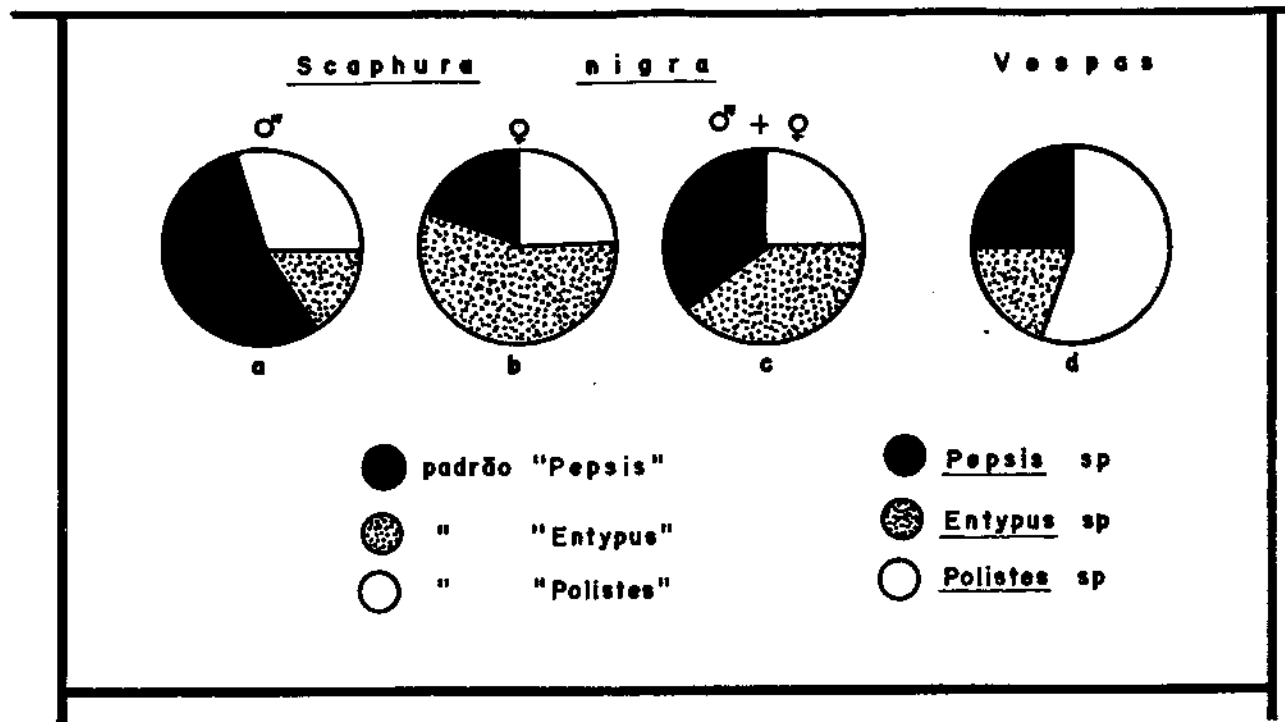


Figura 15 - Proporção encontrada no campo entre os diferentes padrões de Scaphura nigra, a- machos (n = 145), b- fêmeas (n = 107), c- machos+fêmeas (n = 304), d- entre as vespas consideradas modelos (n = 427).

3.1.3- Cruzamentos em laboratório e casais observados no campo.

Todos os casais mantidos em laboratório (Tabela 4) acasalaram e todas as fêmeas fecundadas desovaram, indicando que os diferentes padrões observados de S. nigra se inter cruzam e que estes cruzamentos originam zigotos, porém nada se sabe da viabilidade destes zigotos, pois as oviposições mantidas em cativeiro, tanto as resultantes de casais com indivíduos do mesmo padrão, quanto as de casais de padrões diferentes, não eclodiram. A tabela 5 mostra em números absolutos, o número de encontros naturalmente observados no campo, de casais de S. nigra em corte e cópula (Figura 16).

Tabela 4 - Cópulas observadas em laboratório entre casais de diferentes padrões de Scaphura nigra.

=====			
N = 17			
	Padrão "Pepsis" (fêmeas)	Padrão "Entypus" (fêmeas)	Padrão "Polistes" (fêmeas)
Padrão "Pepsis" (machos)	2	2	3
Padrão "Entypus" (machos)	1	2	3
Padrão "Polistes" (machos)	1	2	1
=====			

Tabela 5 - Casais de Scaphura nigra encontrados no campo em corte (c) ou cópula (x), entre 10 de Janeiro de 1988 e 10 de Janeiro de 1990.
N = 24 para corte / N = 8 para cópula

=====			
	Padrão "Pepsis" (fêmeas)	Padrão "Entypus" (fêmeas)	Padrão "Polistes" (fêmeas)
Padrão "Pepsis" (machos)	c = 1 x = 0	c = 12 x = 3	c = 4 x = 1
Padrão "Entypus" (machos)	c = 1 x = 0	c = 1 x = 0	c = 1 x = 0
Padrão "Polistes" (machos)	c = 0 x = 0	c = 4 x = 1	c = 3 x = 1
=====			



Figura 16 - Casal de Scaphura nigra em cópula,
na natureza. Macho do padrão "Polistes"
e fêmea do padrão "Entypus".
Foto de I. Sazima.

3.2 - História natural.

Ninfas e adultos de Scaphura nigra foram encontrados no campo nos meses mais quentes e úmidos do ano, no verão (Figura 17). A criação em laboratório, associada a observações de campo, permitiu verificar que os adultos morrem entre abril e maio, restando apenas os ovos, que sobrevivem em diapausa por todo o resto do ano até o início do próximo verão, quando novamente são encontradas no campo ninfas de primeiro instar.

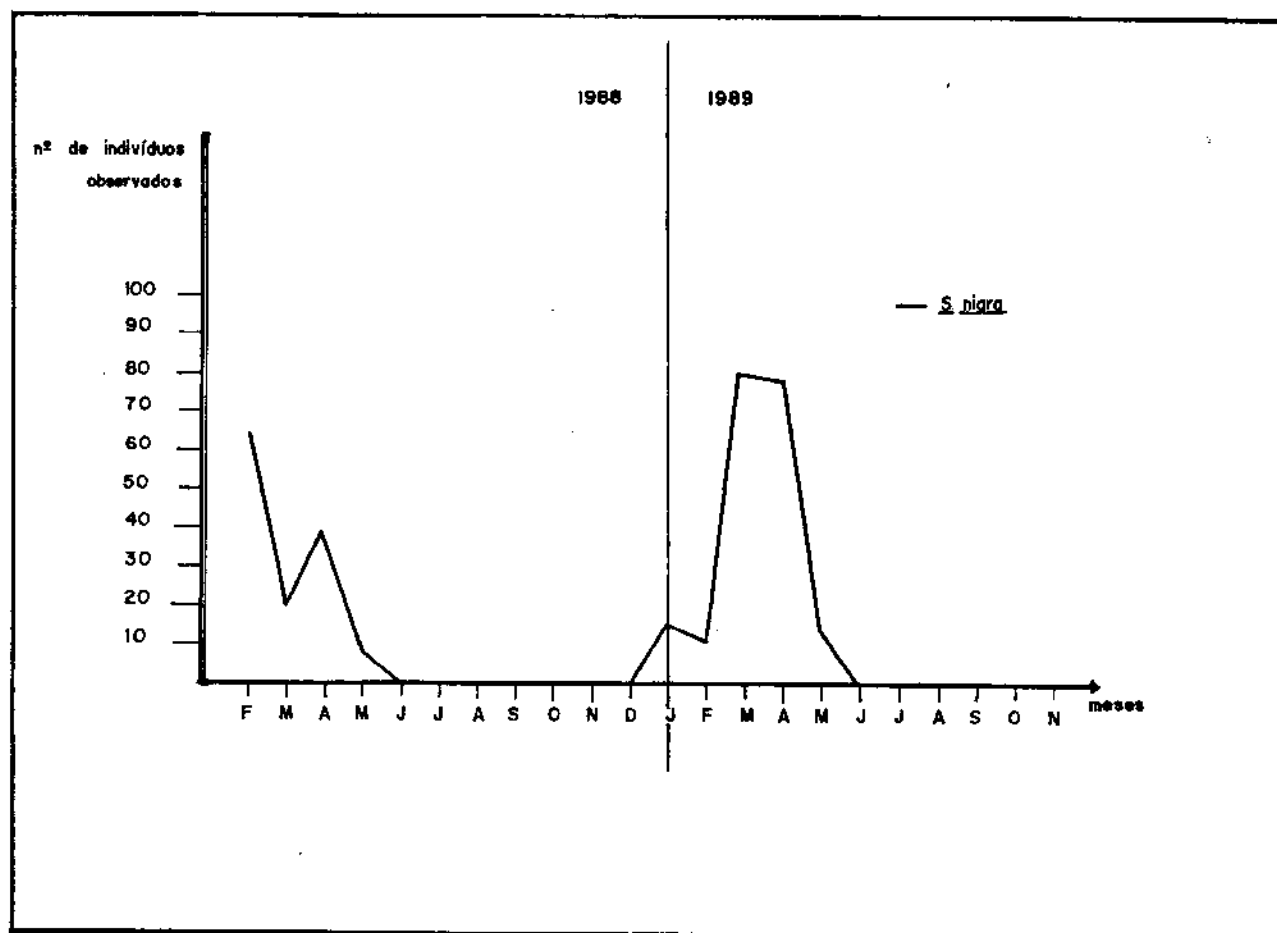


Figura 17 - Número total de indivíduos de Scaphura nigra (ninfas e adultos, dos três padrões), encontrados na área de estudo nos diferentes meses do ano.

Quanto a sua distribuição, S. nigra parece ocorrer em uma grande extensão do território brasileiro, em especial no sudeste do país, em áreas de floresta e também de cerrado (Figura 1). A vegetação das margens das trilhas da floresta, em geral inferior a dois metros de altura, foi o substrato mais utilizado por estes tetigonídeos. No final do ciclo, alguns indivíduos foram encontrados em estratos da vegetação superiores a quatro metros de altura e por duas vezes a mais de dez metros, no ápice de

mirtáceas. Um indivíduo de S. nigra pode ser encontrado isolado de outros indivíduos de sua espécie, porém na maioria das vezes estes insetos formam casais ou grupos de três a dez indivíduos dentro de um raio de cinco metros. A formação de grupos foi observada tanto para ninfas quanto para adultos.

Assim que a temperatura na mata começa a se elevar, a partir das 8:30 horas, a maioria dos indivíduos de Scaphura nigra, inicia algum tipo de atividade, como locomoção, alimentação, canto (estridulação) (Tabela 6).

Embora tenham sido encontrados indivíduos alimentando-se durante todo o dia, esta atividade concentrou-se principalmente no período da manhã (9:30 - 12:30 horas, 59% dos indivíduos). Não foi detectado um horário preferencial para a atividade de locomoção, tendo sido observados indivíduos caminhando pela vegetação em todos os horários do dia. A atividade de corte e/ou cópula ocorreu com maior frequência no final da tarde (78,4%) e no crepúsculo (28,1%), enquanto que a atividade de canto (estridulação) dividiu-se em dois períodos principais, no final da tarde, das 14:30 às 16:30 horas (33%), associada a atividade de corte e no final da manhã, das 9:30 às 11:30 horas (32,5%). À noite estes tetigonídeos permaneceram abrigados sob folhas.

Ninfas e adultos de S. nigra alimentam-se de flores, inclusive das estruturas sexuais. As ninfas, principalmente as de primeiro instar, alimentam-se de Sida carpinifolia L. (Malvaceae). Esta planta de porte herbáceo-arbustivo é muito abundante na área de estudo. Adultos e ninfas também alimentam-se de flores de outras famílias, como malváceas (Favonea sp e Urena lobata), passifloráceas (Passiflora amethystina) e também algumas

Tabela 6 - Atividades realizadas por adultos e ninfas de Scaphura nigra, nos diferentes horários do dia. Os resultados em cada horário representam a porcentagem sobre o número total de indivíduos observados na atividade.

		Alimentação	Locomoção	Canto	Corte e/ou Cápula
Horário	/	%	%	%	%
7:30 - 8:29		2	6,3	0	0
8:30 - 9:29		7	12,6	7,3	0
9:30 - 10:29		21	17,9	9	0
10:30 - 11:29		21	7,4	23,5	0
11:30 - 12:29		17	12,6	7,3	0
12:30 - 13:29		5	12,6	3,6	0
13:30 - 14:29		3	7,4	3,6	6,3
14:30 - 15:29		12	7,4	22	15,6
15:30 - 16:29		3	7,4	11	21,9
16:30 - 17:29		2	5,3	7,3	28,1
17:30 - 18:30		7	3,1	5,4	28,1
Nº indivíduos		n = 100	n = 95	n = 55	n = 32

vezes do pólen de melastomataceas (2 espécies) e leguminosas (1 espécie).

Os machos de Scaphura nigra cantam (estridulam), raspando a lima, uma estrutura presente na parte ventral da região anterior da asa esquerda (Figura 18 a,b) na paleta, uma estrutura em relêvo na borda da asa direita (Figura 18 c). As fêmeas não possuem estas estruturas, mas emitem sons respondendo ao chamado dos machos, raspando a parte ventral da asa esquerda sobre a parte dorsal da asa direita.

A análise do "canto" de chamada de S. nigra revelou que o som produzido por indivíduos com cada um dos três padrões de coloração, apresenta as mesmas características em suas propriedades acústicas (Figura 19). A estridulação de chamada foi utilizada para comparação por ter sido o som emitido mais comumente pelos três padrões. Este som apresentou alta intensidade, alcançando de 8 a 16 kiloHertz e taxa de repetição variável, de 6 a 15 chamadas a cada vinte segundos (15 séries de chamadas, 7 indivíduos). O número de notas de cada frase do "canto" de chamada variou entre 5 e 10 notas, $\bar{x} = 8,89 \pm 1,43$ notas, $n = 48$ frases, 2 indivíduos de cada padrão, total de 6 indivíduos).

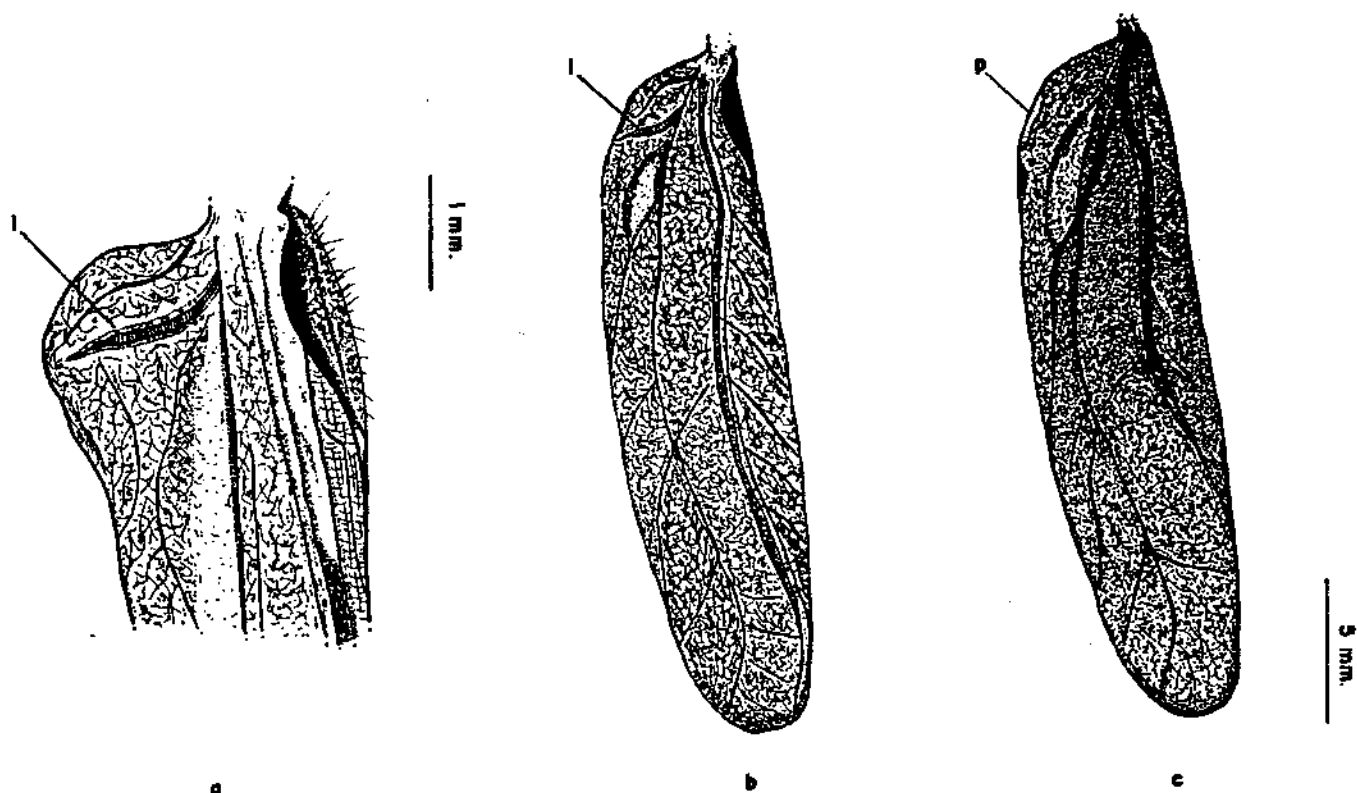


Figura 18 - Esquema das asas de um macho de Scaphura nigra.

"a" e "b" - vista ventral da asa esquerda, notar a lima (l). "c" - vista dorsal da asa direita, notar a paleta (p).

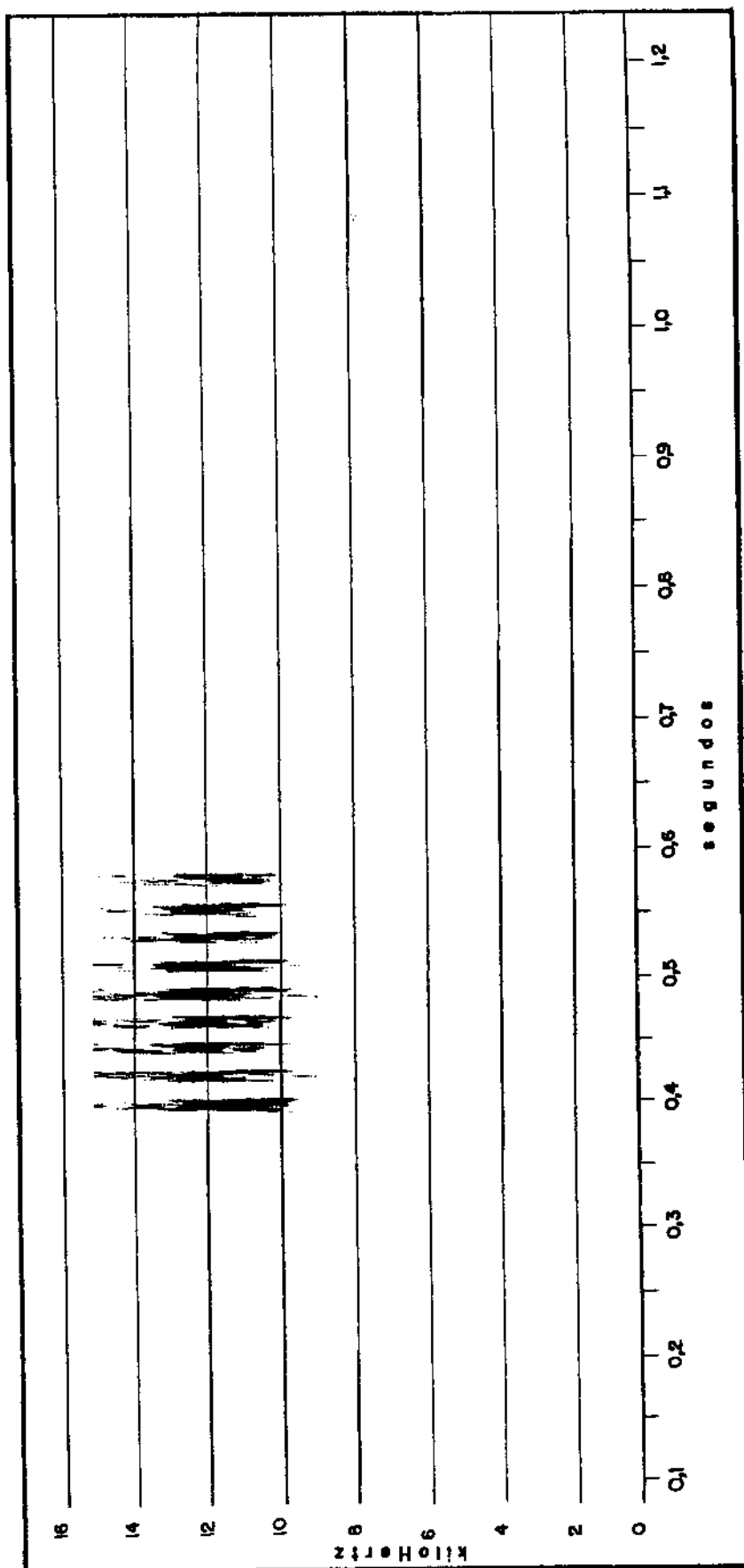


Figura 19 - "Canto" (estridulação de chamada) de *Scaphura nigra*, macho do padrão "Pepsis", Serra do Japi, 23 de março de 1989, 15:35 horas, 27°C (temperatura do ar).

3.3- Ecologia (Polimorfismo mimético batesiano).

Dados de campo e laboratório mostraram que os três padrões de Scaphura nigra apresentam as mesmas características de história natural, biologia do desenvolvimento e comportamento.

3.3.1- Aspectos comportamentais .

As características mais interessantes do comportamento de S. nigra foram as relacionadas ao mimetismo. Ao se sentirem ameaçados, os adultos dos três padrões de S. nigra exibem um comportamento muito semelhante ao comportamento exibido pelas vespas, quando são ameaçadas ou estão tentando capturar uma presa. Os adultos de S. nigra abrem e mantêm erguidas as asas anteriores, num ângulo de 45° em relação ao corpo. As asas posteriores são mantidas juntas e paralelas ao corpo. Ao mesmo tempo curvam o abdomen, passando a exibir movimentos de contração neste, batendo (aproximadamente duas vezes por segundo) com a parte final do abdomen contra o substrato, como se ferroassem (Figura 20). Mantém também suas antenas em movimentos alternados, para cima e para baixo, sendo possível percebê-las visualmente até sua parte mais grossa. A exibição deste comportamento pode variar de alguns segundos a mais de um minuto.

Vespas pompilídeas e polistíneas exibem voos curtos de 0,1 a 2 metros, pousando com as asas abertas e se locomovem abrindo e fechando as asas, quando estão entre a vegetação. Estes comportamentos são mimetizados por S. nigra, que também exibe um som semelhante ao som produzido pelas vespas quando em vôo.



Figura 20 - Comportamento usado por Scaphura nigra para imitar as vespas modelos, mostrando diferentes posturas adotadas pelo mímico (macho do padrão "Pepsis"), quando perturbado.

3.3.2- Aspectos morfológicos, biológicos e ecológicos .

As ninfas dos instares iniciais de S. nigra se parecem com formigas em sua forma e comportamento, entretanto diferem em padrão de coloração de formigas da área de estudo.

As principais semelhanças observadas, entre os mimicos e os modelos, foram o padrão de coloração e forma corporal, o horário de atividade, o substrato ambiental utilizado, o período de maior número de indivíduos no campo e os aspectos comportamentais. Os três padrões de mimicos e modelos utilizaram o mesmo ambiente, as trilhas, clareiras e bordas da floresta, durante os mesmos horários do dia (Tabela 7).

Dois dos padrões de S. nigra mimetizam vespas da família Pompilidae, vespas solitárias, que caçam aranhas para alimentar sua prole. Os adultos destas vespas podem se alimentar sugando parte do líquido corporal de suas presas e também néctar de flores. O padrão "Pepsis" do mimico (Figura 9), tem como modelo as vespas Pepsis sp. (Pompilidae:Pepsinae), (Figura 10). O padrão "Entypus" do mimico (Figura 11), imita vespas do gênero Entypus Dahlbom (Pompilidae:Pepsinae), principalmente E. ferruginipennis Haliday (Figura 12) e E. bituberculatus Guérin. Nestes dois padrões de Scaphura nigra as semelhanças morfológicas e de coloração entre mimicos e modelos são acentuadas (veja as Tabelas de 8 a 11).

Estes dois padrões do mimico, "Pepsis" e "Entypus", apresentaram um pico populacional no mesmo período que seus modelos, sendo que durante alguns meses do ano, o número de

Tabela 7 - Comparação do horário de atividade de Scaphura nigra e das diferentes vespas modelos. Os dados são referentes ao número de indivíduos (em porcentagem), do mimico ou do modelo, observados realizando algum tipo de atividade, diferente do repouso, em cada uma das faixas de horário do dia.
Dados obtidos entre Janeiro de 1988 e Maio de 1989.

Horário	MÍMICOS		MODELOS	
	<i>S. nigra</i>	<i>Pepsis</i> sp	<i>Entypus</i> sp	<i>Polistes</i> sp
	%	%	%	%
7:30 - 8:29	6,00	0	4,75	0
8:30 - 9:29	15,0	2,44	19,1	13,27
9:30 - 10:29	21,0	14,63	14,3	11,5
10:30-11:29	14,0	24,4	19,1	11,5
11:30-12:29	9,00	12,2	7,0	11,5
12:30-13:29	4,00	12,2	14,3	14,16
13:30-14:29	4,00	14,63	14,3	10,6
14:30-15:29	14,0	7,31	4,75	14,16
15:30-16:29	6,00	2,44	2,4	7,96
16:30-17:29	4,00	2,44	0	5,35
17:30-18:30	3,00	7,31	0	0
N =	100	41	42	113

Tabela 8 - Comparação de medidas corporais entre adultos do mimico, *S. nigra* (padrão "Pepsis") e dos modelos, vespas *Pepsis* sp. TC- tamanho da cabeça ao fim abdomen, TA- tamanho da cabeça ao fim da asa, A- medida total da antena, G- tamanho da parte grossa da antena, M - tamanho da mancha amarela da antena. Dados expressos em centímetros.
 * Note a diferença quanto a " A " e a semelhança quanto a " G ", " G " e " A " são iguais para a Vespa.

<u>Scaphura nigra</u>		<u>Vespa modelo</u>	
<u>$\bar{x}$</u>		<u>$\bar{x}$</u>	
TC	♂ 2,28±0,11	♂ + ♀	
	n = 17		
	♀ 2,64±0,08	2,51±0,43	
	n = 9	n = 12	
TA	♂ 2,55±0,16	♂ + ♀	
	n = 16		
	♀ 2,92±0,09	2,64±0,44	
	n = 7	n = 12	
A	♂ 3,11±0,35	♂ + ♀	
	n = 10		
	♀ 3,14±0,13	0,96±0,17	
	n = 5	n = 12	
G	♂ 0,94±0,16	♂ + ♀	
	n = 10		
	♀ 0,98±0,23	0,96±0,17	
	n = 5	n = 12	
M	♂ 0,186±0,19	♂ + ♀	
	n = 6		
	♀ 0,190±0,014	0,30±0,18	
	n = 3	n = 12	

Tabela 9 - Analogia mimética morfológica e comportamental entre *Scaphura nigra* (P. "Pepsis") e sua vespa modelo (*Pepsis* sp.)

MODELO - Vespa - <i>Pepsis</i> sp.	MÍMICO - <i>Scaphura nigra</i> - Padrão "Pepsis"
1- Abdomen azul marinho brilhante (metálico), com pelos pretos que tornam a coloração geral bem escura.	1- Abdomen azul marinho brilhante (metálico), com pelos pretos que tornam a coloração geral bem escura.
2- Cabeça e tórax totalmente pretos. Asas pretas e brilhantes.	2- Cabeça e tórax totalmente pretos. Asas pretas e brilhantes.
3- Antenas com 11 segmentos (± 1 cm), sendo os primeiros segmentos pretos (± 4 a 6), seguidos por 3 ou 5 segmentos amarelos (± 3 mm) e com os dois últimos segmentos pretos.	3- Antenas com os 12 segmentos iniciais pretos (± 1 cm) e mais grossos (de espessura semelhante a das vespas modelo), seguidos por 3 ou 4 segmentos amarelos (± 2 mm), que se afinam, sendo os segmentos restantes da antena (± 20) bem finos e pretos, o que os torna praticamente imperceptíveis à distância.
4- Atividade durante o dia, mesmo nos horários mais quentes utilizando a vegetação das margens da trilha da floresta.	4- Atividade durante o dia, mesmo nos horários mais quentes utilizando a vegetação das margens da trilha da floresta.
5- Voos curtos (0,1 a 2 m), emitindo zumbido. Pousa com as asas abertas e caminha pela vegetação abrindo e fechando as asas.	5- Voos curtos (0,1 a 2 m), emitindo zumbido. Pousa com as asas abertas e caminha pela vegetação abrindo e fechando as asas.
6- Quando ameaçada, capturada ou tentando capturar uma presa abre as asas anteriores mantendo-as erguidas, movimenta as antenas alternadamente para cima e para baixo (1 a 3 alternações/seg) e curva o abdômen tentando ferrosar o agressor ou a presa.	6- Quando ameaçada abre as asas anteriores mantendo-as erguidas, movimenta as antenas alternadamente para cima e para baixo (1 a 3 alternações / seg), curva o abdômen e com movimentos de contração passa a bater com o final do abdômen no substrato (± 2 vezes/seg), como se pudesse ferrosar.

Tabela 10- Comparação de medidas corporais entre adultos do minico, S. nigra (padrão "Entypus") e dos modelos, vespas Entypus sp. TC- tamanho da cabeça ao fim abdomen, TA- tamanho da cabeça ao fim da asa, A- medida total da antena, G- tamanho da parte grossa da antena, M- tamanho da mancha amarela da antena. Dados expressos em centímetros.
 * Note a diferença quanto a " A " e a semelhança quanto a " G ". " G " e " A " são iguais para a vespa.

<u>Scaphura nigra</u>		<u>Vespa modelo</u>	
	$\bar{x}$		$\bar{x}$
TC	♂ 2,30±0,08	♂ + ♀	
	n = 10		
	♀ 2,69±0,08	2,29±0,42	
	n = 10	n = 15	
TA	♂ 2,62±0,09	♂ + ♀	
	n = 7		
	♀ 2,77±0,18	2,41±0,45	
	n = 8	n = 15	
A	♂ 2,93±0,31	♂ + ♀	
	n = 6		
	♀ 3,27±0,24	1,31±0,35	
	n = 5	n = 15	
G	♂ 0,88±0,14	♂ + ♀	
	n = 6		
	♀ 1,18±0,25	1,31±0,35	
	n = 5	n = 15	
M	♂ 0,175±0,025	♂ + ♀	
	n = 6		
	♀ 0,183±0,023	0,94±0,06	
	n = 6	n = 15	

Tabela 11- Analogia mimética morfológica e comportamental entre Scaphura nigra (P. "Entypus") e sua vespa modelo (Entypus sp.)

MODELO - Vespa - <u>Entypus</u> sp.	MIMICO - Scaphura nigra - Padrão "Entypus".
1- Abdomen azul marinho ou verde (metálico), com pelos pretos. O 12 tergito possui pelos marrons que lhe confere um tom ferrugem.	1- Abdomen azul marinho ou verde (metálico), com pelos pretos. Os três primeiros tergitos têm uma coloração ferrugínea devido a presença de pelos mais claros.
2- Cabeça e tórax totalmente pretos com pelos marrons que dão um tom ferrugíneo. Asas marron avermelhadas, pretas junto ao tórax, com uma mancha preta no bordo final das asas anteriores.	2- Cabeça preta e tórax marron com fina camada de pelos que lhe confere uma coloração ferrugínea. Asas marron avermelhadas, com uma mancha preta no bordo final das asas anteriores.
3- Antenas com 11 segmentos ($\pm 1,3$ cm), sendo os primeiros segmentos pretos (de 4 a 6), seguidos por 3 ou 5 segmentos amarelos (± 3 mm) e com os dois últimos segmentos pretos. <u>La ferruginipennis</u> tem o 19 segmento preto e os outros são amarelos.	3- Antenas com os 12 segmentos iniciais pretos (± 1 cm) e mais grossos, seguidos por 3 ou 4 segmentos amarelos (± 2 mm), que se afinam, sendo os segmentos restantes da antena (± 20) bem finos e pretos, o que os torna praticamente imperceptíveis à distância.
4- Atividade durante o dia, mesmo nos horários mais quentes utilizando a vegetação das margens da trilha da floresta.	4- Atividade durante o dia, mesmo nos horários mais quentes utilizando a vegetação das margens da trilha da floresta.
5- Voos curtos (0,1 a 2 m), emitindo zunido. Pousa com as asas abertas e caminha pela vegetação abrindo e fechando as asas.	5- Voos curtos (0,1 a 2 m), emitindo zunido. Pousa com as asas abertas e caminha pela vegetação abrindo e fechando as asas.
6- Quando ameaçada, capturada ou tentando capturar uma presa abre as asas anteriores mantendo-as erguidas, movimenta as antenas alternadamente para cima e para baixo (1 a 3 alternações/seg) e curva o abdome tentando ferroar o agressor ou a presa.	6- Quando ameaçado abre as asas anteriores mantendo-as erguidas, movimenta as antenas alternadamente para cima e para baixo (1 a 3 alternações/seg), curva o abdome e com movimentos de contração passa a bater com o final do abdome no substrato (± 2 vezes/seg), como se pudesse ferroar.

indivíduos dos mimicos no campo foi superior ao de seus modelos (Figura 21b e 22b, respectivamente). Entretanto, as vespas modelos ocorreram no campo o ano todo, ao passo que os mimicos somente no verão.

O terceiro padrão de S. nigra, "Polistes" (Figura 13), mimetiza vespas Polistes sp. (Vespidae:Polistinae, Figura 14), que são vespas sociais que caçam larvas de insetos e coletam pólen e néctar para se alimentar e para nutrir as larvas de seus ninhos. Apesar de muito semelhante ao modelo em padrão de coloração (Tabela 12), este padrão do mimico é o que apresentou menor semelhança morfológica com seu modelo (Tabela 13).

O padrão "Polistes" (Figura 23b), à semelhança dos padrões "Pepsis" e "Entypus", também apresentou seu pico populacional no mesmo período que seu modelo. No entanto, para este padrão, além das vespas modelos estarem presentes no campo o ano todo, estas foram muito abundantes, especialmente no verão, quando ocorrem os mimicos.

Observações pessoais, confirmadas por Wesley R. Silva (Silva 1991, no prelo), indicam que o período de reprodução das aves na Serra do Japi ocorre entre agosto e dezembro. Se considerarmos aves como operadores na relação mimética estudada, seu período de reprodução pode ser incluído em qualquer um dos gráficos de dinâmica populacional dos mimicos e modelos (Figura 24). Desta forma, tendo determinado os períodos de ocorrência de modelos, mimicos e predadores adultos e jovens na natureza, torna-se possível visualizar a relação mimética com maior clareza, o que será abordado na discussão.

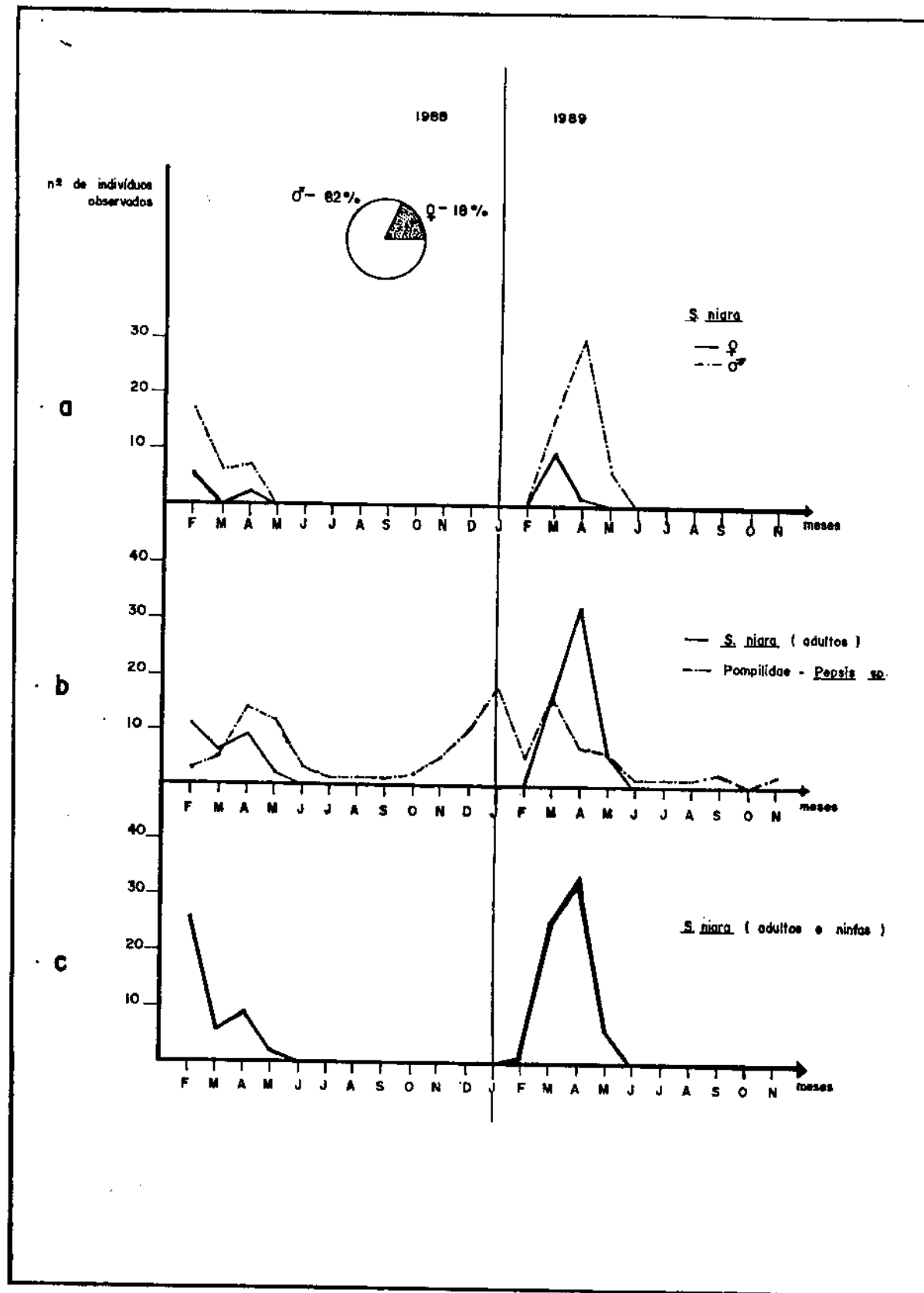


Figura 21 - Dados referentes à distribuição anual de *Scaphura nigra*, padrão "Pepsis". "a" - Comparação entre a distribuição e a proporção de machos e fêmeas do padrão (o diagrama circular refere-se aos dois anos) "b" - Comparação entre adultos do mimico e das vespas modelos, *Pepsis* sp (Pompilidae). "c" - dados referentes a adultos e ninfas de *S. nigra* .

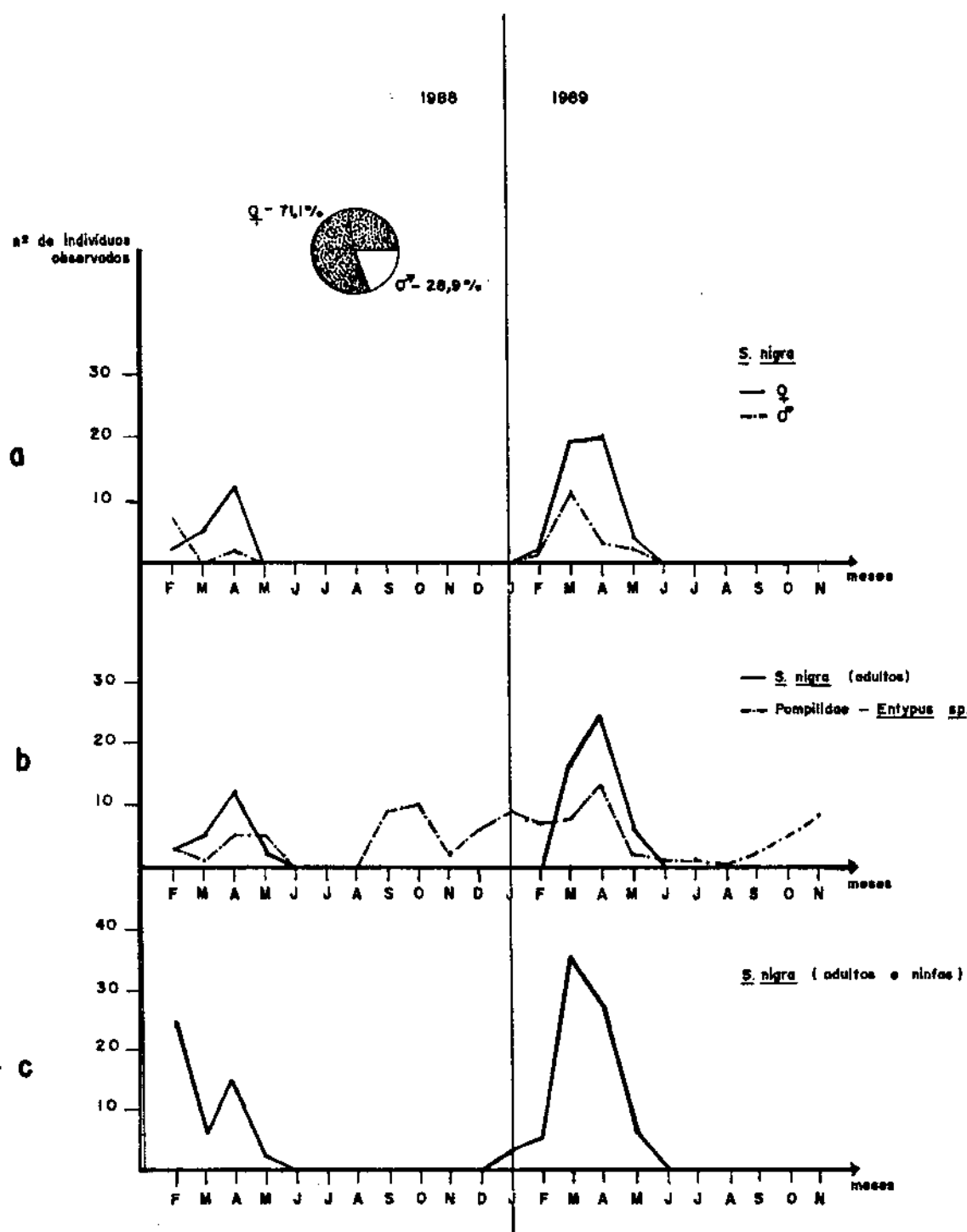


Figura 22 - Dados referentes à distribuição anual de Scaphura nigra, padrão "Entypus". "a" - Comparação entre a distribuição e a proporção de machos e fêmeas do padrão (o diagrama circular refere-se aos dois anos) "b" - Comparação entre adultos do mimico e das vespas modelos, Entypus sp (Pompilidae). "c" - dados referentes a adultos e ninfas de S. nigra .

Abela 12 - Analogia mimética morfológica e comportamental entre Scaphura nigra (P. "Polistes") e sua vespa modelo (Polistes sp.)

MODELO - Vespa - Polistes sp.

MIMICO - Scaphura nigra - Padrão "Polistes".

- 1- Abdomen marrom com manchas amarelas nos 2 ou 3 primeiros tergitos, algumas vezes com manchas amarelas também nas laterais e na região ventral do abdômen.
 - 2- Cabeça e tórax marrom avermelhados, com algumas partes amarelas.
 - 3- Antenas com 11 segmentos ($\pm 0,5$ cm), sendo os dois primeiros segmentos e os dois últimos amarelos e os intermediários marrons.
 - 4- Atividade durante o dia, mesmo nos horários mais quentes utilizando a vegetação das margens da trilha da floresta.
 - 5- Voos curtos (0,1 a 2 m), emitindo zumbido. Pousa com as asas abertas e caminha pela vegetação abrindo e fechando as asas.
 - 6- Quando ameaçada, capturada ou tentando capturar uma presa abre as asas anteriores mantendo-as erguidas, movimenta as antenas alternadamente para cima e para baixo (1 a 3 alternações/seg) e curva o abdômen tentando ferrosar o agressor ou a presa.
- 1- Até o 5º tergito abdominal apresenta os segmentos divididos em anéis (bandas) amarelas (4 a 5) e marrom escuros, sendo todo o restante do abdômen marrom escuro.
- 2- Cabeça e tórax marrom avermelhados, com manchas amarelas no tórax. Asas marrom avermelhadas.
- 3- Antenas com os 2 segmentos iniciais marrons, seguidos por 10 segmentos pretos. Estes 12 segmentos iniciais são mais espessos que os demais. Mais 2 ou 3 segmentos amarelos (± 2 mm), que se afinam, sendo os segmentos restantes da antena (± 20) bem finos e pretos, o que os torna praticamente imperceptíveis à distância.
- 4- Atividade durante o dia, mesmo nos horários mais quentes utilizando a vegetação das margens da trilha da floresta.
- 5- Voos curtos (0,1 a 2 m), emitindo zumbido. Pousa com as asas abertas e caminha pela vegetação abrindo e fechando as asas.
- 6- Quando ameaçada abre as asas anteriores mantendo-as erguidas, movimenta as antenas alternadamente para cima e para baixo (1 a 3 alternações/seg), curva o abdômen e com movimentos de contração passa a bater com o final do abdômen no substrato (± 2 vezes/seg), como se pudesse ferrosar.

Tabela 13 - Comparação de medidas corporais entre adultos do mimico, S. nigra (padrão "Polistes") e dos modelos, vespas Polistes sp. TC- tamanho da cabeça ao fim abdomen, TA- tamanho da cabeça ao fim da asa), A- medida total da antena, G- tamanho da parte grossa da antena, M- tamanho da mancha amarela da antena. Dados expressos em centímetros.

<u>Scaphura nigra</u>		<u>Vespa modelo</u>	
$\bar{x}$		$\bar{x}$	
TC	♂ 2,23±0,09	♂ + ♀	
	n = 10		
	♀ 2,89±0,08	1,87±0,16	
	n = 10	n = 19	
TA	♂ 2,57±0,21	♂ + ♀	
	n = 7		
	♀ 2,90±0,14	1,94±0,17	
	n = 9	n = 19	
A	♂ 2,89±0,27	♂ + ♀	*
	n = 6		
	♀ 3,51±0,18	0,53±0,10	
	n = 7	n = 19	
G	♂ 0,89±0,08	♂ + ♀	*
	n = 4		
	♀ 0,92±0,14	0,53±0,10	
	n = 5	n = 19	
M	♂ 0,187±0,014	♂ + ♀	
	n = 7		
	♀ 0,194±0,012	0,13±0,07	
	n = 5	n = 19	

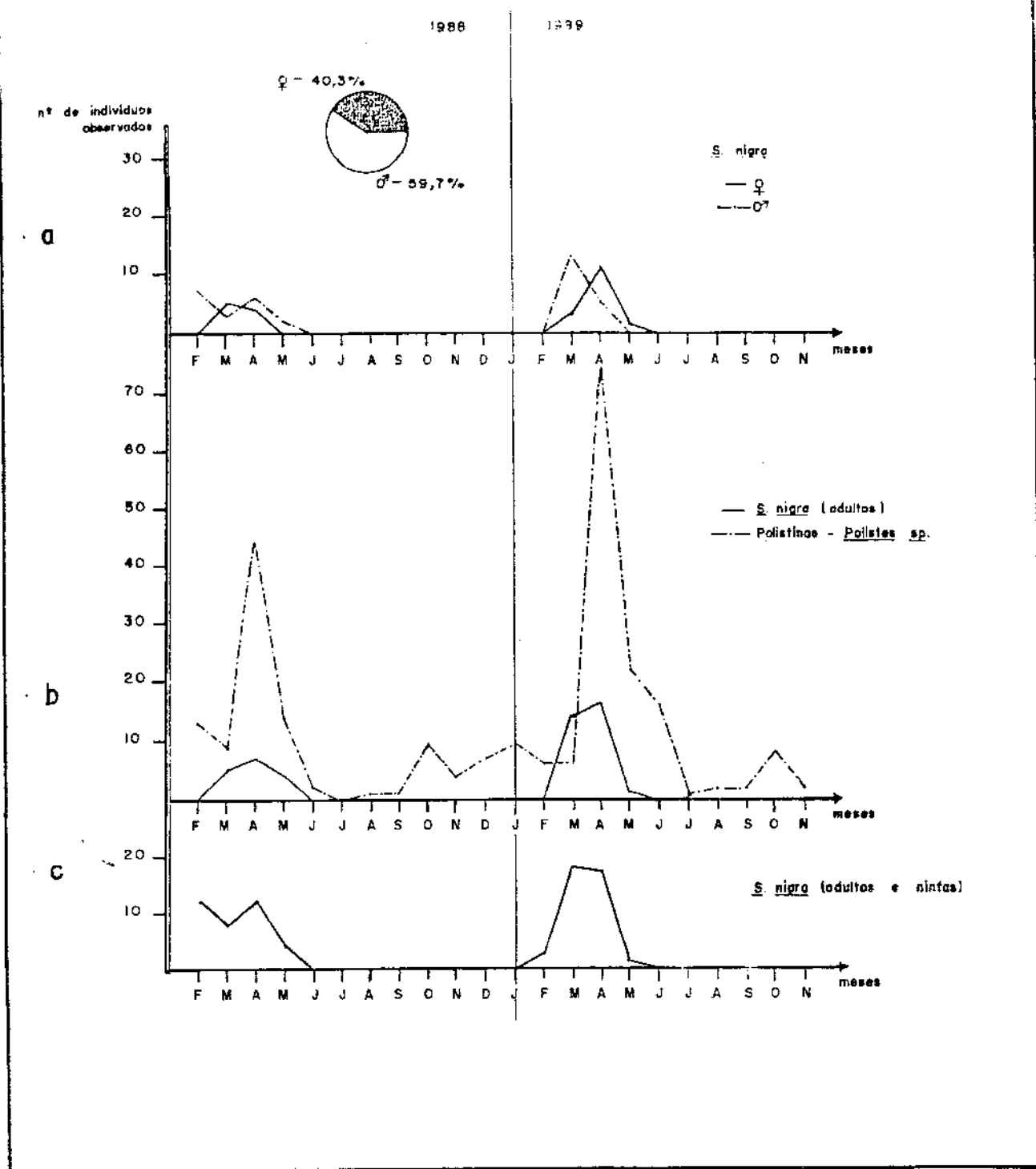


Figura 23 - Dados referentes a distribuição anual de *Scaphura nigra*, padrão "Polistes". "a" - Comparação entre a distribuição e a proporção de machos e fêmeas do padrão (o diagrama circular refere-se aos dois anos); "b" - Comparação entre adultos do mimico e das vespas modelos, *Polistes* sp (Vespidae). "c" - dados referentes a adultos e ninfas de *S. nigra*.

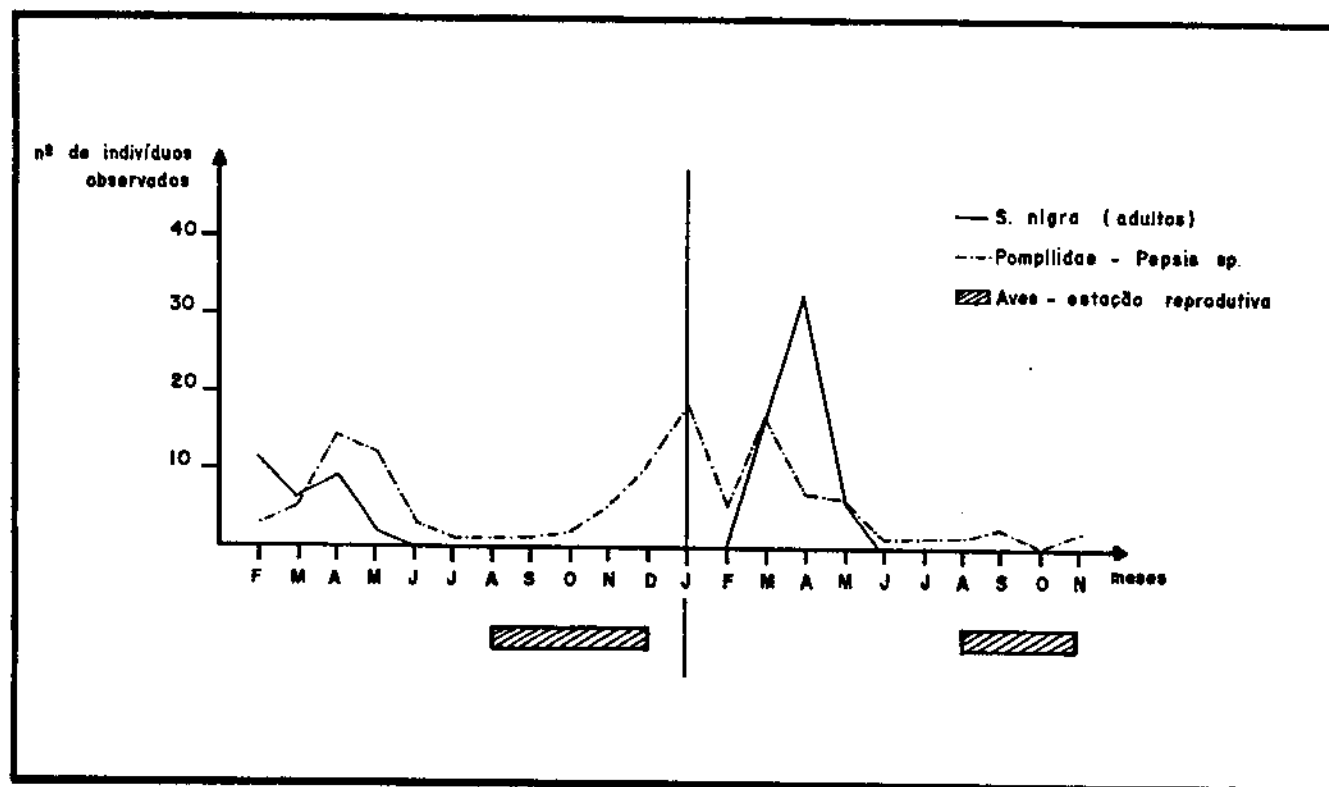


Figura 24 - Distribuição ao longo do ano de um dos padrões do mimico, *Scaphura nigra* (neste caso padrão "Pepsis") e de suas respectivas vespas modelos, comparada com o período de reprodução das aves na Serra do Japi.

3.4 - Testes de palatabilidade e predação.

As aranhas predaram todos os indivíduos de Scaphura nigra oferecidos. Os jacus predaram as esperanças verdes oferecidas no início do experimento, mas quando um indivíduo do padrão "Pepsis" foi colocado na gaiola, mesmo este não tendo exibido nenhum comportamento mimico de vespas, a ave subiu para o poleiro mais alto da gaiola e lá permaneceu, movendo a cabeça para um lado e para o outro, olhando em direção ao inseto. Ao ser retirado o indivíduo de S. nigra, padrão "Pepsis", da gaiola e após o intervalo ser oferecida uma esperança verde, a ave permaneceu no alto da gaiola. Quando foram colocados indivíduos dos padrões "Entypus" e "Polistes" na gaiola, as aves exibiram novamente características de inquietação que se intensificavam quando os mimicos exibiam o comportamento característicos das vespas, de abrir as asas e curvar o abdomen como se pudessem ferroar.

As galinhas predaram as vespas modelo, os mimicos e as esperanças verdes oferecidas como presas palatáveis. Cabe salientar que, em nenhum dos ataques efetuados pelas galinhas, as vespas exibiram qualquer tentativa de ferroar o agressor, procurando fugir da área do teste. A presença das vespas provocou nos jacus o mesmo comportamento de inquietação causado pelos mimicos.

4. DISCUSSÃO

4.1 - Biologia e historia natural.

Em geral, os Tettigoniodea brasileiros apresentam cinco ecdises, desde os estágios imaturos até o surgimento dos adultos (Lima 1954) e Scaphura nigra manteve-se neste padrão geral. Evans (1984) discute que as mudas nos estágios imaturos dos insetos, são influenciadas pela ação hormonal e também pela alimentação, disponibilidade de espaço e por outros aspectos físicos e biológicos do ambiente. Embora os indivíduos de S. nigra tenham sido mantidos nas mesmas condições em laboratório, o tempo de duração de cada instar ninfal foi bastante variável, o que possivelmente representou um reflexo de variação na resposta individual para condições ambientais semelhantes.

Ninfas de primeiro instar foram observadas no campo somente em janeiro e início de fevereiro e adultos em cópula ou ovipondo de março ao final de maio. Não foram observadas ninfas ou adultos no campo a partir de junho até o início do verão seguinte, podendo-se supor que de junho a janeiro (ou por aproximadamente nove meses) esta espécie sobreviveu no campo em diapausa, na forma de ovo. Masaki & Walker (1987) caracterizam o ciclo reprodutivo de ortópteros que, como S. nigra, apresentam um único período de reprodução por ano e se utilizam de uma das fases do desenvolvimento (ovo, ninfa, ou adulto) para sobreviver em diapausa aos períodos mais desfavoráveis do ano, como sendo um ciclo heterodinâmico-univoltino. Para S. nigra o período desfavorável do ano iniciou-se no final do outono, quando

provavelmente a menor disponibilidade de água, temperatura baixa e a escassez de recursos alimentares foram fatores limitantes.

4.2 - Polimorfismo.

4.2.1 - Caracterização .

Os resultados do estudo da biologia, história natural, comportamento e estridulação, dos três padrões de Scaphura nigra, foram os principais aspectos que, comparados, levaram à conclusão de que S. nigra é uma espécie polimórfica. Análises dos cariótipos, feitas para os diferentes padrões (A. Mesa, com. pess.), indicaram que as diferentes formas deste inseto são padrões genéticos distintos de uma mesma espécie.

A exemplo do observado para S. nigra, a mudança de coloração entre os diferentes padrões de tetigoniídeos polimórficos, assim como uma pequena variação no tamanho, tem sido descrita para outras espécies da sub-família Phaneropterinae. Destacam-se os gêneros Barbilistes, Polysarchus, Poecilimon e Ephippiger (Chopard 1951, Bei-Benke 1954, Verdier 1958, Hartley & Bugren 1986). Hartley & Bugren (1986) apontaram a característica da mudança de coloração entre os padrões da espécie Ephippiger ephippiger e a taxonomia baseada principalmente em aspectos morfológicos e de coloração, como sendo os principais motivos pelos quais os diferentes padrões desta espécie sejam muitas vezes considerados ,erroneamente, como espécies distintas. Problemas semelhantes a este vêm ocorrendo com os diferentes padrões de S. nigra, havendo a necessidade de uma ampla e

detalhada revisão taxonômica do grupo, considerando-se também os aspectos da biologia, história natural, comportamento, citogenética e sons das diferentes espécies descritas.

A semelhança do que tem sido feito, utilizando-se o canto de aves e anfíbios na determinação e diferenciação de espécies, o canto (estridulação) dos tetigonídeos pode ser usado para os mesmos propósitos (Lima 1954, Alexander 1967). Faber (1928) apud Lima (1954), publicou uma chave para a determinação das espécies de tetigonídeos da Alemanha, segundo o tipo de estridulação que produzem. Como os três padrões de S. nigra produzem sons com as mesmas características em suas propriedades acústicas, este foi mais um aspecto a reforçar a hipótese do polimorfismo em S. nigra.

Observações de campo e laboratório demonstraram ser comum a cópula entre indivíduos de padrões distintos. A ocorrência de acasalamentos entre indivíduos de S. nigra com padrões de coloração distintos tem papel fundamental na manutenção do polimorfismo. Pela própria definição do termo, esta variação genética descontínua é caracterizada pela ocorrência de vários fenótipos profundamente distintos dentro de uma única população intercruzante (Mayr 1977, Ford 1975).

Devido ao reduzido número de cópulas observadas no campo não foi possível afirmar se há algum tipo de preferência por parceiro de acasalamento entre indivíduos dos três padrões.

Hartley e Bugren (1986) demonstraram em laboratório, que para o tetigonídeo polimórfico Ephippiger ephippiger, as mudanças de coloração, de um padrão para outro, são irreversíveis e dependentes de densidade. Ou seja, estes autores afirmam que o

inseto é capaz não só de produzir padrões de coloração que mudam de uma forma para outra, mas que esses padrões dependem da densidade relativa de cada padrão. Se há muitos indivíduos com um dado padrão de coloração, alguns indivíduos deste padrão mudam sua coloração para a de um outro padrão, menos frequente.

Scaphura nigra mostrou a capacidade de mudar de padrão de coloração, entretanto não tenho dados que permitam deduzir se houve ou não relação com a densidade de cada padrão no ambiente. O hábito desta espécie formar pequenos grupos na natureza, observado tanto para ninfas quanto para adultos, pode ter um papel neste processo. A formação de grupos possibilitaria uma avaliação, para cada indivíduo, da densidade de cada padrão presente na população. Sendo S. nigra um mimico de vespas, estas mudanças de padrão também poderiam estar relacionadas com a densidade das vespas modelos. A capacidade de mudar de padrão explicaria, ao menos em parte, a menor ocorrência no campo de indivíduos do padrão "Polistes", cujos modelos são muito mais abundantes que os modelos dos outros padrões de S. nigra.

4.2.2 - Bases genéticas .

No presente trabalho não há dados sobre as bases genéticas da herança do polimorfismo de Scaphura nigra. Provavelmente, o polimorfismo é controlado por um grande número de alelos múltiplos (ou por pseudo-alelos em locos muito próximos), como ocorre no caso dos genes que controlam os padrões de colorido em gafanhotos (Mayr 1977), ou por supergenes, como ocorre no polimorfismo de Papilio (Clarke & Sheppard 1959, 1960, 1962 a,b,

1963, 1971, 1972, Clarke, Sheppard & Thornton 1968).

As mudanças de um padrão para outro em S. nigra, talvez possam ser o resultado da ação de genes modificadores. Mesmo quando o fenótipo é afetado por um grande número de genes, é possível que um deles venha a servir como gene "interruptor", que coloca o fenótipo em um rumo completamente diferente, novo, tal como o gene determinante do sexo em certos organismos, ou aquele relacionado com polimorfismo mimético (Mayr 1977).

4.3 - Mimetismo.

4.3.1 - Caracterização .

Scaphura nigra é um inseto palatável. Não há espécies conhecidas de tettigoniídeos que apresentem secreções defensivas com propriedades tóxicas ou algum grau de impalatabilidade (Hartley e Bugren 1986). Vespas, em geral, são tidas como modelos aposemáticos para muitas espécies de mimicos (Mostler 1935, Rothschild 1964, Wickler 1968, Edmunds 1974, Waldbauer et al. 1977, Waldbauer 1988 a,b). Como S. nigra é um inseto polimórfico, palatável e mimico de vespas, que são modelos aposemáticos, o presente estudo apresenta um exemplo claro de polimorfismo mimético batesiano.

Além de muito semelhantes a seus modelos em forma, padrão de coloração, horário de atividade e substrato utilizado, estes mimicos batesianos apresentam características comportamentais que têm destaque na caracterização deste mimetismo. Além de imitar as vespas modelos em seu comportamento de vôo e de locomoção na

vegetação, o comportamento exibido pelos três padrões de S. nigra quando se sentem ameaçados, abrindo e erguendo as asas, movendo as antenas alternadamente para cima e para baixo e curvando o abdômen como se pudessem ferroar, imita com perfeição os modelos quando em situação semelhante. Scaphura nigra fornece um ótimo exemplo da importância que os caracteres comportamentais têm nas relações miméticas. Este aspecto tem sido salientado também por outros autores (e.g. Waldbauer 1970, 1988 a,b, Opler 1981, Oliveira e Sazima 1985, Pough 1988, Oliveira 1988, Del-Claro 1991).

4.3.2 - Dinâmica .

Os padrões "Pepsis" e "Entypus", de Scaphura nigra, foram os que apresentaram maior semelhança com seus modelos em forma e padrão de coloração. Também as características da dinâmica populacional destes padrões do mimico e de seus modelos foram muito similares. Nota-se que a população dos mimicos foi superior à dos modelos durante alguns meses. Ford (1936), Carpenter (1949) e Huheey (1964) propuseram a hipótese de que o mimetismo é mais efetivo quando a frequência do modelo excede a do mimico. Entretanto, mesmo sendo apontada como uma das premissas para a ocorrência do mimetismo Batesiano, Rettenmeyer (1970) indicou que ainda não foi demonstrada a necessidade da população dos modelos ser superior à dos mimicos, para que a relação mimética seja preservada. Sheppard (1958), Brower (1960), Owen & Chanter (1972), Opler (1981) e Waldbauer (1988b) demonstraram que mimicos podem superar numericamente seus modelos sem que a vantagem

seletiva do mimetismo seja perdida.

A ocorrência dos três padrões do mimico no campo, somente durante três ou quatro meses, aumenta a probabilidade da relação mimética ser preservada. Alguns autores, como Mostler (1935), Rothschild (1964) e Waldbauer et al. (1977), demonstraram que predadores aprendem a evitar vespas e reteêm este aprendizado em sua memória, rejeitando estes modelos aposemáticos, mesmo após vários meses sem ter nova experiência. Como as vespas modelos de S. nigra estão presentes no campo o ano todo, os predadores podem ter várias oportunidades de reforçar seu aprendizado de rejeição antes de encontrarem um mimico. Huheey (1988) demonstrou matematicamente, que quanto maior o número de encontros do predador com o modelo, antes de reencontrar o mimico, maior será o reforço no aprendizado de rejeição do predador pelo modelo e maior a probabilidade de sobrevivência do mimico.

Considerando aves como operadores nesta relação mimética, aves jovens estariam presentes no campo na época em que as populações dos modelos começam a se elevar, não havendo mimicos (Figura 24). As probabilidades de um encontro traumatizante para um predador, com uma dessas vespas modelos, antes que encontrem qualquer um dos padrões do mimico, Scaphura nigra, são então grandes. Alguns autores têm apresentado este tipo de explicação para outros casos de mimetismo estudados (Waldbauer et al. 1977, 1988b, Del-Claro 1991 - no prelo), incluindo exemplos onde as populações dos mimicos foram numericamente superior à dos modelos (Opler 1981). Fisher e Tuckerman (1986), estudando o mimetismo entre abelhas e mamangavas, demonstraram que abelhas que atuam como mimicos emergem mais tarde que seus modelos, como uma forma

de evitar a ação inicial dos predadores.

O padrão "Polistes" de S. nigra foi o mimico com menor grau de similaridade em relação a seu modelo. Embora tenha sido muito semelhante às vespas modelos em comportamento, este mimico apresentou diferenças tanto em morfologia, quanto em padrão de coloração. Entretanto, quando modelos aposemáticos causam uma forte aversão nos predadores, como no caso de vespas (Waldbauer 1988 b), a semelhança dos mimicos aos modelos não necessita ser tão precisa para que sejam evitados pelos predadores (Pough 1988). As populações dos modelos foram bem maiores que a deste padrão do mimico, os modelos ocorreram o ano todo e tiveram seus picos populacionais exatamente na mesma época que o mimico. As vespas do gênero Polistes são vespas sociais muito agressivas (Opler 1981, Evans 1953, 1984), podendo atacar um agressor em enxame. Neste caso podem causar um trauma maior nos predadores que as vespas solitárias. Embora o padrão "Polistes" do mimico seja o menos preciso dos três, parece estar sendo protegido de seus predadores pela grande abundância, socialidade e maior agressividade de seus modelos.

4.3.3 - Função e forma de seleção .

Segundo Edmunds (1974), a melhor defesa para a presa, contra predadores que caçam visualmente orientados, é o polimorfismo. Opler (1981), estudando o polimorfismo mimético de um neuróptero na Costa Rica, concluiu que a ação de predação diferencial, sobre formas mais raras e mais comuns do mimico, seria uma das causas do surgimento e manutenção do polimorfismo. Seleção dependente de

frequência tem sido apontada como responsável pelo surgimento de muitos polimorfismos balanceados e em especial de polimorfismos miméticos batesianos (veja Mayr 1977, Ayala & Campbell 1974, Ford 1975, Dpler 1981). O polimorfismo de Scaphura nigra parece não ser uma exceção, estando também, possivelmente, sujeito a ação de seleção dependente de frequência.

No caso de S. nigra, o polimorfismo parece estar agindo como uma maneira do mimico aumentar sua população sem que haja perda na vantagem seletiva do mimetismo. Se S. nigra imitasse uma única espécie de vespa, sua população certamente não poderia ser tão grande quanto o é imitando três gêneros diferentes de vespas, pois quando a abundância do mimico excede a do modelo, normalmente ocorre perda na vantagem seletiva da relação mimética (Carpenter 1949, Huheey 1964, Rettenmeyer 1970, Owen 1974, Thresher 1978).

5 - Conclusões.

Scaphura nigra é um tetigoniídeo polimórfico, mimico batesiano de vespas, sendo que cada um dos três padrões do mimico tem um único gênero de vespa como modelo. As principais semelhanças entre os mimicos e os modelos estão na forma e no padrão de coloração, na utilização do mesmo substrato ambiental, horário de atividade e principalmente em detalhes do comportamento.

O polimorfismo de Scaphura nigra provavelmente foi selecionado por seleção dependente de frequência e pode estar agindo como uma forma do mimico aumentar sua população, sem que seja perdida a vantagem seletiva da relação mimética. Embora mais numerosos que seus modelos em algumas épocas do ano, estes mimicos estão protegidos de predadores devido à abundância e permanência de seus modelos, praticamente o ano todo e principalmente nas épocas em que há mais predadores jovens ou inexperientes.

6 - RESUMO.

De 1987 a 1990 foi estudado na floresta da Serra do Japi Jundiá - SP e no laboratório, a biologia e ecologia do ortóptero Scaphura nigra Thunberg 1824 (Tettigoniidae:Phaneropterinae). O estudo da biologia, comportamento, estridulação e história natural, revelou que S. nigra é polimórfico e mimico batesiano de vespas, havendo três padrões de coloração distintos para os adultos e que cada padrão do mimico tem um único gênero de vespa como modelo.

Cada padrão recebeu aqui o nome genérico de sua vespa modelo, o padrão "Pepsis" mimetiza vespas do gênero Pepsis (Pompilidae), o "Entypus" mimetiza vespas do gênero Entypus (Pompilidae) e o "Polistes" mimetiza vespas do gênero Polistes (Vespidae). O padrão de coloração, morfologia, horário de atividade, substrato utilizado e comportamento, foram as principais semelhanças observadas entre mimicos e modelos.

A dinâmica das populações mostrou que os mimicos podem ser mais abundantes que seus modelos em algumas épocas do ano, entretanto há uma probabilidade maior do encontro de um predador jovem ou inexperiente com um modelo antes que este se encontre com um mimico, pois mimicos só ocorreram no verão ao passo que modelos o ano todo.

Seleção dependente de frequência é aqui apontada como responsável pela evolução deste polimorfismo mimético batesiano. Por dividir a pressão dos predadores entre três padrões de modelos, o polimorfismo de S. nigra pode estar agindo como uma

forma do mimico aumentar sua população sem que a vantagem seletiva da relação mimética seja perdida.

6.1 - Abstract

The biology and ecology of orthoptera Scaphura nigra Thunberg 1824 (Tettigoniidae: Phaneropterinae) was studied in the forest of Serra do Japi on southeastern Brazil and in laboratory. The study of behaviour, natural history and stridulation showed that S. nigra is a polymorphic and batesian mimic of wasps, existing three different colour patterns to the adults and each pattern of mimic has only one wasp genera like model.

The study of populations showed that mimics can be sometimes most abundant than their models, however there is a major probability of encountering between a young predator with a model before it encounters a mimic, because mimic occur only in the summer and models during all year. Frequency dependent of selection is indicated here as responsible for evolution of this batesian polymorphic mimicry.

Referências bibliográficas.

- ALEXANDER, R.D. 1967. Singing Insects. Rand Mac. Nally & Company, Chicago.
- AYALA, F.J. & CAMPBELL, C.A. 1974. Frequency dependent selection. Ann. Rev. Ecol. Syst., 5:115-138.
- BAHER, M. 1983. Die in der Zoologischen Staatssammlung Muchen vorhandenen, von M. Perty beschriebenen Typen der Ordnungen Mantodea und Saltatoria, Ensifera. Spixiana, supplement 9:283-290.
- BATES, H.W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidae. Trans. Linn. Soc. Lond. 23:495-566.
- BEI-BENKO, G.Y. 1954. Orthoptera II, 2, Tettigoniidae, Phaneropterinae, Fauna USSR. (Israel program for scientific translation, Jerusalem, 1956).
- BENSON, W.W. 1972. Natural selection for Mullerian mimicry in Heliconius erato in Costa Rica. Science, 176:936-939.
- BRAKEFIELD, P.M. 1985. Polymorphism, Mullerian mimicry, and interactions with thermal melanism in ladybirds and a soldier beetle: an hypothesis. Biol. J. Linn. Soc. 26:243-267.
- BROWER, J.V.Z. 1958. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. I. Danaus plexippus and Limenitis archippus archippus. Evolution, 12:32-47.
- BROWER, J.V.Z. 1960. Experimental studies of mimicry. IV. The reactions of starlings to different proportions of models and mimics. Am. Nat., 96:297-307.
- BROWER, L.P. 1969. Ecological Chemistry. Scientific American 220:22-29.
- BROWER, L.P. 1984. Chemical defenses in butterflies. Symp. R. Entomol. Soc. London, 11:109-139.
- BROWER, L.P. 1988. Avian Predation on the monarch butterfly and its implications for mimicry theory. Am. Nat., 131:4-6.
- BRUNER, L. 1915. Notes on tropical american Tettigonoidea (Locustoidea). Ann. Carneg. Mus., 9:284-404.
- BRUNNER von WATTENWYL, C. 1878. Monographie der Phaneropteriden. Wien, Zool. - Bot. Ges.
- CARPENTER, G.D.H. 1949. Pseudacrea eurytus L. (Lep. Nymphalidae): A study of a polymorphic mimic in various degrees of speciation. Trans. R. ent. Soc. Lond., 100:71-133.

- CHOPARD, L. 1951. Orthopteroides. Fauna de France, 56:1-359.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1959. The genetics of Papilio dardanus, Brown. I. Race cenea from South Africa. Genetics, 44:1347-1358.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1960. The genetics of Papilio dardanus, Brown II. Races dardanus, polytrophus, meseres and tibullus. Genetics, 45:439-457.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1962 a. Disruptive selection and its effect on a metrical character in the butterfly Papilio dardanus. Evolution, Lancaster, Pa. 16:214-226.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1962 b. The genetics of Papilio dardanus, Brown IV. Data on Race ochracea, Race flavicornis, and further information on Races Polytrophus and dardanus. Genetics, 47:909-920.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1963. Interactions between major genes and polygenes in the determination of the mimetic patterns of Papilio dardanus. Evolution, Lancaster, Pa. 17:404-413.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1971. Further studies on the genetics of the mimetic butterfly Papilio memnon L. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. (B), 263:35-70.
- CLARKE, C.A. & SHEPPARD, P.M. 1972. The genetics of the mimetic butterfly Papilio polytes L. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. (B), 263:431-458.
- CLARKE, C.A., SHEPPARD, P.M. & THORNTON, W.B. 1968. The genetics of the mimetic butterfly Papilio memnon L. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. (B), 254:37-89.
- CLOUDSLEY THOMPSON, J.L. 1981. Comments on the nature of deception. Biol. J. Linn. Soc., 16:11-14.
- COTT, H.B. 1940. Adaptative coloration in animals. Methuen, London.
- DEL-CLARO, K. 1991. Notes on mimicry between two tropical beetles of southeastern Brazil. J. of Tropical Ecol., vol.7, no prelo.
- DEL-CLARO, K & VASCONCELLOS-NETO, J. 1991. Os padrões de coloração animal. Exemplos na Serra do Japi. In História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil (L.P.C. Morellato ed.). Edunicamp, Campinas.
- EDMUNDS, M. 1974. Significance of beak marks on butterfly wings. OIKOS 25:117,118.

- ENDLER, J.A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evol. Biol.* 11:319-364.
- ENDLER, J.A. 1988. Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 319:505-523.
- EVANS, H.E. 1984. Insect biology. Addison-Wesley Publishing, Menlo Park.
- EVANS, H.E. 1953. Comparative ethology and the systematics of spider wasps. *Syst. Zool.* 2:155-172.
- FISHER, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon/Oxford, London.
- FISHER, R.M. & TUCKERMAN, R.D. 1986. Mimicry of bumble bees and cockoo bumble bees by carrion beetles (Coleoptera:Silphidae). *J. Kansas ent. Soc.*, 59:20-25.
- FORD, E.B. 1936. The genetics of Papilio dardanus Brown(lep.). *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 85:435-466.
- FORD, E.B. 1975. Ecological Genetics. Chapman/Hall, London.
- HARTLEY, J.C. & BUGREN, M.M. 1986. Colour polymorphism in Ephippiger ephippiger (Orthoptera:Tettigoniidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 27:191-199.
- HEAL, J.R. 1982. Colour patterns of Syrphidae. IV. Mimicry and variation in natural populations of Eristalis tenax. *Heredity*, 49:95-109.
- HUHEEY, J.E. 1964. Studies of warning coloration and mimicry. IV. a mathematical model of model-mimic frequencies. *Ecology*, 45:185-188.
- HUHEEY, J.H. 1988. Mathematical models of mimicry. *Am. Nat.* 131:22-41.
- JACKSON, J.F. & DRUMMOND, B.A. 1974. A batesian ant-mimicry complex from the mountain pine ridge of British Honduras, with an example of Transformational mimicry. *The Am. Midl. Nat.*, 91:248-251.
- LIMA, A. da C. 1954. Insetos do Brasil, 12 tomo - Ortópteros, Escola Nacional de Agronomia, série didática, vol. 10, Brasil.
- LONGLEY, W.H. 1917. Studies upon the biological significance of animal coloration. *Am. Nat.*, 605:257-285.
- MALCOLM, S.B. 1990. Mimicry: status of a classical evolutionary paradigm. *T.R.E.E.*, 5:57-62.

- MASAKI, S. & WALKER, T.J. 1987. Cricket life cycles. Evol. Biol., 21:349-423.
- MATHEW, A.P. 1934. The life-history of the spider (Myrmarachne plateoides) (Camb.). J. Bombay Nat. Hist. Soc., 37:369-374.
- MAYR, E. 1977. Populações, espécies e evolução. EdUSP, São Paulo.
- MORELLATO, L.P.C. 1991. História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Edunicamp, Campinas.
- MOSTLER, G. 1935. Beobachtungen zur frage der Wespenmimikry. Z. Morph. Oekol. Tiere, 29:381-454.
- OLIVEIRA, P.S. 1985. On the mimetic association between nymphs of Hyalymenus spp (Hemiptera:Alydidae) and ants. Zool. J. Linn. Soc., 83:371-384.
- OLIVEIRA, P.S. 1988. Ant-mimicry in some Brazilian salticid and clubionid spiders (Araneae: Salticidae, Clubionidae). Biol. J. of the Linnean Society, 33:1-15.
- OLIVEIRA, P.S. & SAZIMA, I. 1984. The adaptive bases of ant-mimicry in a neotropical aphantochilid spider (Araneae: Aphantochilidae). Biol. J. Linnean Soc., 22:145-155.
- OPLER, P.A. 1981. Polymorphic Mimicry of Polistine Wasps by a Neotropical Neuropteran. Biotropica, 13:165-176.
- OWEN, D.F. 1974. Exploring mimetic diversity in West African forest butterflies. Oikos, 25:227-237.
- OWEN, D.F. & CHANTER, D.O. 1972. Polymorphic mimicry in a population of the African butterfly, Pseudocraea eurytus L. (Lep. Nymphalidae). Ent. scand., 3:258-266.
- POUGH, F.H. 1988. Mimicry of Vertebrates: are the rules different?. Am. Nat. 131:67-102.
- POULTON, E.B. 1917. A locustid and a reduviid mimic of a fossorial aculeate in the S. Paulo district of Brazil. Trans. Ent. Soc. Lond., pp. L - XXXIV.
- REHN, J.A.G. 1918. On a collection of orthoptera from the state of Pará, Brazil. Proc. Acad. Nat. Scienc. of Philadelphia, LXX.
- RETTENMEYER, C.W. 1970. Insect Mimicry. Ann. Rev. Entomol. 15:43-74.
- ROBINSON, M.H. 1981. A stick is a stick and not worth eating: on the definition of mimicry. Biol. J. Linn. Soc., 16:15-20.

- ROTHSCHILD, M. 1964. An extension of Dr. Lincoln Brower's theory on bird predation and food specificity, together with some observations on bird memory in relation to aposematic colour pattern. Entomologist, 97:73-78.
- ROTHSCHILD, M., MOORE, B.P. & BROWN, W.V. 1984. Pyrazines as warning odour components in the monarch butterfly Danaus plexippus and in moths of the genera Zygaena and Amata (Lepidoptera). Biol. J. Linn. Soc., 23:375-380.
- SHEPPARD, P.M. 1958. Natural Selection and Heridity. Harpers, New York.
- SILVA, W.R. 1991. Avifauna da Serra do Japi. In História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil (L.P.C. Morellato ed). Edunicamp, Campinas.
- TEMPLADO, J. 1961. El mimetismo batesiano de Paranthrene tabaniformis Rott. (Lep. Sessidae). Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (B), 59:109-122.
- THRESHER, R.E. 1978. Polymorphism, mimicry, and the evolution of the hamlets (Hypoplectrus, Serranidae). Bull. Marine Sci. Gulf. Caribb., 28:345-353.
- VANE-WRIGHT, R.I. 1975. An Integrate Classification for polymorphism and sexual dimorphism in butterflies. J. Zool. Lon. 177:329-337.
- VANE-WRIGHT, R.I. 1980. On the definition of mimicry. Biol. J. Linn. Soc., 13:1-6.
- VASCONCELLOS-NETO, J. 1988. Genetics of Chelimorpha cribraria, Cassidinae: colour patterns and their ecological meanings. In Biology of Chrysomelidae (P. Jolivet, E. Petitpierre and T.A. Hsiao eds.), Kluwer Acad. Publishers, London.
- VASCONCELLOS-NETO, J. & LEVINSOHN, T.M. 1984. Discrimination and release of unpalatable butterfly by Nephila clavipes, a neotropical orb-weaving spider. Ecological Entomology, 9:337-344.
- VERDIER, M. 1958. Modifications pigmentaries liées à la densité chez les Tettigonides. Bull. Soc. Zoo. France, 83:252-253.
- WALDBAUER, G.P. 1970. Mimicry of hymenopteran antennae by Syrphidae. Psyche (Camb., Mass.), 77:45-49.
- WALDBAUER, G.P. 1988a. Aposematism and Batesian Mimicry. Evol. Biol., 22:227-259.

WALDBAUER, G.F. 1988b. Asynchrony between Batesian Mimics and their models. Am. Nat., 131:103-121.

WALDBAUER, G.F. & SHELDON, J.K. 1971. Phenological relationships of some aculeate Hymenoptera their dipteran mimics, and insectivorous birds. Evolution, 25:371-382.

WALDBAUER, G.F., STERNBURG, J.G. & MAIER, C.T. 1977. Phenological relationships of wasps, bumblebees, their mimics and insectivorous birds in Illinois sand area. Ecology, 58:583-591.

WALTER, H. 1971. Ecology of tropical and subtropical vegetation. Oliver & Boyd, Longman Group Limited, Edinburg.

WICKLER, W. 1968. Mimicry in plants and animals. World Univ. Library, London.