

ECOLOGIA COMPORTAMENTAL NA INTERFACE FORMIGA-PLANTA-HERBÍVORO: INTERAÇÕES ENTRE FORMIGAS E LEPIDÓPTEROS

Lucas A. Kaminski¹, Sebastián F. Sendoya¹, André V. L. Freitas² & Paulo S. Oliveira^{2}*

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas. Caixa Postal: 6109, CEP: 13083-970. Campinas, São Paulo, Brasil.

²Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas. Caixa Postal: 6109, CEP: 13083-970 Campinas, São Paulo, Brasil.

*E-mail: pso@unicamp.br

RESUMO

Formigas constituem um dos mais proeminentes grupos de organismos terrestres em termos de diversidade, abundância relativa e biomassa animal. Sua importância se deve principalmente ao comportamento eusocial aliado a complexos sistemas de comunicação, que permitem às formigas recrutar companheiras e defender recursos com grande eficiência. A vegetação de áreas tropicais é rica em fontes de alimentos renováveis que induzem a visitação frequente de formigas às plantas. Sobre a vegetação, as formigas podem atuar como predadoras e acarretar um forte efeito sobre a comunidade de insetos herbívoros, estruturando redes tróficas e promovendo efeitos em cascata. A presença de formigas sobre plantas pode afetar insetos herbívoros basicamente de duas formas: (1) limitando sua ocorrência na folhagem através de interações antagônicas (ex. agressão, predação) ou (2) propiciando espaços livres de inimigos naturais para herbívoros mirmecófilos (que mantêm associações com formigas). Neste artigo revisamos e discutimos os cenários ecológicos onde estas interações podem ocorrer, com especial atenção aos potenciais efeitos de formigas sobre a biologia e o comportamento de larvas de Lepidoptera.

Palavras-chave: Espaço livre de inimigos, Formicidae, interações multitróficas, efeitos indiretos, Lycaenidae, mirmecofilia, Nymphalidae, Riodinidae.

ABSTRACT

BEHAVIORAL ECOLOGY AT THE ANT-PLANT-HERBIVORE INTERFACE: INTERACTIONS BETWEEN ANTS AND LEPIDOPTERANS. Ants are one of the most prominent groups of terrestrial organisms in terms of diversity, relative abundance, and biomass. Their importance is due primarily to eusociality combined with complex communication systems, which enable them to recruit nestmates to capture prey and/or protect profitable resources. Tropical foliage is rich in renewable food sources that promote visitation by ants. Because they are the principle predators among foliage, ants can strongly affect the communities of herbivorous insects and promote trophic cascades with relevant consequences to plants. The presence of ants on foliage can affect herbivores in two ways: (1) ant foragers can decrease the number of herbivores on plants through antagonistic interactions (e.g. aggressiveness, predation), (2) ants can create an enemy-free space for myrmecophilous herbivores (*i.e.* those living in close association with ants). Here, we discuss the ecological scenario in which these interactions occur, and examine the effects of foliage-dwelling ants on the biology and behavior of lepidopteran larvae.

Keywords: Enemy-free space, Formicidae, indirect effects, Lycaenidae, multitrophic interactions, Nymphalidae, myrmecophily, Riodinidae.

RESUMEN

ECOLOGIA DEL COMPORTAMIENTO EN LA INTERFASE HORMIGA-PLANTA-HERBÍVORO: INTERACCIONES ENTRE HORMIGAS Y LEPIDÓPTEROS. Las hormigas constituyen uno de los grupos de organismos terrestres más relevantes en términos de diversidad, abundancia relativa y biomasa animal. Su importancia se debe, principalmente, al comportamiento eusocial asociado a complejos sistemas de comunicación que permiten a las hormigas reclutar individuos y defender recursos con gran eficiencia. La vegetación de las regiones tropicales es rica en fuentes de alimento renovables, los

cuales inducen la visita frecuente de hormigas a las plantas. En la vegetación, las hormigas pueden actuar como depredadores, generando un fuerte efecto sobre las comunidades de insectos herbívoros, estructurando las redes tróficas y promoviendo efectos en cascada. La presencia de hormigas sobre las plantas puede afectar a los insectos herbívoros, básicamente de 2 maneras: (1) limitando su presencia en el follaje a través de interacciones antagónicas (e.g. agresión, depredación) o (2) propiciando espacios libres de enemigos naturales en el caso de los herbívoros mirmecófilos (los cuales mantienen asociaciones con hormigas). En este trabajo, revisamos y discutimos los escenarios ecológicos donde estas interacciones pueden ocurrir, en especial, los efectos potenciales de las hormigas en la biología y el comportamiento de larvas de Lepidoptera.

Palabras clave: Espacio libre de enemigos, Formicidae, interacciones multitróficas, efectos indirectos, Lycaenidae, mirmecofilia, Nymphalidae, Riodinidae.

FORMIGAS EM ECOSSISTEMAS E SUA RELAÇÃO COM A VEGETAÇÃO

Formigas são um dos grupos mais proeminentes de organismos da Terra e estão presentes em todos os ecossistemas terrestres, exceto em regiões polares, algumas ilhas oceânicas e grandes altitudes (Ward 2006). Em termos de diversidade, abundância relativa, e impactos ecológicos, as formigas desempenham um papel relevante em muitas comunidades, exibindo várias funções como detritívoros, predadores, granívoros e herbívoros. Em ecossistemas tropicais as formigas são um componente notável, constituindo mais de 15% da biomassa animal total (Beattie & Hughes 2002). Várias características têm sido propostas como responsáveis por essa preponderância ecológica, tais como o comportamento eusocial com operárias sem asas e a presença de uma grande variedade de mecanismos intraespecíficos de reconhecimento e comunicação química (Hölldobler & Wilson 1990).

Uma fração significativa das atividades de forrageamento das formigas é realizada utilizando as plantas como substrato (Rico-Gray & Oliveira 2007). A biomassa e abundância de formigas sobre a folhagem em ecossistemas tropicais são especialmente altas quando comparada com outros habitats (Kaspari 2003), chegando a 50-94% da abundância e 70-86% da biomassa de artrópodes (Majer 1990, Tobin 1991, Dejean *et al.* 2000).

INTERAÇÕES PLANTA-FORMIGA E SEUS EFEITOS SOBRE HERBÍVOROS

A extraordinária abundância de formigas sobre a vegetação tem sido explicada pela predominância de

espécies que funcionalmente atuam como herbívoros, devido a sua íntima associação com recursos líquidos derivados de plantas (Tobin 1991, Davidson 1997, Davidson *et al.* 2003). A vegetação nos trópicos é rica em fontes de alimentos renováveis que podem potencializar a visitação por formigas (Figura 1; revisado por Rico-Gray & Oliveira 2007). A mais conhecida destas fontes são as glândulas produtoras de néctar, não relacionadas diretamente à polinização, chamadas coletivamente de nectários extraflorais (NEFs) (Figura 1a) (Koptur 1992). Estas estruturas são amplamente distribuídas nas floras de diversos tipos de vegetações, incluindo florestas tropicais (Schupp & Feener 1991, Bluthgen & Reifenrath 2003) e savanas (Oliveira & Leitão-Filho 1987, Machado *et al.* 2008). Os NEFs são registrados para mais de 66 famílias de angiospermas e pteridófitas (Rico-Gray & Oliveira 2007), sendo encontrados em 18 a 53% das espécies lenhosas em fitofisionomias na Amazônia (Morellato & Oliveira 1991), e de 15,4 a 25,5% em áreas de cerrado (Oliveira & Leitão-Filho 1987). Além dos NEFs, um outro tipo de recurso alimentar oferecido por plantas para atrair formigas são os chamados corpúsculos alimentares (“*food bodies*”) (Figura 1b), presentes principalmente em espécies mirmecófitas (plantas que possuem órgãos especializados para abrigar colônias de formigas; ver Beattie 1985). Frutos também eventualmente podem agir como atrativos para formigas (Machado & Freitas 2001, Dutra *et al.* 2006). Outros tipos importantes de alimentos líquidos para formigas são fornecidos por herbívoros mirmecófilos (que mantêm associações com formigas), tais como exsudatos de hemípteros (Figura 1c) (ver Buckley 1987, Del-Claro & Oliveira 1999, Stadler & Dixon 2005), e secreções de larvas de lepidópteros (Figura 1d) (Fiedler 1991, Pierce *et al.* 2002).

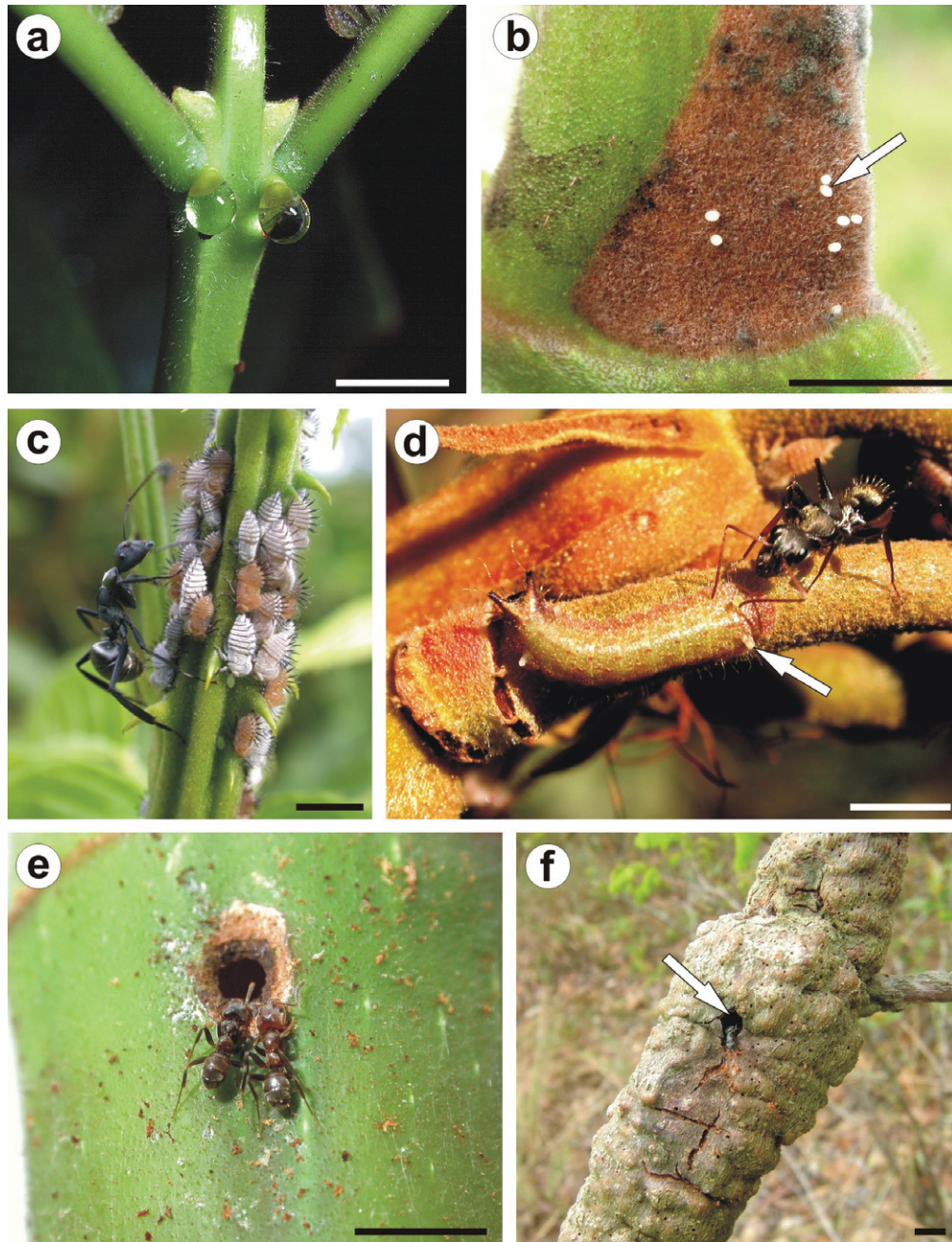


Figura 1. Exemplos de recursos sobre a vegetação que potencializam a visitação por formigas. (a) Nectário extrafloral em *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae); (b) corpúsculos alimentares (“food bodies”) em *Cecropia pachystachya* (Cecropiaceae); (c) *Camponotus sericeiventris* atendendo agregação de membracídeos; (d) *Camponotus* sp. atendendo uma larva de *Synargis* sp. (Riodinidae); note as glândulas nectaríferas evertidas (seta); (e) Operárias de *Azteca* sp. adentrando um internó de *Cecropia pachystachya*, onde reside a colônia; (f) *Camponotus* sp. utilizando uma galha abandonada em *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) para nidificação. Escalas = 0,4cm.

Figure 1. Examples of resources on foliage that encourage visitation by ants. (a) Extrafloral nectary on *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae); (b) food bodies on *Cecropia pachystachya* (Cecropiaceae); (c) *Camponotus sericeiventris* worker tending membracids; (d) A worker of *Camponotus* sp. tending a *Synargis* sp. (Riodinidae) caterpillar (arrow: everted nectar glands); (e) *Azteca* sp. workers entering an internode of a *C. pachystachya* that houses their colony; (f) *Camponotus* sp. building a nest in a deserted gall on *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). Scale bars = 0.4cm.

Além de recursos alimentares, um atributo importante para o aumento da incidência de formigas sobre a vegetação é a presença de sítios adequados para nidificação, como em inúmeras espécies de mirmecófitas que possuem estruturas especializadas que permitem a colonização por formigas (Figura

1e) (Hölldobler & Wilson 1990). Além disso, as formigas são oportunistas com relação à utilização de espaços em plantas gerados pela atividade de outros insetos, e qualquer cavidade pode servir como local de nidificação, como túneis criados em galhos por besouros brocadores (Oliveira & Freitas

2004), ou até mesmo galhas abandonadas (Figura 1f) (Araújo *et al.* 1995).

Apesar dos recursos fornecidos pelas plantas constituírem o principal item alimentar de muitas formigas arborícolas, muitas espécies podem também se comportar como predadoras oportunistas (Floren *et al.* 2002, Davidson *et al.* 2003), ou mesmo com alto grau de especialização (Morais 1994). Considerando essa dominância sobre a folhagem, é razoável pensar que as formigas devam exercer um forte impacto sobre a biologia de insetos herbívoros. Embora as interações específicas entre plantas e formigas sejam raras e restritas, interações facultativas e/ou oportunistas podem ser determinantes em ecossistemas tropicais, promovendo a estruturação de redes tróficas e efeitos em cascata (Dyer & Letourneau 1999, Heil & Mckey 2003, Rico-Gray & Oliveira 2007, e referências incluídas).

A atividade de formigas arbóreas pode influenciar a composição da fauna de artrópodes sobre as árvores em florestas tropicais, afetando fortemente seus efeitos sobre as plantas (Floren *et al.* 2002). Existem evidências de que o comportamento agressivo e predatório das formigas que utilizam recursos fornecidos por plantas pode reduzir efetivamente a abundância e a atividade alimentar de herbívoros, e em muitos casos este efeito aumenta o sucesso reprodutivo das plantas visitadas (Oliveira 1997, Oliveira *et al.* 1999, Sobrinho *et al.* 2002; para mais exemplos ver Rico-Gray & Oliveira 2007). Desta forma, é possível entender a interação entre planta e formiga como um tipo de defesa biótica indireta, comparável com outros tipos de defesas de plantas, como as morfológicas e químicas (Coley & Barone 1996, Agrawal & Rutter 1998, Gianoli *et al.* 2008, Heil 2008).

Este cenário de interação formiga-planta tem sido tratado como um processo coevolutivo a partir do qual pode se explicar o surgimento de estruturas atrativas para formigas em plantas mirmecófilas facultativas, bem como a existência de mirmecófitas especializadas (Janzen 1966). No entanto, alguns estudos têm mostrado que estas associações são frágeis e suscetíveis a espécies “trapaceiras” (“cheaters”) que desviam os benefícios das interações apenas para um dos lados (Yu & Pierce 1998, Izzo & Vasconcelos 2002).

Os resultados das interações em sistemas multitróficos (planta, formiga e herbívoros), em especial o efeito sobre o sucesso reprodutivo das plantas, pode variar bastante no tempo e no espaço

(Rico-Gray & Oliveira 2007). Estas variações frequentemente são dependentes de características das formigas associadas, como comportamento e densidade (Barton 1986, Heil & Mckey 2003, Ness 2003, Mody & Linsenmair 2004). Além disso, a eficiência da defesa dos herbívoros à presença de formigas e a interação com outros organismos pode ser determinante (Price *et al.* 1980, Heads & Lawton 1985, Oliveira *et al.* 2002, Oliveira & Freitas 2004, Mody & Linsenmair 2004). Tais fatores podem explicar a ausência de benefícios para plantas em alguns sistemas estudados que envolvem plantas com nectários extraflorais e formigas (O’Dowd & Catchpole 1983, Mackay & Whalen 1998, Mody & Linsenmair 2004).

Como predadoras generalistas, as formigas podem ser consideradas um dos principais fatores de pressão seletiva sobre insetos herbívoros. Conseqüentemente, elas podem afetar o padrão de utilização de plantas hospedeiras pelos herbívoros, incluindo o grau de especialização, bem como as estratégias de defesa contra predadores (Dyer 1995, Stamp 2001, Singer & Stireman 2003, Coley *et al.* 2006). Basicamente, existem duas conseqüências para insetos herbívoros inseridos em sistemas formiga-planta (Figura 2): (1) a alta frequência de formigas sobre a folhagem exerce um efeito negativo sobre os herbívoros (através de agressão e/ou predação) e limita a existência de espaços seguros, livre de inimigos naturais (Novotny *et al.* 1999, Floren *et al.* 2002, Oliveira *et al.* 2002); (2) espécies de herbívoros mirmecófilos têm acesso a um espaço livre de inimigos na planta hospedeira por se beneficiarem da proteção oferecida pelas formigas associadas (Atsatt 1981a, Pierce *et al.* 2002). Neste artigo revisamos e discutimos os cenários ecológicos onde podem ocorrer interações antagônicas ou simbióticas entre formigas e herbívoros, com especial atenção aos potenciais efeitos de formigas sobre a biologia e o comportamento de larvas de Lepidoptera. Tendo em vista a dificuldade de se demonstrar o benefício para as formigas na interação com larvas (ver Fiedler & Saam 1995), o termo mutualismo é evitado aqui, e estas interações serão tratadas coletivamente como casos de simbiose ou mirmecofilia.

INTERAÇÕES ANTAGÔNICAS

Numa interação interespecífica antagônica, o efeito positivo no sucesso reprodutivo de uma das espécies

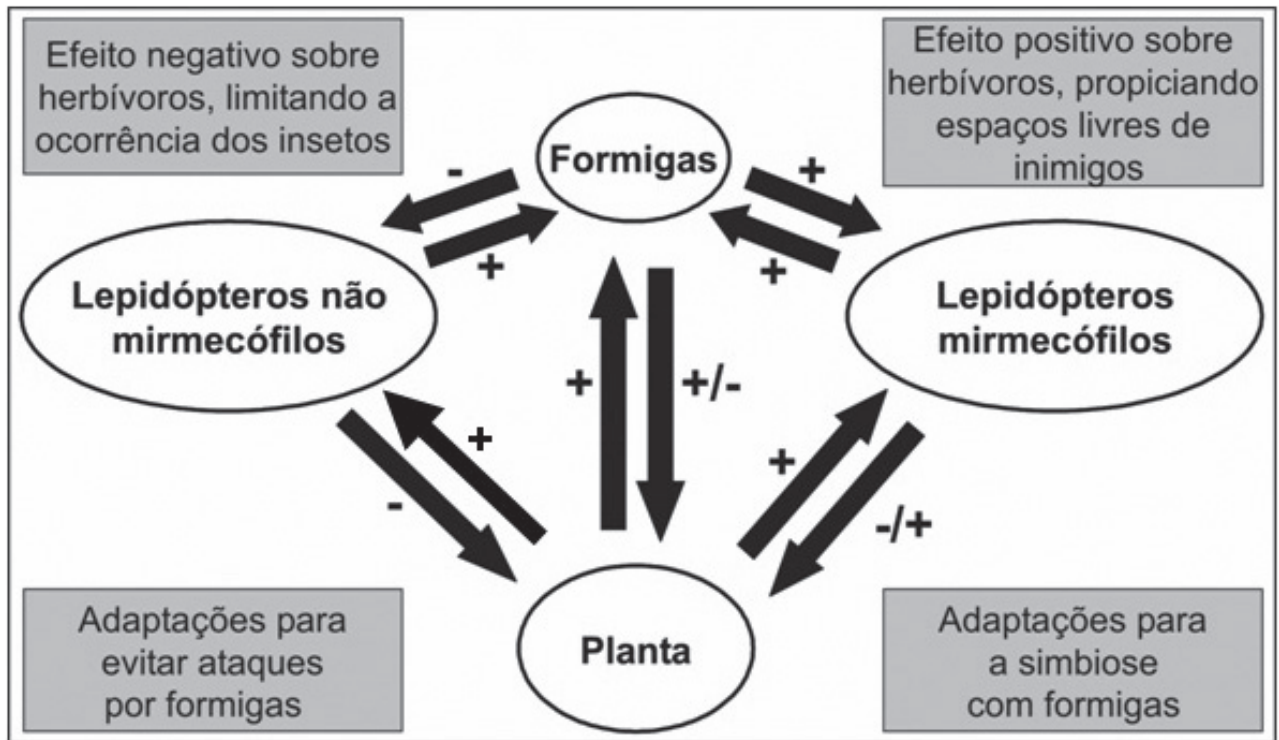


Figura 2. Esquema mostrando o cenário ecológico-evolutivo das interações entre plantas, formigas e lepidópteros. As setas indicam a direção das interações, e os sinais indicam o efeito destas (positivo ou negativo) para o participante afetado. Note que as interações com ambos os sinais indicam que o efeito é variável e pode estar condicionado à influência de outros fatores.

Figure 2. Schematic representation of the evolutionary-ecological scenario of the relationships between plants, ants and lepidopterans. The arrows indicate the direction of the interactions and symbols indicate whether they are positive or negative with respect to the targeted participant; the presence of both symbols indicate that the interaction effects will depend on other factors.

participantes resulta num efeito negativo para a outra espécie (ver Bronstein 1994). A predação claramente se enquadra nesse tipo de interação, e constitui normalmente a maior parte das interações entre formigas e lepidópteros. De fato, juntamente com os pássaros, as formigas são consideradas os principais predadores de larvas de lepidópteros (Scoble 1995, Salazar & Whitman 2001). O efeito predatório das formigas ocorre quase exclusivamente nos estágios imaturos, durante o estabelecimento da lagarta sobre a planta hospedeira (Smiley 1985, Mega & Araújo 2008). Existem estimativas de que uma única colônia de *Formica rufa* (Formicinae) pode predação mais de 400.000 lagartas por ano (Adlung 1966).

A predação é um dos maiores problemas para a sobrevivência de larvas de Lepidoptera, sendo uma das principais causas de mortalidade (Salazar & Whitman 2001, Gentry & Dyer 2002). Estudos experimentais envolvendo a exclusão de formigas têm mostrado uma maior mortalidade larval em plantas visitadas por formigas do que em plantas sem formigas (ex., Sato & Higashi 1987, Freitas & Oliveira 1996, Dutra *et al.* 2006). Por exemplo, de 59 estudos compilados por

Rico-Gray & Oliveira (2007) que abordam o efeito de formigas sobre plantas com nectários extraflorais, 25 envolvem efeitos negativos das formigas sobre lepidópteros. Além disso, interações antagonísticas entre formigas e lepidópteros podem ser amplificadas pelo efeito de interações indiretas com outros herbívoros (Fukui 2001, Oliveira & Del-Claro 2005, Ando & Ohgushi 2008).

É evidente que se alimentar de espécies de plantas visitadas por formigas pode ser perigoso para insetos herbívoros. Nesse sentido, larvas de lepidópteros desenvolveram uma série de defesas para utilizar plantas deste tipo (Figura 3). Salazar & Whitman (2001) fizeram uma completa revisão de possíveis estratégias de larvas de Lepidoptera contra predadores. Estas defesas podem ser divididas em duas classes: defesas primárias previnem o encontro entre predador e larva, e defesas secundárias previnem o ataque após a detecção da larva por um predador potencial (Gross 1993).

A construção de abrigos é uma estratégia comum em larvas e está presente em pelo menos 18 famílias de Lepidoptera (Gaston *et al.* 1991, Scoble 1995, Lill

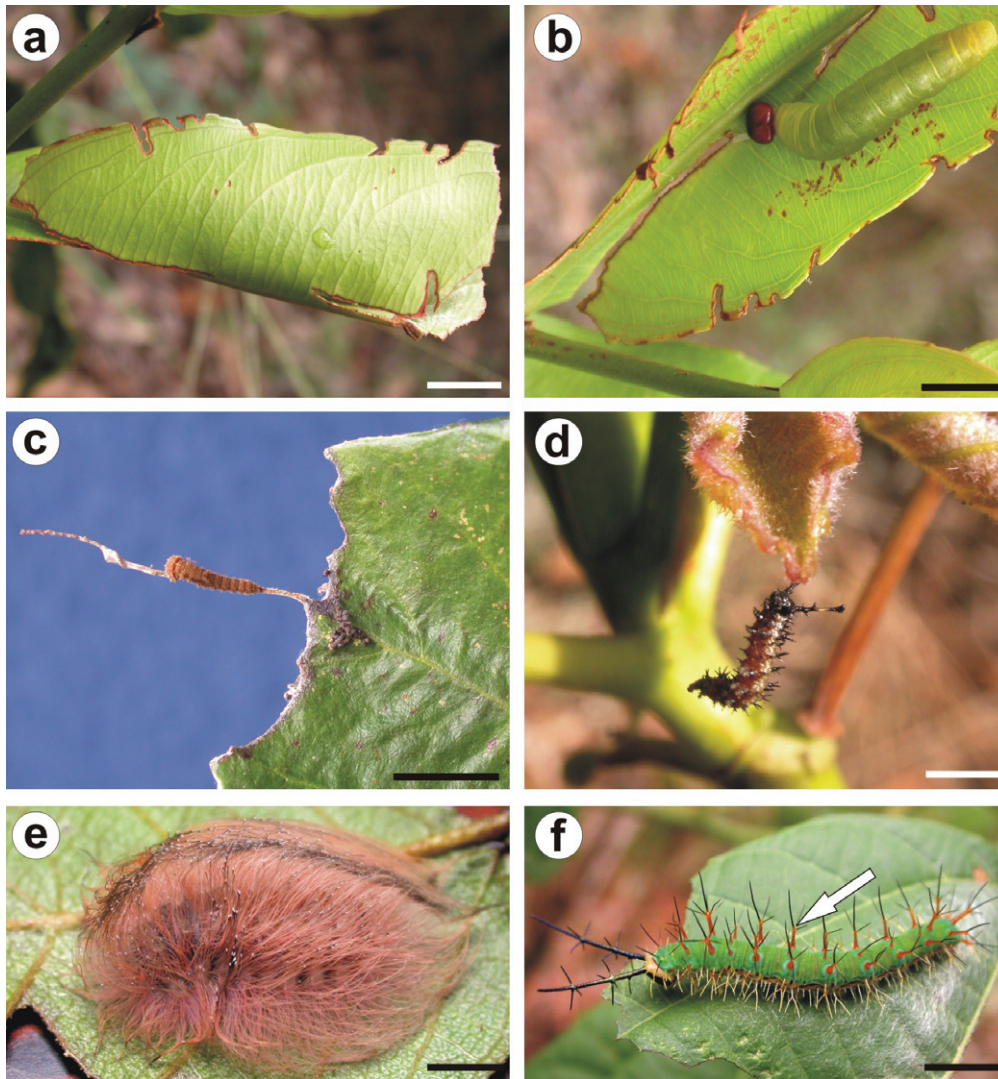


Figura 3. Exemplos de defesas em larvas de Lepidoptera. (a-b) Abrigo em forma de canudo construído por larva de *Udranomia spitzi* (Hesperiidae), e folha aberta evidenciando a presença da larva; (c) ponte de fezes contruída por larva de *Adelpha lycorias* (Nymphalidae) a partir da nervura central da folha; (d) larva de *Eunica bechina* (Nymphalidae) pendurada em folha (comportamento de “dropping”) após ataque por formigas na superfície foliar; (e) larva de Megalopigydae ilustrando a grande quantidade de cerdas urticantes; (f) larva de *Catonephele acontius* (Nymphalidae) ilustrando escolos desenvolvidos (seta). Escalas = 0,4cm.

Figure 3. Examples of defensive strategies adopted by some caterpillars towards ants. (a) cylindrical shelter built by *Udranomia spitzi* (Hesperiidae); (b) the same shelter open showing the caterpillar inside; (c) a bridge of feces built by *Adelpha lycorias* (Nymphalidae) on the central vein of a leaf; (d) *Eunica bechina* (Nymphalidae) hanging from a leaf (called ‘dropping behavior’) after being attacked by ants on the leaf; (e) *Megalopigydae* caterpillar with abundant urticant setae; (f) *Catonephele acontius* (Nymphalidae) with urticant spiny projections. Scale bars = 0.4cm.

et al. 2007). Diversos trabalhos têm demonstrado a eficiência destes abrigos aumentando a sobrevivência larval na presença de formigas (Heads & Lawton 1985, Bernays & Cornelius 1989, Vasconcelos 1991, Loeffler 1996, Jones *et al.* 2002, Mega & Araújo 2008), inclusive em mirmecófitas (Eubanks *et al.* 1997). Além de prevenir a detecção da larva por formigas predadoras, os abrigos podem também limitar o acesso das formigas quando as larvas são detectadas (Jones *et al.* 2002). Os abrigos (Figura 3a-b) variam quanto ao grau de complexidade, sendo construídos basicamente com material vegetal, fezes

ou fragmentos diversos conectados com fios de seda (Salazar & Whitman 2001, Lill *et al.* 2007).

A construção de abrigos pode implicar no acúmulo de produtos do metabolismo da larva, em especial fezes. Estes produtos podem limitar o espaço disponível, propiciar a proliferação de patógenos, ou atrair inimigos naturais (Weiss 2003, 2006). Como solução, diversas espécies desenvolveram estratégias para limpeza, como expelir as fezes a longas distâncias ou simplesmente remover os dejetos com a mandíbula (Caveney *et al.* 1998, Weiss 2006). Formigas podem responder negativamente às fezes de suas presas. Por

outro lado, as fezes acumuladas próximo ao abrigo podem também aumentar a eficiência deste como uma barreira mecânica contra formigas em alguns casos (Vasconcelos 1991).

Em algumas larvas de borboletas é comum a construção de “pontes” formadas por fezes e seda nas margens das folhas, às vezes deixando o final da nervura da folha intacta (Figura 3c) (Freitas & Oliveira 1992, Freitas 1999, Machado & Freitas 2001). A larva nos ínstares iniciais permanece sobre esta ponte enquanto não está se alimentando. Para *Eunica bechina* e *Smyrna blomfieldia* (Nymphalidae) tem sido demonstrado que estas pontes diminuem a probabilidade de encontro da larva pela formiga, constituindo um efetivo mecanismo de defesa contra predação ou ataques por formigas (Freitas & Oliveira 1996, Machado & Freitas 2001).

Existem vários tipos de respostas comportamentais que as larvas podem exibir quando detectadas e que podem permitir sua sobrevivência após um encontro com o predador. Isto inclui morder o predador potencial, debater-se, regurgitar, e/ou atirar-se da folha e permanecer pendurada por um fio de seda (Salazar & Whitman 2001). Este último tipo de comportamento pode ser uma resposta efetiva ao ataque por formigas (Heads & Lawton 1985, Freitas & Oliveira 1992, Sugiura & Yamazaki 2006). A regurgitação é considerada um dos modos mais simples de defesa química quando a larva é perturbada (Salazar & Whitman 2001), e em muitos casos tem sido demonstrado que esta pode ter um efeito repelente para formigas (Freitas & Oliveira 1992, Smedley *et al.* 1993, Gentry & Dyer 2002). Muitas dessas defesas comportamentais são mais efetivas quando utilizadas conjuntamente. Por exemplo, o comportamento de se debater violentamente quando combinado com mordidas e regurgitação pode aumentar a possibilidade de sobrevivência da larva quando atacada por formigas (Dyer 1995).

A combinação de determinadas propriedades químicas do corpo da larva também pode ser uma característica determinante da probabilidade desta ser predada. Dyer (1995) comparou experimentalmente a importância relativa de diferentes tipos de defesa, constatando que a composição química da larva é a característica mais importante como previsora da rejeição por formigas. Isto é importante se

consideramos que grande parte das características químicas das larvas de Lepidoptera é resultado do seqüestro de substâncias do metabolismo secundário das plantas hospedeiras (Dyer & Bowers 1996), ou mesmo sintetizadas dentro do corpo das larvas a partir de precursores obtidos das plantas (Trigo 2000). Desta forma, características químicas das plantas hospedeiras podem ser determinantes na susceptibilidade das larvas à predação por formigas (Coley *et al.* 2006). As propriedades químicas externas das larvas também podem ser importantes na detecção das larvas pelas formigas. Recentemente, foi demonstrado que os hidrocarbonetos cuticulares das larvas de *Mechanitis polymnia* (Nymphalidae) apresentam um padrão muito similar ao da sua planta hospedeira (Portugal & Trigo 2005). Esta similaridade pode ser considerada como uma forma de camuflagem química, uma vez que as larvas se tornam indetectáveis pelas formigas devido a sua semelhança com o substrato.

Muitas larvas de lepidópteros apresentam especializações epidérmicas relacionadas à defesa. As adaptações variam desde cerdas simples a estruturas mais complexas em forma de espinho (escolos), ou até mesmo glândulas especializadas que secretam substâncias nocivas aos seus potenciais predadores e parasitóides (ver Stehr 1987, Salazar & Withman 2001). Para avaliar a natureza destas defesas (se químicas ou mecânicas) e contra quem elas são realmente eficientes (se contra vertebrados ou invertebrados) são necessários estudos morfológicos, anatômicos, e bioensaios comportamentais. Entretanto, poucos estudos têm mostrado a relevância efetiva destas defesas contra formigas (mas veja Honda 1983, Osborn & Jaffé 1998, Shiojiri & Takabayashi 2005). Uma boa pista para entender o papel destas estruturas epidérmicas na defesa contra formigas pode ser obtida através da comparação entre larvas que apresentem interações simbióticas com formigas (mirmecófilas) e espécies aparentadas que não apresentem tal simbiose (Figura 4) (Kaminski 2008b). Neste último caso, as larvas não mirmecófilas possuem cerdas longas e plumosas ou escolos sobre o corpo (Figura 4a, c), que muitas vezes reagem a estímulos mecânicos e são evitados por formigas (DeVries 1991a, Kaminski 2008b). Larvas mirmecófilas, entretanto, geralmente apresentam tegumento liso com cerdas curtas (Figura 4b, d).

Um padrão comumente observado para muitos grupos de insetos fitófagos, e particularmente em Lepidoptera, é uma tendência à especialização em determinados grupos de plantas (Ehrlich & Raven 1964, Bernays & Graham 1988). Alguns trabalhos têm sugerido que a pressão dos inimigos naturais seja um fator chave na evolução do uso de plantas hospedeiras (Bernays & Cornelius 1989, Stamp 2001, Singer & Stireman 2003). Por exemplo, Jolivet (1991) observou que a assembléia de herbívoros associados à mirmecófitas tende a ser mais especializada do que assembléias encontradas em plantas que não apresentam interações com formigas. Uma possibilidade para explicar esse padrão é que as formigas são mais eficientes na captura de insetos generalistas, possivelmente devido à presença de defesas mais eficientes nos insetos especialistas (Heads & Lawton 1985, Dyer 1997).

O desempenho e sobrevivência das larvas podem ser influenciados pela probabilidade de encontrar inimigos sobre a planta hospedeira (Thompson 1988). Além disso, a hierarquia de preferência na seleção de planta hospedeira pela fêmea pode ser determinada em parte pela existência de espaços livre de inimigos (Ohsaki & Sato 1994, Oppenheim & Gould 2002). Em Lepidoptera a seleção da planta hospedeira ocorre no momento da oviposição, e a suscetibilidade

dos ovos e larvas à predação por formigas pode ser fortemente influenciada pelo lugar onde a fêmea depositou seus ovos (Rashbrook *et al.* 1992, Nylin & Janz 1999). Nesse sentido, tem sido observado que a presença de formigas pode mediar a seleção da planta hospedeira, e no caso de lepidópteros não mirmecófilos tem sido observado um efeito inibidor de formigas na oviposição (Freitas & Oliveira 1996, Sendoya *et al.* 2009).

INTERAÇÕES SIMBIÓTICAS

Diversos grupos de organismos conseguem conviver com formigas como simbioses, sendo defendidos ou até mesmo alimentados como um membro da colônia – essa relação é denominada mirmecofilia (Hölldobler & Wilson 1990). A mirmecofilia ocorre devido à habilidade desses simbioses em mimetizar sinais químicos, morfológicos, e/ou comportamentais utilizados na comunicação intraespecífica pelas formigas (Hölldobler & Wilson 1990). Estas associações variam de facultativas a obrigatórias, e do mutualismo ao parasitismo (Hölldobler & Wilson 1990, Pierce *et al.* 2002, Hojo *et al.* 2008). Independente do tipo de associação, os simbioses obtêm uma série de benefícios ao coexistirem com formigas, e várias adaptações foram desenvolvidas

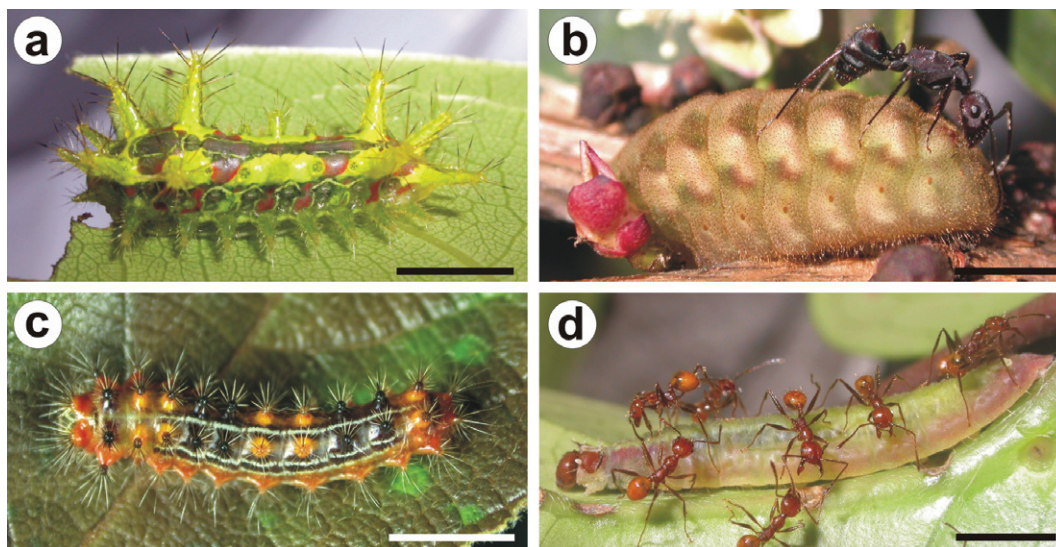


Figura 4. Larvas de Lycaenidae (a-b) e Riodinidae (c-d), ilustrando as diferenças entre espécies não mirmecófilas e mirmecófilas para ambas as famílias. Note as cerdas e escolos bem desenvolvidos nas larvas das espécies não mirmecófilas, (a) *Kolana* sp. e (c) *Emesis* sp.; (b) *Parrhasius polibetes* sendo atendida por operária de *Camponotus leydigi*; (d) *Nymphidium* sp. sendo atendida por um grupo de *Pheidole* sp. Escalas = 0,4cm.

Figure 4. *Lycaenidae* (a,b) and *Riodinidae* (c,d) caterpillars illustrating the differences between myrmecophilous and non-myrmecophilous species in these families. Non-myrmecophilous *Kolana* sp. (a) and *Emesis* sp. (c) with setae and spiny projections; (b) *Parrhasius polibetes* being tended by *Camponotus leydigi* workers; (d) *Nymphidium* sp. being tended by *Pheidole* workers. Scale bars: 0.4cm.

para manter estas interações. Nesse sentido, a história evolutiva destes organismos, incluindo eventos de especiação e diversificação são amplamente explicados por suas interações com formigas (Atsatt 1981a, Pierce 1984, Eastwood *et al.* 2006).

Existem vários registros de interações simbióticas entre larvas de Lepidoptera e formigas (ver revisão em Hölldobler & Wilson 1990), mas essas interações são bem documentadas e conhecidas em apenas duas famílias de borboletas: Lycaenidae e Riodinidae (Figura 4b, d). Por esta razão, trataremos aqui apenas o que é conhecido para estes dois grupos. Estas interações podem ser divididas em dois tipos: facultativa ou obrigatória (ver Fiedler 1991, Pierce *et al.* 2002). Nas interações facultativas não existe especificidade com relação à formiga, e as larvas podem sobreviver com ou sem formigas atendentes. Por outro lado, nas interações obrigatórias existe especificidade com relação à formiga atendente, as larvas sempre são encontradas com formigas, e existe uma dependência da interação para a sobrevivência das larvas no campo. Apesar de existirem muitos casos de interações obrigatórias entre borboletas e formigas, a maior parte das interações é facultativa e o balanço entre custo e benefício das interações pode variar com diversos fatores, tais como a qualidade nutricional da planta, co-ocorrência com outros simbiontes, bem como a espécie de formiga envolvida (Pierce *et al.* 1991, Robbins 1991, Fiedler & Hölldobler 1992, Fraser *et al.* 2001, L.A.K. dados não publicados).

A natureza destas interações é tida como mutualística, uma vez que as formigas recebem secreções nutritivas produzidas por glândulas especializadas (Newcomer 1912, DeVries & Baker 1989, Daniels *et al.* 2005), e em contrapartida as larvas recebem proteção contra predadores e parasitoides (Pierce & Mead 1981, DeVries 1991b). O benefício da interação já foi demonstrado para algumas espécies de Lycaenidae e Riodinidae (Pierce & Mead 1981, DeVries 1991b). Do ponto de vista das larvas, o benefício pode ser facilmente evidenciado a partir de experimentos no campo com larvas criadas na presença ou ausência de formigas. Em geral, estes experimentos mostram que larvas atendidas por formigas sobrevivem melhor devido à proteção contra parasitoides e vespas predadoras (Pierce & Mead 1981, Pierce *et al.* 1987, DeVries 1991b). Do ponto de vista da formiga, o benefício foi demonstrado para

apenas uma espécie com interação obrigatória, ou foi estimado indiretamente (ver Pierce *et al.* 1987, Fiedler & Saam 1995). Isto se deve à dificuldade logística de se avaliar o ganho da interação para a colônia, principalmente no campo.

Existem duas hipóteses que tentam explicar a evolução da mirmecofilia e a natureza destas interações em borboletas (ver Malicky 1970). A primeira, denominada “mutualística”, sugere que as adaptações à mirmecofilia teriam surgido com o intuito de manter relações mutualísticas (Thomann 1901). A segunda, chamada “apaziguadora”, propõe que as primeiras adaptações surgiram com o intuito de apaziguar o comportamento agressivo das formigas (Lenz 1917). Diversos autores têm discutido sobre a contribuição do mutualismo e do apaziguamento no desenvolvimento das adaptações à mirmecofilia (Malicky 1970, Pierce & Mead 1981, Fiedler & Maschwitz 1988, Fiedler 1991, DeVries 1991b). No entanto, as duas hipóteses não são excludentes e são difíceis de separar (Cottrell 1984, Pierce *et al.* 2002). Um avanço importante ao entendimento destas interações em Lepidoptera foi dado por DeVries (1991b), que levando em conta a biologia alimentar das formigas que atendem larvas, propôs um cenário ecológico para a evolução da mirmecofilia em Lepidoptera. Neste cenário, a mirmecofilia surgiu sobre a vegetação, inserida em um complexo sistema de interações que envolvem também plantas com nectários extraflorais, hemípteros produtores de exsudatos e, principalmente, formigas especializadas em alimentos líquidos. Apesar deste cenário não poder ser testado, experimentos simples envolvendo larvas e potenciais formigas atendentes podem ser úteis para entender a importância relativa do mutualismo e do apaziguamento para lepidópteros mirmecófilos (DeVries 1991b, ver também Kaminski 2008a).

As larvas mirmecófilas apresentam várias adaptações comportamentais e morfológicas para conviver com formigas, como por exemplo, uma cutícula cerca de 20 vezes mais espessa do que a apresentada por larvas não mirmecófilas (possivelmente uma proteção contra possíveis ataques das formigas) e a ausência de comportamento reflexo de se debater quando perturbada (tal comportamento geralmente provoca reações agressivas por parte das formigas) (Malicky 1970, Fiedler 1991, Freitas & Oliveira 1992, Pierce *et al.* 2002). Além disso, estas

larvas apresentam alguns tipos de órgãos altamente especializados na interação (“*ant-organs*” ou órgãos mirmecofílicos), e que são de grande importância para a classificação e compreensão das relações entre diversos subgrupos de Lycaenidae e Riodinidae (Harvey 1987, DeVries 1991a, DeVries *et al.* 2004, Penz & DeVries 2006). No entanto, apesar de serem similares quanto à função, existem diferenças marcantes quanto à anatomia interna e posicionamento destes órgãos (DeVries 1991a, 1997, Kaminski 2006). Tais diferenças geraram dúvidas sobre uma origem única da mirmecofilia em Lepidoptera e, conseqüentemente, sobre o status taxonômico destas duas famílias. Neste sentido, o mapeamento da distribuição dos diferentes tipos de órgãos mirmecofílicos nas filogenias implica que a mirmecofilia teria surgido e desaparecido várias vezes em borboletas (Campbell & Pierce 2003). Uma hipótese alternativa e mais parcimoniosa para a falta de concordância no posicionamento dos órgãos seria a ocorrência de mutações em genes homeóticos (ver Campbell & Pierce 2003).

Segundo Pierce *et al.* (2002), as borboletas mirmecófilas podem manipular o comportamento das formigas de três formas: apaziguamento do comportamento agressivo, manutenção do interesse na simbiose, e através da indução de comportamento defensivo. Estas respostas comportamentais das formigas são mediadas pelos órgãos mirmecofílicos de três formas: (1) através de recompensas nutritivas produzidas por glândulas (também denominadas órgãos nectaríferos); (2) por comunicação química; (3) por comunicação sonora. As borboletas mirmecófilas podem interagir com formigas em todas as suas fases do desenvolvimento, mas as adaptações à mirmecofilia são mais efetivas e conspícuas no estágio larval, para o qual daremos mais ênfase.

Os órgãos nectaríferos estão presentes em Lycaenidae e Riodinidae, mas a morfologia interna e posicionamento variam grandemente entre as duas famílias (DeVries 1991a, 1997). Em Lycaenidae, a glândula é denominada órgão nectarífero dorsal (DNO) ou órgão de Newcomer, constituído por uma estrutura única posicionada dorsalmente no sétimo segmento abdominal (Newcomer 1912, Malicky 1970, Fiedler 1991). Em Riodinidae, a estrutura é denominada órgão nectário tentacular (TNOs), sendo composta por um par de glândulas eversíveis posicionadas dorsalmente no oitavo segmento abdominal (Ross

1964, DeVries 1988, Kaminski 2006). Em geral, tem sido sugerido que estes órgãos desempenham um papel fundamental na manutenção da simbiose com formigas (DeVries 1988, Fiedler 1991, Pierce *et al.* 2002, Daniels *et al.* 2005). Estudos sobre o conteúdo nutricional destas secreções têm evidenciado uma riqueza de aminoácidos superior à encontrada em outras fontes alimentares líquidas disponíveis para as formigas na vegetação (DeVries & Baker 1989).

Existe uma grande quantidade de estruturas larvais que têm sido apontadas como importantes na comunicação química com as formigas, mediando o apaziguamento, reconhecimento, e até mesmo manipulando o comportamento das formigas (ver Fiedler 1991, DeVries 1997, Pierce *et al.* 2002). No entanto, quase nada é conhecido sobre as substâncias que são produzidas por estes órgãos e seu real efeito nas interações larva-formiga. Dentre as estruturas mais importantes e menos compreendidas, estão os órgãos perfurados em forma de cúpula (PCOs). Os PCOs são glândulas epidermais unicelulares presentes em quase todos os Lycaenidae e Riodinidae (Malicky 1970, Kaminski 2006). Por sua constância, os PCOs têm sido considerados os primeiros órgãos a aparecer em larvas mirmecófilas e acredita-se que produzam voláteis (alomônios) importantes no apaziguamento das formigas (DeVries 1988, Fiedler 1991, Pierce *et al.* 2002).

Outra classe de órgão mirmecofílico importante na comunicação química larva-formiga são os órgãos tentaculares (TOs) eversíveis que aparecem pareados em algumas larvas de Lycaenidae, e os órgãos tentaculares anteriores (ATOs) em larvas de Riodinidae. Com base em observações comportamentais de interações entre larvas e formigas, tem sido sugerido que estes órgãos produzem substâncias voláteis que induzem comportamento de alerta e agressividade nas formigas atendentes (DeVries 1988, Fiedler 1991, Axén *et al.* 1996). Outros órgãos com função similar têm sido descritos para outras larvas mirmecófilas, como as cerdas baloniformes e a glândula cervical em alguns Riodinidae (DeVries 1997, DeVries *et al.* 2004). De forma geral, órgãos mirmecofílicos relacionados à sinalização química mais complexa estão presentes em larvas que tem interações obrigatórias e específicas com formigas (DeVries 1988, 1997, Fiedler 1991). Em algumas espécies, a sinalização química com as formigas pode não ser mediada especificamente

por um órgão, como no caso de espécies parasitas de formigueiros que mimetizam hidrocarbonetos cuticulares de suas formigas hospedeiras (ver Akino *et al.* 1999, Nash *et al.* 2008, Hojo *et al.* 2008).

A habilidade de produzir som está presente em quase todas as larvas mirmecófilas e parece ser um aspecto chave na manutenção das interações com as formigas (DeVries 1990, 1991c). Os órgãos que produzem sons em larvas de Lycaenidae ainda são pouco conhecidos do ponto de vista funcional e morfológico, mas acredita-se que as larvas produzam sons através de estridulações nas áreas entre os segmentos (Travassos & Pierce 2000). Em Riodinidae, os sons podem ser produzidos de duas formas, mas basicamente envolve a estridulação de estruturas (papilas vibratórias ou uma placa membranosa) do protórax com a superfície corrugada da cápsula cefálica (DeVries 1988, 1990, 1991c, Travassos *et al.* 2008). DeVries (1988) demonstrou que larvas de *Thisbe irenea* (Riodinidae) que tinham suas papilas vibratórias removidas apresentavam uma menor capacidade de recrutar formigas.

Como é observado para outras larvas de lepidópteros, a vasta maioria dos Lycaenidae e Riodinidae é exclusivamente herbívora. No entanto, a interação simbiótica com formigas parece favorecer uma maior amplitude de plantas hospedeiras utilizadas, bem como uma mudança nos hábitos alimentares das larvas. Como resultado, nenhuma família de Lepidoptera apresenta tanta variação nos hábitos alimentares das larvas como é observado nestas duas famílias de borboletas mirmecófilas (ver Cottrell 1984, DeVries *et al.* 1994, Pierce 1995, Pierce *et al.* 2002). Esse padrão pode ser explicado pela vantagem obtida pelas larvas mirmecófilas ao ocuparem espaços livres de inimigos em suas plantas hospedeiras (Atsatt 1981a). Mudanças na dieta larval ocorrem primariamente pelo papel que a presença de formigas adquiriu na seleção da planta hospedeira, servindo muitas vezes como estímulo para a oviposição (Atsatt 1981b, Pierce & Elgar 1985, Fiedler 1991).

A primeira consequência da oviposição dependente de formigas é uma forte influência das formigas nos padrões de distribuição espacial dos imaturos e adultos (Smiley *et al.* 1988, Seufert & Fiedler 1996, Kaminski 2008a). Outra consequência possível é a expansão do espectro de plantas hospedeiras utilizadas pelas larvas (polifagia) (Pierce 1984, Pierce & Elgar 1985,

DeVries *et al.* 1994, DeVries 1997, Kaminski 2008a). Tal padrão ocorreria porque ao utilizar formigas como pistas no processo de seleção de planta hospedeira, a fêmea poderia cometer “enganos” ao depositar seus ovos (Pierce 1984, Pierce & Elgar 1985). Desta forma, seria esperado que a polifagia aparecesse mais facilmente em espécies mirmecófilas do que em espécies não mirmecófilas (ver Fiedler 1994).

A evolução de outros tipos de hábitos alimentares está relacionada à exploração de interações simbióticas entre plantas e outros herbívoros (Maschwitz *et al.* 1984, DeVries & Baker 1989, Fiedler 1991). Interações facultativas entre plantas com nectários extraflorais e formigas têm sido exploradas por várias espécies de Riodinidae (DeVries & Baker 1989, DeVries 1997), e até mesmo interações obrigatórias de mirmecófitas podem ser exploradas (Maschwitz *et al.* 1984).

Similarmente, interações entre hemípteros produtores de exsudatos e formigas têm sido exploradas consistentemente em várias linhagens de Lycaenidae e Riodinidae (Cottrell 1984, Pierce 1995, DeVries & Penz 2000, Oliveira & Del-Claro 2005). A extrema exploração destes sistemas pode levar ao surgimento de hábitos alimentares incomuns em Lepidoptera, como a alimentação especializada em exsudatos e/ou predação de hemípteros mirmecófilos (Pierce *et al.* 2002). O hábito predador nestas larvas pode estar associado a mudanças morfológicas e comportamentais, como o alongamento das pernas protorácicas (DeVries & Penz 2000), e/ou seleção de planta hospedeira mediada pela presença de hemípteros (DeVries & Penz 2000). Outra via para o surgimento do hábito predador em larvas mirmecófilas ocorre quando os sinais químicos utilizados pelas larvas se tornam tão específicos que as formigas reconhecem as larvas como se fossem outras formigas, propiciando o surgimento de parasitismo social. O sistema parasítico mais estudado é o que envolve o gênero *Phengaris* (= *Maculinea*, Lycaenidae), cujas lagartas habitam ninhos de formigas *Myrmica* durante uma parte da vida, e se alimentam de larvas de formigas ou até mesmo através de trofalaxis com as formigas hospedeiras (ver Thomas & Elmes 1998, Als *et al.* 2004).

CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS

O estudo das interações entre plantas, formigas e lepidópteros pode ser importante para melhor

compreendermos a ecologia evolutiva de sistemas multitróficos, especialmente em ecossistemas tropicais. As estratégias defensivas em Lepidoptera podem ser uma combinação de vários fatores, sendo difícil indicar contra qual inimigo ela foi desenvolvida (Dyer 1997). Além disso, os inimigos naturais mudam ao longo da ontogênese e conseqüentemente as táticas defensivas também devem mudar (Salazar & Whitman 2001). De fato, predadores invertebrados parecem ser mais importantes para larvas menores, enquanto larvas maiores são mais atacadas por vertebrados (Bernays 1997). Nesse sentido, é difícil identificar dentre uma gama de características defensivas qual responde especificamente a um determinado predador (Gross 1993, Gentry & Dyer 2002). Embora formigas possam usar sinais visuais, os principais sinais utilizados são químicos e táteis, e as táticas defensivas desenvolvidas contra formigas devem operar nestes dois universos sensoriais.

Segundo Hölldobler (1971), a análise comparativa de espécies mirmecófilas com diferentes níveis de associação com as formigas é a chave para compreender os detalhes da evolução das associações e dos sistemas de comunicação em organismos mirmecófilos. Além disso, o entendimento das variações nos padrões de utilização de plantas hospedeiras e mudanças nos hábitos alimentares das larvas requerem uma análise conjunta de todas as partes do sistema. Nos últimos anos, diferentes trabalhos têm analisado a evolução da mirmecofilia em Lepidoptera de maneira comparativa, com o apoio de análises cladísticas (Als *et al.* 2004, Megens *et al.* 2005). Este tipo de abordagem é útil para entender a evolução das modificações impostas aos organismos mirmecófilos. No entanto, tal enfoque nunca foi dado para se entender a evolução de características defensivas em larvas que utilizam plantas hospedeiras visitadas por formigas. Informações básicas de história natural que servem de ponto de partida para estes estudos comparativos ainda são escassas, principalmente na região Neotropical. Nesse sentido, esperamos que esta revisão estimule futuros estudos sobre as interações entre formigas, larvas de lepidópteros e suas plantas hospedeiras em ecossistemas brasileiros.

AGRADECIMENTOS: Os autores agradecem a Maria A. S. Alves, Regina H.F. Macedo, Erli S. Costa e Natalie Freret pelo convite para escrever este artigo. A versão final do manuscrito foi melhorada por dois revisores anônimos, e por Alberto Arab. LAK e SFS agradecem respec-

tivamente ao CNPq (no. 140183/2006-0) e à FAPESP (no. 07/59881-5) pelas bolsas de doutorado concedidas. AVLF agradece à FAPESP (no. 00/01484-1 e 04/05269-9; BIOTA-FAPESP no. 98/05101-8), ao CNPq (no. 300315/2005-8), e à National Science Foundation (DEB-0527441). PSO agradece ao CNPq (no. 304521/2006-0) e à FAPESP (no. 08/54058-1).

REFERÊNCIAS

- ADLUNG, K.G. 1966. A critical evaluation of the European research on use of Red Wood ants (*Formica rufa* group) for the protection of forests against harmful insects. *Zeitschrift Fuer Angewandte Entomologie*, 57: 167-189.
- AGRAWAL, A.A. & RUTTER, M.T. 1998. Dynamic anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses. *Oikos*, 83: 227-236.
- AKINO, T.; KNAPP, J.J.; THOMAS, J.A. & ELMES, G.W. 1999. Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266: 1419-1426.
- ALS, T.D.; VILA, R.; KANDUL, N.P.; NASH, D.R.; YEN, S.-H.; HSU, Y.-F.; MIGNAULT, A.A.; BOOMSMA, J.J. & PIERCE, N.E. 2004. The evolution of alternative parasitic life histories in large blue butterflies. *Nature*, 432: 386-390.
- ANDO, Y. & OHGUSHI, T. 2008. Ant- and plant-mediated indirect effects induced by aphid colonization on herbivorous insects on tall goldenrod. *Population Ecology*, 50: 181-189.
- ARAÚJO, L.M.; LARA, A.C.F. & FERNANDES, G.W. 1995. Utilization of *Apion* sp. (Coleoptera: Apionidae) galls by an ant community in southeast Brazil. *Tropical Zoology*, 8: 319-324.
- ATSATT, P.R. 1981a. Lycaenidae butterflies and ants: selection for enemy-free space. *American Naturalist*, 118: 638-654.
- ATSATT, P.R. 1981b. Ant-dependent food plant-selection by the mistletoe butterfly *Ogyris amaryllis* (Lycaenidae). *Oecologia*, 48: 60-63.
- AXÉN, A.H.; LEIMAR, O. & HOFFMAN, V. 1996. Signalling in a mutualistic interaction. *Animal Behaviour*, 52: 321-33.
- BARTON, A.M. 1986. Spatial variation in the effect of ants on an extrafloral nectary plant. *Ecology*, 67: 495-504.
- BEATTIE A.J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge. 204p.
- BEATTIE, A.J. & HUGHES, L. 2002. Ant-plant interactions. Pp. 211-135. In: C.M. Herrera & O. Pellmyr (eds.). *Plant animal Interactions*. Blackwell Publishing, Oxford. 313p.
- BERNAYS, E. & GRAHAM, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, 69: 886-892.

- BERNAYS, E.A. 1997. Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecological Entomology*, 22: 121-123.
- BERNAYS, E.A. & CORNELIUS, M.L. 1989. Generalist caterpillar prey are more palatable than specialists for the generalist predator *Iridomyrmex humilis*. *Oecologia*, 79: 427-430.
- BLUTHGEN, N. & REIFENRATH, K. 2003. Extrafloral nectaries in an Australian rainforest: structure and distribution. *Australian Journal of Botany*, 51: 515-527.
- BRONSTEIN, J. L. 1994. Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology*, 69: 31-51.
- BUCKLEY, R.C. 1987. Interactions involving plants, homoptera, and ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 111-135.
- CAMPBELL, D.L. & PIERCE, N.E. 2003. Phylogenetic relationships of the Riodinidae: implications for the evolution of ant association. Pp 395-408. In: C.L. Boggs, W.B. Watt & P.R. Ehrlich (eds.). *Butterflies: ecology and evolution taking flight*. University of Chicago, Chicago. 784p.
- CAVENEY, S.; MCLEAN, H. & SURRY, D. 1998. Faecal firing in a skipper caterpillar is pressure-driven. *Journal of Experimental Biology*, 201: 121-133.
- COLEY, P.D. & BARONE, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 305-335.
- COLEY, P.D.; BATEMAN, M.L. & KURSAR, T.A. 2006. The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. *Oikos*, 115: 219-228.
- COTTRELL, C.B. 1984. Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. *Zoological Journal of Linnean Society*, 79: 1-57.
- DANIELS, H.; GOTTSBERGER, G. & FIEDLER, K. 2005. Nutrient composition of larval nectar secretions from three species of myrmecophilous butterflies. *Journal of Chemical Ecology*, 31: 2805-2821.
- DAVIDSON, D.W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61: 153-181.
- DAVIDSON, D.W.; COOK, S.C.; SNELLING, R.R. & CHUA, T.H. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*, 300: 969-972.
- DEJEAN, A.; MCKEY, D.; GIBERNAU, M. & BELIN, M. 2000. The arboreal ant mosaic in a Cameroonian rainforest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 35: 403-423.
- DEL-CLARO, K. & OLIVEIRA, P.S. 1999. Ant-Homoptera interactions in a neotropical savanna: The honeydew-producing treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica*, 31: 135-144.
- DEVRIES, P.J. 1988. The larval ant-organs of *Thisbe irenea* (Lepidoptera: Riodinidae) and their effects upon attending ants. *Zoological Journal of Linnean Society*, 94: 379-393.
- DEVRIES, P.J. 1990. Enhancement of symbioses between butterfly caterpillars and ants by vibrational communication. *Science*, 248, 1104-1106.
- DEVRIES, P.J. 1991a. Evolutionary and ecological patterns in myrmecophilous riodinid butterflies. Pp. 143-156. In: C. R. Huxley, & D.F. Cutler (eds.). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. 624p.
- DEVRIES, P.J. 1991b. Mutualism between *Thisbe irenea* butterflies and ants, and the role of ant ecology in the evolution of larval-ant associations. *Biological Journal of Linnean Society*, 43: 179-195.
- DEVRIES, P.J. 1991c. Call production by myrmecophilous riodinid and lycaenid butterfly caterpillars (Lepidoptera): morphological, acoustical, functional, and evolutionary patterns. *American Museum Novitates*, 3025: 1-23.
- DEVRIES, P.J. 1997. *The butterflies of Costa Rica and their natural history*. Volume II. Riodinidae. Princeton University Press, Princeton. 327p.
- DEVRIES, P.J. & BAKER, I. 1989. Butterfly exploitation of an ant-plant mutualism: adding insult to herbivory. *Journal of the New York Entomological Society*, 97: 332-340.
- DEVRIES, P.J. & PENZ, C.M.. 2000. Entomophagy, behavior, and elongated thoracic legs in the myrmecophilous Neotropical butterfly *Alesa amesis* (Riodinidae). *Biotropica*, 32: 712-721.
- DEVRIES, P.J.; CHACON, I.A. & MURRAY, D. 1994. Toward a better understanding of host use biodiversity in riodinid butterflies (Lepidoptera). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 31: 103-126.
- DEVRIES, P.J.; CABRAL, B.C. & PENZ, C.M. 2004. The early stages of *Apodemia paucipuncta* (Riodinidae): myrmecophily, a new ant-organ and consequences for classification. *Milwaukee Public Museum Contributions to Biology and Geology*, 102: 1-13.
- DUTRA, H.P.; FREITAS, A.V.L. & OLIVEIRA, P.S. 2006. Dual ant attraction in the neotropical shrub *Urera baccifera* (Urticaceae): the role of ant visitation to pearl bodies and

- fruits in herbivore deterrence and leaf longevity. *Functional Ecology*, 20: 252-260.
- DYER, L.A. 1995. Tasty generalists and nasty specialists? antipredator mechanisms in tropical lepidopteran larvae. *Ecology*, 76: 1483-1496.
- DYER, L.A. 1997. Effectiveness of caterpillar defenses against three species of invertebrate predators. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 34: 48-68.
- DYER, L.A. & BOWERS, M.D. 1996. The importance of sequestered iridoid glycosides as a defense against an ant predator. *Journal of Chemical Ecology*, 22: 1527-1539.
- DYER, L.A. & LETOURNEAU, D.K. 1999. Relative strengths of top-down and bottom-up forces in a tropical forest community. *Oecologia*, 119: 265-274.
- EASTWOOD, R.; PIERCE, N.E.; KITCHING, R.L. & HUGHES, J.M. 2006. Do ants enhance diversification in Lycaenid butterflies? Phylogeographic evidence from a model myrmecophile, *Jalmenus evagoras*. *Evolution*, 60: 315-327.
- EHRlich, P.R. RAVEN, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- EUBANKS, M.D.; NESCI, K.A.; PETERSEN, M.K.; LIU, Z. & SANCHEZ, A.B. 1997. The exploitation of an ant-defended host plant by a shelter-building herbivore. *Oecologia*, 109: 454-460.
- FIEDLER, K. 1991. Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). *Bonner Zoologische Monographien*, 31: 1-201.
- FIEDLER, K. 1994. Lycaenid butterflies and plants: is myrmecophily associated with amplified hostplant diversity? *Ecological Entomology*, 19: 79-82.
- FIEDLER, K. & HÖLLDOBLER, B. 1992. Ants and *Polyommatus icarus* immatures (Lycaenidae) – sex-related developmental benefits and costs of ant attendance. *Oecologia*, 91: 468-473.
- FIEDLER, K. & MASCHWITZ, U. 1988. Functional analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). II. Lycaenid larvae as trophobiotic partners of ants—a quantitative approach. *Oecologia*, 75: 204-206.
- FIEDLER, K. & SAAM, C. 1995. Ant benefit from attending facultatively myrmecophilous Lycaenidae caterpillars: evidence from a survival study. *Oecologia*, 104: 316-322.
- FLOREN, A.; BIUN, A. & LINSÉNMAIR, K.E. 2002. Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia*, 131: 137-144.
- FRASER, A.M.; AXÉN, A.H. & PIERCE, N.E. 2001. Assessing the quality of different ant species as partners of a myrmecophilous butterfly. *Oecologia*, 129: 452-460.
- FREITAS, A.V.L. 1999. An anti-predator behavior in larvae of *Libytheana carinenta* (Nymphalidae, Libytheinae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 53: 130-131.
- FREITAS, A.V.L. & OLIVEIRA, P.S. 1992. Biology and behavior of *Eunica bechina* (Lepidoptera: Nymphalidae) with special reference to larval defense against ant predation. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 31: 1-11.
- FREITAS, A.V.L. & OLIVEIRA, P.S. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *Journal of Animal Ecology*, 65: 205-210.
- FUKUI, A. 2001. Indirect interactions mediated by leaf shelters in animal-plant communities. *Population Ecology*, 43: 31-40.
- GASTON, K.J.; REAVEY, D. & VALLADARES, G.R. 1991. Changes in feeding habit as caterpillars grow. *Ecological Entomology*, 16: 339-344.
- GENTRY, G.L. & DYER, L.A. 2002. On the conditional, nature of neotropical caterpillar defenses against their natural enemies. *Ecology*, 83: 3108-3119.
- GIANOLI, E.; SENDOYA, S.; VARGAS, F.; MEJIA, P.; JAFFE, R.; RODRIGUEZ, M. & GUTIERREZ, A. 2008. Patterns of Azteca ants' defence of *Cecropia* trees in a tropical rainforest: support for optimal defence theory. *Ecological Research*, 23: 905-908.
- GROSS, P. 1993. Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 38: 251-273.
- HARVEY, D.J. 1987. *The higher classification of the Riodinidae (Lepidoptera)*. Ph.D. Dissertation, University of Texas, Austin, USA. 215p.
- HEADS, P.A. & LAWTON, J.H. 1985. Bracken, ants and extrafloral nectaries. 3. How insect herbivores avoid ant predation. *Ecological Entomology*, 10: 29-42.
- HEIL, M. 2008. Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytologist*, 178: 41-61.
- HEIL, M. & MCKEY, D. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34: 425-453.
- HOJO, M.K.; WADA-KATSUMATA, A.; AKINO, T.; YAMAGUCHI, S.; OZAKI, M. & YAMAOKA, R. 2008. Chemical disguise as particular caste of host ants in the ant

- inquiline parasite *Niphanda fusca* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Proceedings of the Royal Society of London B*. (doi: 10.1098/rspb.2008.1064).
- HÖLLDOBLER, B. 1971. Communication between ants and their guests. *Scientific American*, 224: 86-93.
- HÖLLDOBLER B. & WILSON, E.O. 1990. *The ants*. Belknap Press/Harvard University Press, Cambridge. 732p.
- HONDA, K. 1983. Defensive potential of the larval osmeterial secretions of papilionid butterflies against ants. *Physiological Entomology*, 8: 173-179.
- IZZO, T.J. & VASCONCELOS, H.L. 2002. Cheating the cheater: domatia loss minimizes the effects of ant castration in an Amazonian ant-plant. *Oecologia*, 133: 200-205.
- JANZEN, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and Acacias in Central America. *Evolution*, 20: 249-275.
- JOLIVET, P. 1991. Ants, plants, and beetles; a triangular relationship. Pp 397-418. In: C.R. Huxley & D.F. Cutler (eds.). *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford. 313p.
- JONES, M.T.; CASTELLANOS, I. & WEISS, M.R. 2002. Do leaf shelters always protect caterpillars from invertebrate predators? *Ecological Entomology*, 27: 753-757.
- KAMINSKI, L.A. 2006. *História natural e morfologia dos estágios imaturos de Theope thestias Hewitson, 1860 (Lepidoptera, Riodinidae) com ênfase na mirmecofilia*. M.Sc. Dissertation. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil. 97p.
- KAMINSKI, L.A. 2008a. Polyphagy and obligate myrmecophily in the butterfly *Hallonympha paucipuncta* (Lepidoptera: Riodinidae) in the Neotropical Cerrado savanna. *Biotropica*, 40: 390-394.
- KAMINSKI, L.A. 2008b. Immature stages of *Caria plutargus* (Lepidoptera: Riodinidae), with discussion on the behavioral and morphological defensive traits in nonmyrmecophilous riodinid butterflies. *Annals of the Entomological Society of America*, 101: 906-914.
- KASPARI, M. 2003. Introducción a la ecología de las hormigas. Pp 97-112. In: F. Fernandez (ed.). *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexandre von Humboldt, Bogotá. 424p.
- KOPTUR, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. Pp 81-129. In: E. Bernays (ed.), *Insect-Plant Interactions*. CRC Press, Boca Raton.
- LENZ F. 1917. Kleinere mitteilungen. Der erhaltungsgrund der myrmecophilie. *Zeit. Induk. Abstamm. Vererbungsl.*, 18: 44-48.
- LILL, J.T.; MARQUIS, R.J.; WALKER, M.A. & PETERSON, L. 2007. Ecological consequences of shelter sharing by leaf-tying caterpillars. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 124: 45-53.
- LOEFFLER, C.C. 1996. Caterpillar leaf folding as a defense against predation and dislodgment: staged encounters using *Dichomeius* (Gelechiidae) larvae on goldenrods. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 50: 245-260.
- MACHADO, G. & FREITAS, A.V.L. 2001. Larval defence against ant predation in the butterfly *Smyrna blomfieldia*. *Ecological Entomology*, 26: 436-439.
- MACHADO, S.R.; MORELLATO, L.P.C.; SAJO, M.J. & OLIVEIRA, P.S. 2008. Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian cerrado. *Plant Biology*, 10: 660-673.
- MACKAY, D.A. & WHALEN, M.A. 1998. Associations between ants (Hymenoptera: Formicidae) and *Adriana* Gaudich. (Euphorbiaceae) in East Gippsland. *Australian Journal of Entomology*, 37: 335-339.
- MALICKY, H. 1970. New aspects on the association between lycaenid larvae (Lycaenidae) and ants (Formicidae, Hymenoptera). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 24: 190-202.
- MAJER, J.D. 1990. The abundance and diversity of arboreal ants in Northern Australia. *Biotropica*, 22: 191-199.
- MASCHWITZ, U.; SCHROTH, M.; HÄNEL, H. & THO, Y.P. 1984. Lycaenids parasitizing symbiotic plant-ant relationships. *Oecologia*, 64: 78-80.
- MEGA, N.O. & ARAÚJO, A.M.. 2008. Do caterpillars of *Dryas iulia alcionea* (Lepidoptera, Nymphalidae) show evidence of adaptive behaviour to avoid predation by ants? *Journal of Natural History*, 42: 129-137.
- MEGENS, H.J.; DE JONG, R. & FIEDLER, K. 2005. Phylogenetic patterns in larval host plant and ant association of Indo-Australian Arhopalini butterflies (Lycaenidae: Theclinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 225-241.
- MODY, K. & LINSENMAYER, K.E. 2004. Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. *Ecological Entomology*, 29: 217-225.
- MORAIS, H.C. 1994. Coordinated group ambush: a new predatory behavior in *Azteca* ants (Dolichoderinae). *Insectes Sociaux*, 41: 339-342.
- MORELLATO, L.P.C. & OLIVEIRA, P.S. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in different vegetation types of Amazonian Brazil. *Flora*, 185: 33-38.

- NASH, D.R.; ALS, T.D.; MAILE, R.; JONES, G.R. & BOOMSMA, J.J. 2008. A mosaic of chemical coevolution in a large blue butterfly. *Science*, 319: 88-90.
- NESS, J.H. 2003. Contrasting exotic *Solenopsis invicta* and native *Forelius pruinosus* ants as mutualists with *Catalpa bignonioides*, a native plant. *Ecological Entomology*, 28: 247-251.
- NEWCOMER, E.J. 1912. Some observations on the relation of ants and lycaenid caterpillars, and a description of the relational organs of the latter. *Journal of the New York Entomological Society*, 20: 31-36.
- NOVOTNY, V.; BASSET, Y.; AUGA, J.; BOEN, W.; DAL, C.; DROZD, P.; KASBAL, M.; ISUA, B.; KUTIL, R.; MANUMBOR, M. & MOLEM, K. 1999. Predation risk for herbivorous insects on tropical vegetation: a search for enemy-free space and time. *Australian Journal of Ecology*, 24: 477-483.
- NYLIN, S. & JANZ, N. 1999. The ecology and evolution of host plant range: butterflies as model group. Pp. 31-54. In: H. Olf, U.K. Brown & M. Dres (eds.). *Herbivores: between Plants and predators*. Blackwell Science, London. 437p.
- O'DOWD, D.J. & CATCHPOLE, E.A. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant-protection in *Helichrysum* spp. ant interactions. *Oecologia*, 59: 191-200.
- OHSAKI, N. & SATO, Y. 1994. Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology*, 75: 59-68.
- OLIVEIRA, P.S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Functional Ecology*, 11: 323-330.
- OLIVEIRA, P.S. & DEL-CLARO, K. 2005. Multitrophic interactions in a Neotropical savanna: ant-hemipteran systems, associated insect herbivores and a host plant. Pp 414-438. In: D.F.R.P. Burslem, M.A. Pinard & S.E. Hartley (eds.). *Biotic Interactions in the Tropics*. Cambridge University Press, Cambridge. 564p.
- OLIVEIRA, P.S. & FREITAS, A.V.L. 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften*, 91: 557-570.
- OLIVEIRA, P.S.; FREITAS, A.V.L. & DEL-CLARO, K. 2002. Ant foraging on plant foliage: contrasting effects on the behavioral ecology of insects herbivores. Pp. 287-305. In: P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds.). *The cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York. 398p.
- OLIVEIRA, P.S. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of Cerrado vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica*, 19: 140-148.
- OLIVEIRA, P.S.; RICO-GRAY, V.; AZ-CASTELAZO, C. & CASTILLO-GUEVARA, C. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology*, 13: 623-631.
- OPPENHEIM, S.J. & GOULD, F. 2002. Behavioral adaptations increase the value of enemy-free space for *Heliothis subflexa*, a specialist herbivore. *Evolution*, 56: 679-689.
- OSBORN, F.R. & JAFFÉ, K. 1998. Chemical ecology of the defense of two Nymphalid butterfly larvae against ants. *Journal of Chemical Ecology*, 24: 1173-1181.
- PENZ, C.M., & P.J. DEVRIES. 2006. Systematic position of *Apodemia paucipuncta* (Riodinidae), and a critical evaluation of the nymphidiine transtilla. *Zootaxa*, 1190: 1-50.
- PIERCE, N.E. 1984. Amplified species diversity: a case study of an Australian lycaenid butterfly and its attendant ants. Pp. 197-200. In: R.I. Wane-Wright & P.R. Ackery (eds.), *The biology of butterflies*, Symposium of the Royal Entomological Society of London Number 11. Academic Press, London. 429p.
- PIERCE, N.E. 1995. Predatory and parasitic Lepidoptera: carnivores living on plants. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 49: 412-453.
- PIERCE, N. E. & MEAD, M. A. 1981. Parasitoids as selective agents in the symbiosis between butterfly larvae and ants. *Scienc*, 211:1185-1187.
- PIERCE, N.E. & ELGAR, M.A. 1985. The influence of ants on host plant selection by *Jalmenus evagoras*, a myrmecophilous lycaenid butterfly. *Behavior Ecology and Sociobiology*, 16: 209-222.
- PIERCE, N.E.; KITCHING, R.L.; BUCKLEY, R.C.; TAYLOR, M.F.J. & BENBOW, K.F. 1987. The costs and benefits of cooperation between the Australian lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*, and its attendant ants. *Behavior Ecology and Sociobiology*, 21: 237-248.
- PIERCE, N.E.; NASH, D.R.; BAYLIS, M. & CARPER, E.R. 1991. Variation in the attractiveness of lycaenid butterfly larvae to ants. Pp. 131-142. In: C.R. Huxley & D.F. Cutler (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. 601p.

- PIERCE, N.E.; BRABY, M.F.; HEATH, A.; LOHMAN, D.J.; MATHEW, J.; RAND, D.B. & TRAVASSOS, M.A. 2002. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review of Entomology*, 47: 733-771.
- PORTUGAL, A.H.A. & TRIGO, J.R. 2005. Similarity of cuticular lipids between a caterpillar and its host plant: a way to make prey undetectable for predatory ants? *Journal of Chemical Ecology*, 31: 2551-2561.
- PRICE, P.W.; BOUTON, C.E.; GROSS, P.; MCPHERON, B.A.; THOMPSON, J.N. & WEIS, A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 41-65.
- RASHBROOK, V.K.; COMPTON, S.G. & LAWTON, J.H. 1992. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology*, 73: 2167-2174.
- RICO-GRAY V. & OLIVEIRA, P.S. 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. University of Chicago Press, Chicago. 331p.
- ROBBINS, R.K. 1991. Cost and evolution of a facultative mutualism between ants and lycaenid larvae (Lepidoptera). *Oikos*, 62: 363-369.
- ROSS, G.N. 1964. Life-history studies on Mexican butterflies. III. Early stages of *Anatole rossi*, a new myrmecophilous metalmark. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 3: 81-94.
- SALAZAR, B.A. & WHITMAN, D.W. 2001. Defensive tactics of caterpillars against predators and parasitoids. Pp. 161-207. In: T.N. Ananthkrishnan (ed.). *Insects and plant defences dynamics*. Science Publishers, Inc., Plymouth. 253p.
- SATO, H. & HIGASHI, S. 1987. Bionomics of *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) on *Quercus*. II. Effects of Ants. *Ecological Research*, 2: 53-60.
- SCHUPP, E.W. & FEENER, D.H. 1991. Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. Pp. 175-197. In: C.R. Huxley & D.F. Cutler (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- SCOBLE M.J. 1995. *The Lepidoptera: form, function, and diversity*. 2nd edition. Oxford University Press, Oxford.
- SENDOYA, S.; FREITAS, A.V.L. & OLIVEIRA, P.S. 2009. Egg-laying butterflies distinguish predaceous ants by sight. *American Naturalist* (no prelo).
- SEUFERT, P. & FIEDLER, K. 1996. The influence of ants on patterns of colonization and establishment within a set of coexisting lycaenid butterflies in a south-east Asian tropical rain forest. *Oecologia*, 106: 127-136.
- SHIOJIRI, K. & TAKABAYASHI, J. 2005. Effects of oil droplets by *Pieris* caterpillars against generalist and specialist carnivores. *Ecological Research*, 20: 695-700.
- SINGER, M.S. & STIREMAN, J.O. 2003. Does anti-parasitoid defense explain host-plant selection by a polyphagous caterpillar? *Oikos*, 100: 554-562.
- SMEDLEY, S.R.; EHRHARD, E. & EISNER, T. 1993. Defensive regurgitation by a noctuid moth larva (*Litoprosopus futilis*). *Psyche*, 100: 209-222.
- SMILEY, J.T. 1985. *Heliconius* caterpillar mortality during establishment on plants with and without attending ants. *Ecology*, 66: 845-849.
- SMILEY, J.T.; ATSATT, P.R. & PIERCE, N.E. 1988. Local distribution of the lycaenidae butterfly, *Jalmenus evagoras*, in response to host ants and plants. *Oecologia*, 76: 416-422.
- SOBRINHO, T.G.; SCHOEREDER, J.H.; RODRIGUES, L.L. & COLLEVATTI, R.G. 2002. Ant visitation (Hymenoptera : Formicidae) to extrafloral nectaries increases seed set and seed viability in the tropical weed *Triumfetta semitriloba*. *Sociobiology*, 39: 353-368.
- STADLER, B. & DIXON, A.F. G. 2005. Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36: 345-372.
- STAMP, N. 2001. Enemy-free space via host plant chemistry and dispersion: assessing the influence of tri-trophic interactions. *Oecologia*, 128: 153-163.
- STEHR, F.W. 1987. Order Lepidoptera. Pp. 288-305. In: F.W. Stehr (ed.). *Immature insects*. Vol. 1. Kendall-Hunt Publishing Company, Dubuque. 754p.
- SUGIURA, S. & YAMAZAKI, K. 2006. The role of silk threads as lifelines for caterpillars: pattern and significance of lifeline-climbing behaviour. *Ecological Entomology*, 31: 52-57.
- THOMANN H. 1901. Schmetterlinge und ameisen. Beobachtungen über einer symbiose zwischen *Lycaena argus* L. und *Formica cinerea* Mayr. Jahresbericht Naturforsch. Ges. Graubündens, 44: 1-40.
- THOMAS, J.A. & ELMES, G.W. 1998. Higher productivity at the cost of increased hostspecificity when *Maculinea* butterfly larvae exploit ant colonies through trophallaxis rather than by predation. *Ecological Entomology*, 23: 457-464.
- THOMPSON, J.N. 1988. Evolutionary ecology of the

relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 47: 3-14.

TOBIN, J.E. 1991. A Neotropical rainforest canopy, ant community: some ecological considerations. Pp. 536-538. In: C.R. Huxley & D.F. Cutler (eds.). *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford. 601p.

TRAVASSOS, M.A. & PIERCE, N.E. 2000. Acoustics, context and function of vibrational signaling in a lycaenid butterfly-ant mutualism. *Animal Behaviour*, 60: 13-26.

TRAVASSOS, M.A.; DEVRIES, P.J. & PIERCE, N.E. 2008. A novel organ and mechanism for larval sound production in butterfly caterpillars: *Eurybia elvina* (Lepidoptera: Riodinidae). *Tropical Lepidoptera Research*, 18: 20-23.

TRIGO, J.R. 2000. The chemistry of antipredator defense by secondary compounds in neotropical Lepidoptera: facts, perspectives and caveats. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 11: 551-561.

VASCONCELOS, H.L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia*, 87: 295-298.

WARD, P.S. 2006. Ants. *Current Biology*, 16: R152-R155.

WEISS, M.R. 2003. Good housekeeping: why do shelter-dwelling caterpillars fling their frass? *Ecology Letters*, 6: 361-370.

WEISS, M.R. 2006. Defecation behavior and ecology of insects. *Annual Review of Entomology*, 51: 635-661.

YU, D.W. & PIERCE, N.E. 1998. A castration parasite of an ant-plant mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265: 375-382.

Submetido em 21/11/2008.

Aceito em 04/12/2008.