UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS

ECOLOGIA DAS INTERAÇÕES ENTRE *Udranomia spitzi* (LEPIDOPTERA, HESPERIIDAE) E FORMIGAS TENDO COMO HOSPEDEIRA *Ouratea spectabilis* (OCHNACEAE) EM UM CERRADO MINEIRO

Alexandra Bächtold

2010

Alexandra Bächtold

ECOLOGIA DAS INTERAÇÕES ENTRE *Udranomia spitzi* (LEPIDOPTERA, HESPERIIDAE) E FORMIGAS TENDO COMO HOSPEDEIRA *Ouratea spectabilis* (OCHNACEAE) EM UM CERRADO MINEIRO

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, com parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador:

Prof. Dr. Kleber Del Claro

Co-orientador Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas

UBERLÂNDIA
Fevereiro - 2010

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho à memória de dois catarinenses que tive o prazer de conhecer: ao meu opa (avô) Eugênio Voit e ao Sr. Herbert W. Miers, notável colecionador de borboletas.

"Caterpillars are little misteries, much of the time you are not sure how they will turn out." Wagner 2005.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Dr. Kleber Del Claro que gentilmente me aceitou na sua "família" (LECI- Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações) e me ensinou a ver o cerrado com outros olhos. Agradeço por toda credibilidade, pela paciência e disposição durante o período do mestrado. Com ele, pude notar três particularidades que definem um bom professor-pesquisador: dedicação, compromisso e acima de tudo, bom humor.

Ao meu co-orientador Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas, o Baku, pela amizade originada de tantas risadas e momentos de brincadeiras e descontração. O Baku me proporcionou um período de aprendizado insubstituível na Unicamp juntamente com o Paulinho e seus respectivos orientandos e às ex-TT3. Todos eles me incentivaram ao mestrado na UFU.

Ao Prof. Dr. Paulo S. Oliveira, o Paulinho, agradeço por me estimular a fazer o mestrado na UFU, sob orientação do Prof. Kleber. Lembro nitidamente quando me chamou em sua sala para falar de Uberlândia e do curso de mestrado em Ecologia da UFU. Sou grata pela atenção dada aos meus momentos de dúvidas e incertezas, de brincadeiras e boas risadas. Do jeito simples e elegante de explicar assuntos ecológicos. E também, não menos importante, das vezes em que elogiava as cucas que eu trazia de Joinville, SC.

Ao doutorando Lucas A. Kaminski, pela amizade e confiança depositada em mim desde 2005, quando pude conhecer vários "borboletólogos" em um congresso na Unicamp (I ELEN). Esse gaúcho foi a primeira pessoa a me incentivar em trabalhar com borboletas. Sempre muito paciente e bem-humorado me explicava detalhes sobre borboletas e seus imaturos, e de como eles são simplesmente fantásticas. Agradeço não apenas por tirar dúvidas, mas por me empolgar em trabalhar com imaturos.

Aos amigos que fiz na Unicamp durante os anos de 2006-2007 que de alguma maneira, com alguma brincadeira e conselhos me ajudaram a chegar ao mestrado: Lucas A. Kaminski, Daniela Rodrigues, Cristiane Matavelli (ex-TT3), Márcio Uehara-Prado, Juliana Fernandes (ex-TT3), Danilo Bandini, Letícia, Tatiane Alves (ex-TT3), Sebastián Sendoya, Pedro da Pós Rodrigues, Ana Gabriela Bieber, Cláudia Bottcher, Alexander Christianini, Artur Furegati. As brincadeiras, piadas, histórias e discussões compartilhadas em momentos como os do café na "sala do Lucas", almoços e churrascos. Sempre é muito bom voltar na Unicamp e encontrar vocês lá!

À doutoranda Denise Lange pela grande ajuda às identificações das formigas, sua eficiência e dedicação, seja no campo ou laboratório, sempre acompanhada de um sorriso; a doutoranda Renata Pacheco, a Renatinha, por me tirar de apuros ao identificar formigas nos casos mais difíceis; a doutoranda Graziella Marques, que generosamente auxiliou Denise e eu com material sobre a classificação de formigas.

Ao Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira e à doutoranda Diana Salles Sampaio por utilizar as dependências do Laboratório de Morfologia, Microscopia e Imagem da UFU. Agradeço à Diana pela paciência toda vez que eu precisava de algum equipamento, e por fim pelas conversas tão amigáveis durante o "expediente" no laboratório.

À Maria Angélica, secretária da PPGECRN da UFU, agradeço por "socorrer-me" de forma tão prestativa e com um carisma inigualável quando os assuntos eram questões formais e burocráticas da pós-graduação além de outras informais que geravam muitas risadas.

Aos colegas de Laboratório (LECI – UFU): Ceres Belchior, Fernanda A. Martins, Estevão A. Silva, Andréa Vilela, Denise Lange, Everton Tizzo e Jonas Byk pela convivência no LECI durante esses dois anos. A bancada, às vezes era pequena para acomodar a todos, mas não impossibilitava as conversas animadas entre a gente. Á calmaria que a Fernanda e Everton nos transmitiam, à risada gostosa da Andréa, às piadas proporcionadas pela Ceres, às informações científicas e culturais do Estevão, à solícita Denise e à empolgação do Jonas. Agradeço pela companhia entre as idas e vindas ao campo (mesmo das vezes em que eu me empolgava e atrasava vocês, foi mal!).

Aos colegas da turma XI (2008) de mestrado do PPGECRN da UFU, em especial à Liliane S. D. Carvalho, Giselle Bastos Alves, Mariana Borges, Danielle G. Justino, Vera L. Queirógas e Diego S. F. Oliveira, além dos colegas do LECI (Ceres, Fernanda, Andréa e Estevão) e outros mestrandos como Pietro K. M. Mendonça, Célio Moura Neto, Larissa N. Domingues, Camila B. de Andrade, Carolina Ferreira Gomes, Guilherme do C. Silveira, Michel E.V. Milhomem e Silas S. Santana. Ter amigos como vocês foi essencial durante minha estadia em Uberlândia. Obrigada pelos momentos alegres, divertidos e descontraídos, seja no corredor do 2D, na sala de alunos do Mestrado, na garagem da UFU esperando o motorista nos levar pro campo e demais locais "extra-UFU".

Agradeço em especial à minha amiga e praticamente irmã, Liliane S.D. Carvalho. Ela me ensinou a ser mais paciente e exigente ao mesmo tempo. Com um senso de humor incrível, nosso dia-a-dia em Uberlândia não caía na rotina. Nossa convivência ao longo do

mestrado foi construindo uma grande amizade como aquelas que fazemos durante a infância e se tornam pra vida toda.

Aos meus pais, Amandos e Marlene, pelo amor, carinho e educação proporcionados em minha vida. Obrigada por sempre me incentivarem aos estudos, isso tem sido essencial assim como a presença de vocês. Às minhas irmãs Amanda e Angélica que juntamente com meus pais, são fundamentais e insubstituíveis pra mim.

À minha família Bächtold e Voit que me instigaram desde pequena a gostar da natureza, a aprender nomes (populares) de plantas, a fazer trilhas com minhas tias no terreno do vô.

À memória de Antônio Carlos Behrens, um senhor que me foi por anos como se fosse um pai e amigo ao mesmo tempo. Suas palavras muito me estimularam para o meu mestrado.

À Deus, por mostrar como dificuldades são apenas contratempos no decorrer da vida.

À Universidade Federal de Uberlândia, principalmente pela logística de meu trabalho em campo.

À diretoria do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia pela disponibilidade da área de estudo.

À CAPES pela bolsa concedida.

RESUMO

Bächtold, Alexandra. 2010. Ecologia das interações entre *Udranomia spitzi* (Lepidoptera, Hesperiidae) e formigas tendo como hospedeira *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) em um cerrado mineiro. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia -MG.

Estudos em sistemas multitróficos podem servir como ferramentas para investigar a estrutura e a organização de comunidades ecológicas. Por se tratar de um bioma rico em interações multitróficas, o Cerrado é um bom modelo para o estudo das interações inseto-planta. *Udranomia spitzi* (Hesperiidae) é uma borboleta endêmica do cerrado. Em fase de imaturo, a mesma apresenta padrão de dieta especializado em folhas jovens de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae). Essas plantas possuem nectários extraflorais na base das estípulas de suas folhas em desenvolvimento, estimulando a visitação por formigas e promovendo interações entre formigas e larvas de *Udranomia*. Consideradas predadoras generalistas, as formigas podem exercer forte pressão seletiva sobre insetos herbívoros, afetando o padrão de utilização de plantas hospedeiras bem como as estratégias de defesa contra predadores. Sendo assim, o presente estudo teve como objetivo caracterizar a história natural, o ciclo de vida e a ecologia comportamental de *Udranomia spitzi* através dos mecanismos de defesa utilizados frente à pressão exercida por formigas. O estudo desse sistema abrangeu uma área de cerrado em Uberlândia, MG, no período de abril de 2008 à maio de 2009. Para a descrição do ciclo de vida, indivíduos de *Udranomia* foram criados em laboratório, e informações sobre sua história natural foram decorrentes de observações no campo e laboratório. Interações entre larvas e formigas *Camponotus* foram registrados durante encontros provocados para investigar quais são as estratégias de defesa da borboleta. Experimentos envolvendo exclusão de formigas foram utilizados para responder se a presença de formigas afeta a sobrevivência larval de *U. spitzi*. Os resultados mostraram que *U. spitzi* apresenta cinco ínstares em sua fase de imaturo, característica comum a outros membros de Hesperiidae. Suas larvas são capazes de construir até dois tipos de refúgios foliares durante a maior parte de sua ontogenia e apenas uma larva é encontrada em cada abrigo. As larvas se alimentam e constroem abrigos apenas em folhas jovens de *O. spectabilis*, próximo à localização dos nectários extraflorais. Assim, aumentam as chances das larvas serem encontradas pelas formigas. Como resposta, os imaturos apresentam diferentes mecanismos de defesa contra a predação, além dos refúgios, podendo se debater e regurgitar sobre as formigas *Camponotus*. Essas respostas defensivas foram eficientes apenas para larvas maiores (de 4° instar), comparado às menores (2° instar), uma vez que depois de localizadas, as larvas de 2° instar tiveram pouco tempo para escapar do predador. Experimentos envolvendo a exclusão de formigas revelaram que a presença destas afeta negativamente a sobrevivência larval de *U.spitzi* ao longo do tempo. Este estudo mostrou a importância do desenvolvimento de estratégias de defesa por larvas de lepidópteros, como em *U. spitzi*, permitindo dessa forma a utilização de plantas frequentemente ocupada por formigas no Cerrado.

ABSTRACT

Bächtold, Alexandra. 2010. Ecology of interactions between *Udranomia spitzi* (Lepidoptera, Hesperiidae) and ants on *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) in a savanna from Minas Gerais state, Brazil. MSc.thesis UFU. Uberlândia-MG.

Studies in multitrophic systems can serve as tools to investigate the structure and organization of ecological communities. Because it is a biome rich in multitrophic interactions, the Cerrado (tropical savanna) is a good model for the study of insect-plant interactions. *Udranomia spitzi* (Hesperiidae) is an endemic butterfly from Cerrado. In the immature stage, it shows a pattern of specialized diet on young leaves of *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae). These plants have nectaries on the base of the stipules of the leaves in development, encouraging visitation by ants and promoting interactions between ants and *Udranomia* larvae. Considered generalist predators, ants may exert strong selective pressure on insect herbivores, affecting the pattern of host plant use and strategies of defense against predators. Therefore, this study aimed to characterize the natural history, life cycle and behavioral ecology of *Udranomia spitzi* through the defensive mechanisms against ants. The study of this system was conducted in a Cerrado area of Uberlândia, Minas Gerais state, Brazil, from April 2008 to May 2009. To describe the cycle, individuals *Udranomia* were reared in the laboratory and information about its natural history were derived from field and laboratory observations. Interactions between *Udranomia spitzi* caterpillar and ants were recorded during provoked encounters to investigate the defense strategies of the butterfly. Experiments involving exclusion of ants were used to elucidate if the presence of ants affects the survival of *U. spitzi* larva. The results showed that *U. spitzi* has five instars in their immature stage and presents morphological and behavioural similarities to other members of Hesperiidae. Its larvae are able to build up two types of leaf shelters for most of their ontogeny and only one larva is found in each shelter. The larvae feed and build shelters only on young leaves of *O. spectabilis*, in proximity to the location of extrafloral nectaries. Thus, the chances the larvae will be found by ants increases. In response, the immatures have different mechanisms of defense against predation, in addition to the shelters. It was observed that when larvae of *U. spitzi* were attacked, they violently move their body and regurgitate fluids on the ants. These defensive responses were effective only for larger larvae (from 4th instar), compared to smaller (2nd instar). Once located the larvae of 2nd instar had little time to escape from the predator. Experiments involving the exclusion of ants revealed that the presence of ants affects the survival of larval *U.spitzi* over the time. This study showed the importance of to the developed defense strategies of to the larvae of Lepidoptera, as *U. spitzi*, that permited them to use a plant often occupied by ants in the Cerrado.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL

Cerrado	01
Interações formiga-planta-herbívoro	01
Sistema de estudo	02
Hipótese de estudo	04
Objetivos gerais	04
Referências bibliográficas	05

CAPÍTULO I - Ecologia Comportamental e História Natural de *Udranomia spitzi* (Lepidoptera, Hesperiidae)

Introdução	08
Material e Métodos	09
Área de estudo	09
Criação de imaturos	09
Análise morfológica	10
Resultados	10
Discussão	15
Referências Bibliográficas	17

CAPÍTULO II - Interações entre *Udranomia spitzi* (Lepidoptera, Hesperiidae) e formigas em *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae)

Introdução	20
Material e Métodos	22
Área de estudo	22
Encontros provocados	22
Experimentos com exclusão de formigas	23
Resultados	23
Discussão	26
Referências Bibliográficas	30

INTRODUÇÃO GERAL

Cerrado

O cerrado brasileiro abrange cerca de dois milhões de quilômetros quadrados, representando aproximadamente 22% do território nacional. É formado por uma extensa área de vegetação aberta que separa dois importantes biomas florestais: a Floresta Amazônica e a Floresta Atlântica (Oliveira & Marquis 2002). A vegetação típica do cerrado consiste em um mosaico de diferentes fisionomias, desde uma savana de estrutura variada, com campos abertos e matas de galeria ao longo dos rios até áreas mais fechadas (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Sua elevada riqueza de espécies faz deste bioma a mais diversificada savana tropical do mundo, tendo como exemplo, mais de 7000 espécies de plantas (Mendonça *et al.* 1998). Este ecossistema foi extensamente estudado nos mais diversos aspectos, entre eles a distribuição de plantas com nectários extraflorais (NEFs) (*e.g.* Leitão-Filho & Oliveira 1987; Oliveira & Freitas 2004). NEFs são glândulas produtoras de néctar não envolvidas diretamente com a polinização (Fiala & Maschwitz 1991). No sudeste brasileiro, 15.4 a 25.5% das espécies arbóreas possuem NEFs (Oliveira & Freitas 2004). Considerado como uma fonte de alimento renovável, o nectário extrafloral atrai a visitação de insetos, principalmente formigas às plantas (Koptur 1992).

Na vegetação de cerrado, as formigas são consideradas componentes dominantes da fauna de insetos (Oliveira *et al.* 2002) justificado pela fração significativa das atividades de forrageamento que realizam utilizando as plantas como substrato (Rico-Gray & Oliveira 2007). Desse modo, as formigas podem exercer um forte impacto sobre a vida de insetos herbívoros, resultando em conseqüências positivas, negativas ou neutras para comunidades em geral (*e.g.* Bronstein 1994) e em especial para as dos cerrados (Del-Claro 2004).

Interação formiga-planta-herbívoro

Estudos têm mostrado que interações em sistemas multitróficos (planta, formiga e herbívoros) podem variar no tempo e no espaço (Del-Claro & Oliveira 2000, Oliveira & Del-Claro 2005). Estas variações podem ser fortemente associadas a características das formigas (comportamento e abundância, veja Del-Claro & Oliveira 2000) como também à eficiência da defesa dos herbívoros frente a formigas (Oliveira *et al.*2002, Oliveira & Freitas 2004) e a interação com outros organismos (Mody & Linsenmair 2004). Por serem consideradas

predadoras generalistas, as formigas podem exercer forte pressão seletiva sobre insetos herbívoros, afetando padrão de utilização de plantas hospedeiras bem como as estratégias de defesa contra predadores (Stamp 2001, Singer & Stireman 2003, Coley *et al.* 2006). Através de agressão e/ou predação, a alta freqüência de formigas sobre a folhagem pode exercer um efeito negativo sobre os herbívoros (Bentley 1977; Janzen 1966). Por outro lado, as formigas representam um benefício para herbívoros mimercófilos, como membracídeos (Del-Claro & Oliveira 1993) e larvas de lepidópteros (*e.g.* Lycaenidae, Fiedler 1991; Pierce *et al.* 2002), por oferecer proteção. Portanto, o cenário ecológico-evolutivo das interações entre plantas, formigas e herbívoros é direcionado pelos efeitos das interações, resultando em relações antagônicas ou simbióticas (Kaminski *et al*. 2009).

O sistema em estudo

No cerrado, borboletas do gênero *Udranomia* Butler,1870 (Hesperiidae) são um dos principais herbívoros que utilizam *Ouratea spectabilis* (Mart.) Engl. (Ochnaceae), uma das plantas mais comuns dessa vegetação com NEFs na base das estípulas de suas folhas em desenvolvimento (Ferreira 1994; Oliveira & Leitão-Filho 1987; Figura 1). Embora comuns no cerrado, tanto Hesperiidae, quanto as Ochnaceae apresentam poucos estudos ecológicos (*e.g.* Ferreira 1994, Vieira 2004, Byk 2006) sendo citadas apenas em listas de espécies (Castro *et al.* 1999; Diniz *et al.* 2001; Pinheiro & Emery 2006; Faleiro 2007; Mielke *et al.* 2008).

Sabe-se que para muitas espécies de borboletas que pertencem à família Hesperiidae, a construção de refúgios foliares é um comportamento comum durante a fase de imaturos (Weiss, 2006). Esse comportamento é estritamente associado a larvas consideradas palatáveis (Bernays & Cornelius, 1989). Para imaturos de *Udranomia*, alterar a arquitetura da sua planta hospedeira através da construção de refúgios foliares pode ser fundamental durante seu desenvolvimento (Figura 2), visto que a presença de nectários extraflorais em *Ouratea spectabilis* propicia a visitação de formigas (Byk 2006) podendo resultar em maiores riscos de predação às larvas de *Udranomia*.

Outro aspecto importante quanto às larvas de hesperídeos é sua morfologia. Seus imaturos apresentam padrões muito similares com poucas diferenças morfológicas, o que dificulta sua identificação no campo (Wagner 2005).

Dessa forma, a presente dissertação foi dividida em dois capítulos: o primeiro teve como objetivo principal estudar o ciclo de vida de *Udranomia*. Ao segundo capítulo coube avaliar a sobrevivência dessas lagartas em *O. spectabilis* com ou sem a visitação de formigas.

Nesse sentido, foram investigadas estratégias que as lagartas desses hesperídeos apresentam para sobreviverem em área de cerrado.

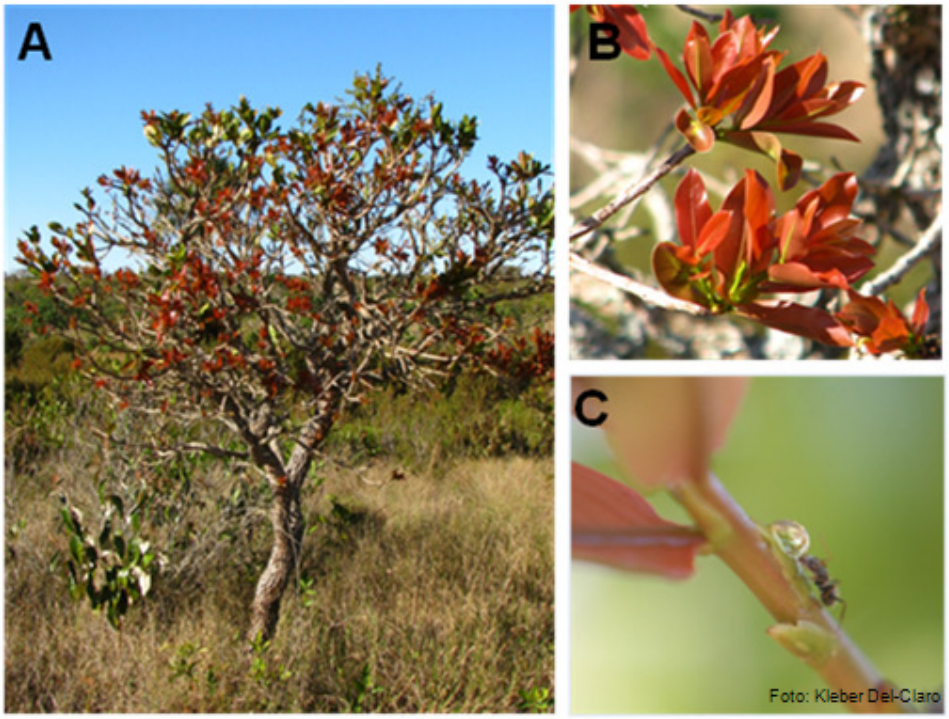

Figura 1. Árvore de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) contendo ramos com folhas jovens **(A)**. Detalhe para ramos com folhas jovens (B). Formiga *Camponotus crassus* coletando néctar em nectário extrafloral (C).

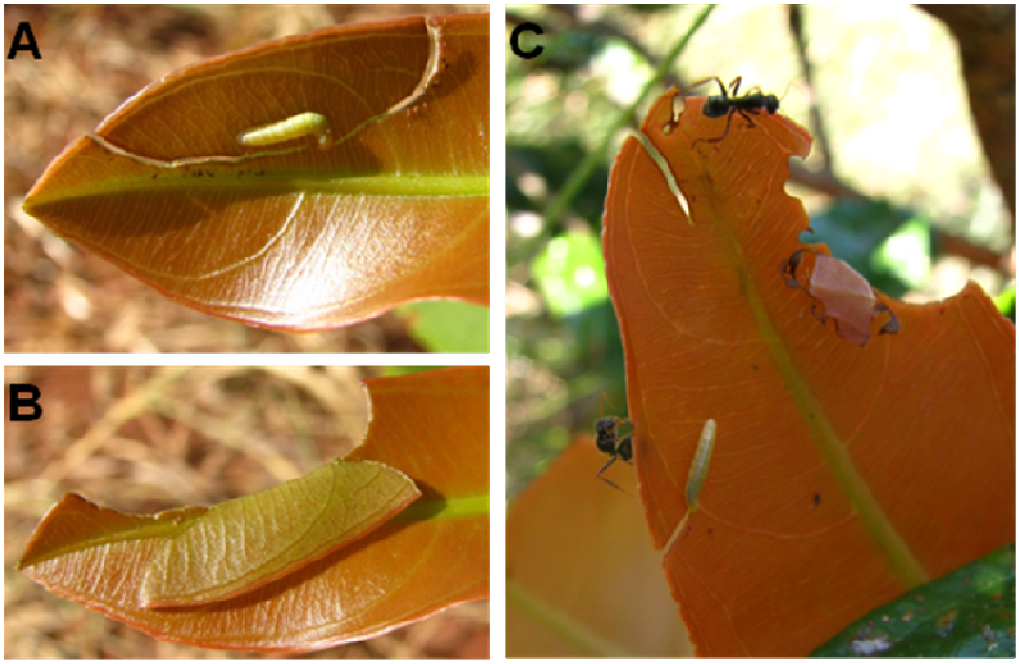

Figura 2. Larva de 3° instar de *Udranomia spitzi* construindo refúgio foliar em *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) (A) e (B) Construção de refúgio foliar por larva de 2° instar de *Udranomia spitzi* na presença de formigas do gênero *Camponotus* (C).

HIPÓTESE DE ESTUDO

Udranomia spitzi (Hayward 1942), uma espécie de borboleta endêmica do cerrado, atua como "Engenheiro do Ecossistema" em plantas de *Ouratea spectabilis* (Mart.) Engl. (Ochnaceae). Em sua fase de imaturo, ela modifica seu habitat na planta hospedeira através da construção de refúgio foliar de maneira a diminuir seu risco de predação frente à constante atividade de forrageamento das formigas.

OBJETIVOS GERAIS

O objetivo geral desse estudo buscou caracterizar a história natural e o ciclo de vida de *Udranomia spitzi* (Hesperiidae), bem como estudar sua ecologia comportamental através dos mecanismos de defesa utilizados frente à pressão exercida pelos seus maiores inimigos naturais, as formigas, em *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Bentley BL. 1977. Extrafloral nectaries and pugnacious bodyguards. Annual Review of Ecology & Systematics 8:407–27.

Bernays EA, Cornelius, ML. 1989. Generalist caterpillar prey are more palatable than specialists for the generalist predator *Iridomyrmex humilis*. Oecologia, 79: 427-430.

Bronstein JL. 1994. Our current understanding of mutualism. Quarterly Review of Biology, 69: 31-51.

Byk J. 2006. Interações entre formigas e *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) na vegetação de cerrado: variação sazonal e efeito do fogo. Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais. Dissertação de Mestrado. 35p.

Castro AAJF, Martins FR, Tamashiro JY, Shepherd GJ. 1999. How rich is the flora of brazilian in cerrado? Annals of the Missouri Botanical Garden, 86 (1): 192-224.

Coley PD, Bateman ML, Kursar, TA. 2006. The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. Oikos, 115: 219-228.

Del-Claro K. Oliveira PS. 1993 Ant-Homoptera interaction: Do alternative sugar sources distract tending ants? Oikos 68:202–6.

Del-Claro K. 2004. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in Tropical Savannas. Neotrop. Entomol. 33: 665–672.

Del-Claro K, Oliveira PS 2000. Conditional outcomes in a Neotropical treehopper–ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. Oecologia. 124:156–165.

Diniz IR, Morais HC, Camargo JA. 2001. Host plants of lepidopteran caterpillars in the cerrado of the Distrito Federal, Brazil. Revista Brasileira de Entomologia 45(2): 107-122.

Faleiro W. 2007. Composição florística e estrutura da comunidade arbórea em duas áreas de cerrado sensu stricto, em Uberlândia – Minas Gerais. Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais, Dissertação de Mestrado. 42p.

Ferreira SO.1994. Nectários extraflorais de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) e a comunidade de formigas associadas: um estudo em vegetação de cerrado, no sudeste do Brasil. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo. Dissertação de Mestrado. 73p.

Fiala B, Maschwitz U. 1991. Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. Biological Journal of the Linnean Society 44: 287-305.

Fiedler K. 1991. Systematic, evolurionary and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). Bonner Zoologische Monographien, 31: 1-201.

Janzen, DH. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. Evolution 20: 249–75.

Kaminski L, Sendoya S, Freitas AVL, Oliveira PS. 2009. Ecologia comportamental na interface formiga-planta-herbívoro: interações entre formigas e lepidópteros. Oecologia Brasiliensis. 13: 27-44.

Koptur S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. Pp 81-129. In: E. BERNAYS (ed.), Insect-Plant Interactions. CRC Press, Boca Rato.

Mendonça, RC. Felfili JM, Walter BMT, Silva Júnior MC, Rezende AV, Filgueiras TS, Nogueira PE. 1998. Flora Vascular do cerrado. Cerrado: Ambiente e Flora.(eds. S.P Almeida & S.M. Sano), pp. 289-306. Embrapa. Planaltina, DF.

Mielke OHH, Emery EO, Pinheiro CEG. 2008. As borboletas Hesperiidae (Lepidoptera, Hesperioidea) do Distrito Federal, Brasil. Revista Brasileira de Entomologia, 52: 283-288.

Mody K, Linsenmair KE. 2004. Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. Ecological Entomology, 29: 217-225.

Oliveira PS, Del-Claro K. 2005. Multitrophic interactions in a neotropical savanna: Ant-hemipteran systems, associated insect herbivores and a host plant. In Burslem, Pinard, & Hartley 2005, 414–38. In: D.F.R.P. Burslem, M.A. Pinard & S.E. Hartley (eds.). Biotic Interactions in the Tropics. Cambridge University Press, Cambridge. 564p.

Oliveira PS, Freitas AVL. 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the Neotropical Cerrado savanna. Naturwissenschaften 91: 557–570.

Oliveira PS, Freitas AVL, Del-Claro K. 2002. Ant Foraging on Plant Foliage: Contrasting Effects on the Behavioral Ecology of Insects Herbivores. p. 287-305. In Oliveira PS, Marquis RJ. (Eds.) The Cerrados of Brasil: Ecology and History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York. 398p.

Oliveira PS, Leitão-Filho AT. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. Biotropica. 19: 140 – 14.

Oliveira PS, Marquis RJ. (Eds.) 2002. The Cerrados of Brasil: Ecology and History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, NY. New York. 398p.

Oliveira-Filho AT, Ratter JA. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In Oliveira PS, Marquis RJ. (Eds.). The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna, pp. 91–120. Columbia University Press, New York. 398p.

Pierce NE, Braby MF, Heath A, Lohman DJ, Mathew J, R & DB, Travassos MA. 2002. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). Annual Review of Entomology, 47: 733-771.

Pinheiro CEG, Emery EO. As borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea e Hesperioidea) da Área de Proteção Ambiental do Gama e Cabeça de Veado, Distrito Federal, Brasil. Biota Neotropica v. 6, p. 3, 2006.

Rico-Gray V, Oliveira PS. 2007. The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press, Chicago. 331p.

Singer MS, Stireman JO. 2003. Does anti-parasitoid defense explain host-plant selection by a polyphagous caterpillar? Oikos, 100: 554-562.

Stamp N. 2001. Enemy-free space via host plant chemistry and dispersion: assessing the influence of tri-trophic interactions. Oecologia, 128: 153-163.

Vieira RS. 2004. Efeito da fragmentação florestal sobre borboletas (Lepidoptera, Hesperiidae) associadas à formiga-de-correição *Eciton burchelli* (Hym;Formicidae;Ecitoninae). Universidade Federal de São Carlos, São Paulo, Tese de Doutorado

Wagner DL**.** 2005. Caterpillars of Eastern North America: A Guide to Identification and Natural History. Princeton Field Guides. 496 p.

Weiss MR. 2006. Defecation behavior and ecology of insects. Annual Review of Entomology, 51: 635-661.

CAPÍTULO I

Ecologia Comportamental e História Natural de *Udranomia spitzi* (Lepidoptera, Hesperiidae)

INTRODUÇÃO

Embora estudos sobre a biologia e desenvolvimento referente aos lepidópteros neotropicais tenha aumentando significativamente durante os últimos anos, existem muitos grupos para os quais as informações ainda são escassas, incluindo a maioria das famílias de mariposas e algumas famílias de borboletas, como Lycaenidae, Riodinidae e Hesperiidae (DeVries 1987; 1997). O grande potencial de informações sobre a biologia e desenvolvimento de imaturos é ainda desconhecido, especialmente sobre sua contribuição para estudos sobre sistemática de Lepidoptera (Brown & Freitas 1994). Fatores como a falta de material adequado para estudos comparativos de imaturos e a facilidade de coletar e armazenar adultos (Scoble 1995) faz com que estágios larvais de lepidópteros sejam pouco estudados em relação aos adultos. Assim, a classificação de Lepidoptera tem sido desenvolvida principalmente com base em caracteres de adultos, mesmo que as larvas tenham se mostrado muito importantes para resolver problemas na classificação do taxon (Kitching 1985; Scoble 1995; Freitas & Brown 2004; Willmott & Freitas 2006).

O gênero *Udranomia* Butler 1870, pertence à subfamília Pyrginae, está estabelecida taxonomicamente dentro da família Hesperiidae. Esta é uma família estimada em mais de 3050 espécies (Scoble 1995). Para o Brasil o número de hesperídeos catalogados é de 1165 espécies (Brown 1996), sendo que recentemente foram listadas 335 espécies de Hesperiidae para uma única região de cerrado no Brasil Central (Mielke *et al* 2008). *Udranomia spitzi* Hayward 1942 é considerada uma borboleta endêmica do cerrado, amplamente distribuída entre os estados da Paraíba, Ceará, Bahia, Mato Grosso, Goiás, Minas Gerais, São Paulo, Paraná e Distrito Federal (Mielke *et al.* 2008). Larvas de *Udranomia* apresentam padrão de dieta especializada, tendo como plantas hospedeiras duas árvores do gênero *Ouratea* (Ochnaceae): *O. hexasperma* (St. Hil.) Baill. e *O. spectabilis* (Mart.) Engl. (Ferreira, 1994; Diniz *et al.* 2001; Byk 2006). Essas plantas possuem nectários extraflorais em suas folhas, estimulando a visitação por formigas e promovendo interações entre formigas e os herbívoros, dentre os quais as lagartas de *Udranomia*. Sendo assim, o presente sistema representa um interessante modelo de estudo, pois essas interações podem apresentar efeitos potenciais das

formigas (como agressão e/ou predação) sobre a biologia e comportamento de larvas de Lepidoptera (Kaminski *et al.* 2009).

A compreensão das interações tróficas em sistemas desse tipo tem como base estudos de caracterização da história natural de suas espécies integrantes (Del-Claro 2004). Neste contexto, o presente estudo teve como objetivo a descrição do ciclo de vida de *U. spitzi*, com foco em estratégias comportamentais relacionadas a defesas contra potenciais predadores.

OBJETIVO ESPECÍFICO

Descrever aspectos da história natural e da morfologia dos estágios imaturos de *U. spitzi*.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

As coletas para criação de imaturos e os experimentos foram realizados na Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), Estado de Minas Gerais (18°59'S; 48°18'W). A reserva, localizada a aproximadamente 5 km ao sul do perímetro urbano de Uberlândia (Réu & Del-Claro 2005; para caracterização da área), compreende 640 hectares de uma formação vegetal secundária de Cerrado *sensu stricto* atravessada por uma vereda. O clima da região é fortemente estacional, caracterizado por possuir duas estações bem definidas: uma estação quente e úmida (de novembro a abril) e outra quente e seca (de maio a outubro), sendo que a primeira apresenta temperaturas mais elevadas que a segunda (Rosa *et al.* 1991).

Criação de imaturos

Parte da criação de imaturos de *U. spitzi* foi realizada em laboratório através de ovos e imaturos coletados no campo entre os meses outubro a dezembro de 2008 e fevereiro a abril de 2009. Os imaturos foram criados em potes plásticos individualizados, em condições controladas (8h de luz por dia e temperatura entre 23-26 ^{0}C). O alimento (folhas novas de *Ouratea spectabilis*) foi reposto diariamente e oferecido *ad libitum* (seguindo Freitas 1991; 1993). Cuidados foram tomados quanto à higiene dos potes removendo o excesso de fezes das larvas. As cápsulas cefálicas foram separadas por ínstar e preservadas. A duração larval de

cada ínstar e da fase de pupa foram registrados. O comportamento de adultos no campo foi registrado sempre que possível (amostragem de todas as ocorrências, *sensu* Altman 1974).

Análise morfológica

O material utilizado para análise morfológica foi decorrente da criação de imaturos e coletas no campo. Esse material foi fixado em álcool (70%) e examinado os aspectos morfológicos genéricos em laboratório. As medições, observações e ilustrações foram efetuadas com o auxílio de um estereomicroscópio binocular. Os registros da duração do estágio larval e pupal além dos dias de troca da cápsula cefálica foram avaliados em unidade de tempo (dias). As cápsulas cefálicas foram medidas com auxílio de objetiva com escala micrométrica. A nomenclatura utilizada nas descrições seguiu Mosher (1917), Stehr (1987) e Hinton (1981).

RESULTADOS

Descrição dos estágios iniciais de *Udranomia spitzi*

Ovo: hemisférico, amarelo claro, com 10 a 13 estrias longitudinais bem marcadas (n = 15); um dia antes de eclodir, o cório fica com aspecto translúcido e pode-se visualizar a cápsula cefálica da larva no interior (Fig. 3A e B).

Primeiro ínstar: Inteira amarela clara logo após a eclosão; após se alimentar, o corpo se torna verde claro e a cabeça bege (Fig. 3C). Larva lisa, sem escolos no corpo ou na cabeça. Largura da cápsula cefálica: 0.46-0.50 mm (média = 0.476 mm, desvio padrão = 0.017, n = 11). Duração: 1-6 dias, (média = 2.8 dias, desvio padrão = 1.23, n = 28).

Segundo ínstar: Corpo amarelo, cabeça bege. Coloração verde escura do conteúdo intestinal visível (Fig. 3 D). Largura da cápsula cefálica: 0.72-0.85 mm (média = 0.786 mm, desvio padrão = 0.053, n = 11). Duração: 1-4 dias, (média = 2.3 dias, desvio padrão = 0.71, n = 28).

Terceiro ínstar: De modo geral muito similar ao segundo instar (Fig. 3E). Largura da cápsula cefálica: 1.10-1.46 mm (média = 1.289 mm, desvio padrão = 0.091, n = 11). Duração: 1-6 dias, (média = 2.6 dias, desvio padrão = 1.13, n = 28).

Quarto ínstar: Corpo verde, com leve brilho; cabeça marrom clara com diversas manchas pequenas de cor marrom escuro (Fig. 3 F). Largura da cápsula cefálica: 1.94-2.28 mm (média = 2.12 mm, desvio padrão = 0.108, n = 11). Duração: 1-9 dias, (média = 3.8 dias, desvio padrão = 1.51, n = 28).

Quinto ínstar: Muito similar ao ínstar anterior, mas com a cabeça marrom escura (Fig. 3I). Largura da cápsula cefálica: 3.63-4.42 mm (média = 3.898 mm, desvio padrão = 0.309, n = 11). Duração: 3-11 dias, (média = 6.4 dias, desvio padrão = 2.17, n = 28).

No final do instar, a coloração geral do corpo muda para um tom avermelhado cerca de 4 dias antes de empupar (Fig. 3J), mudando depois para branco (Fig. 3K).

Pupa: Perfil geral alongado, sem espinhos ou apêndices. Cor geral bege com pontos pretos dispersos. Tamanho: 14.40-17.20 mm (média = 16.358 mm, desvio padrão = 1.043, n = 12). Duração: 8-27 dias, (média = 13.1 dias, desvio padrão = 3.85, n = 28).

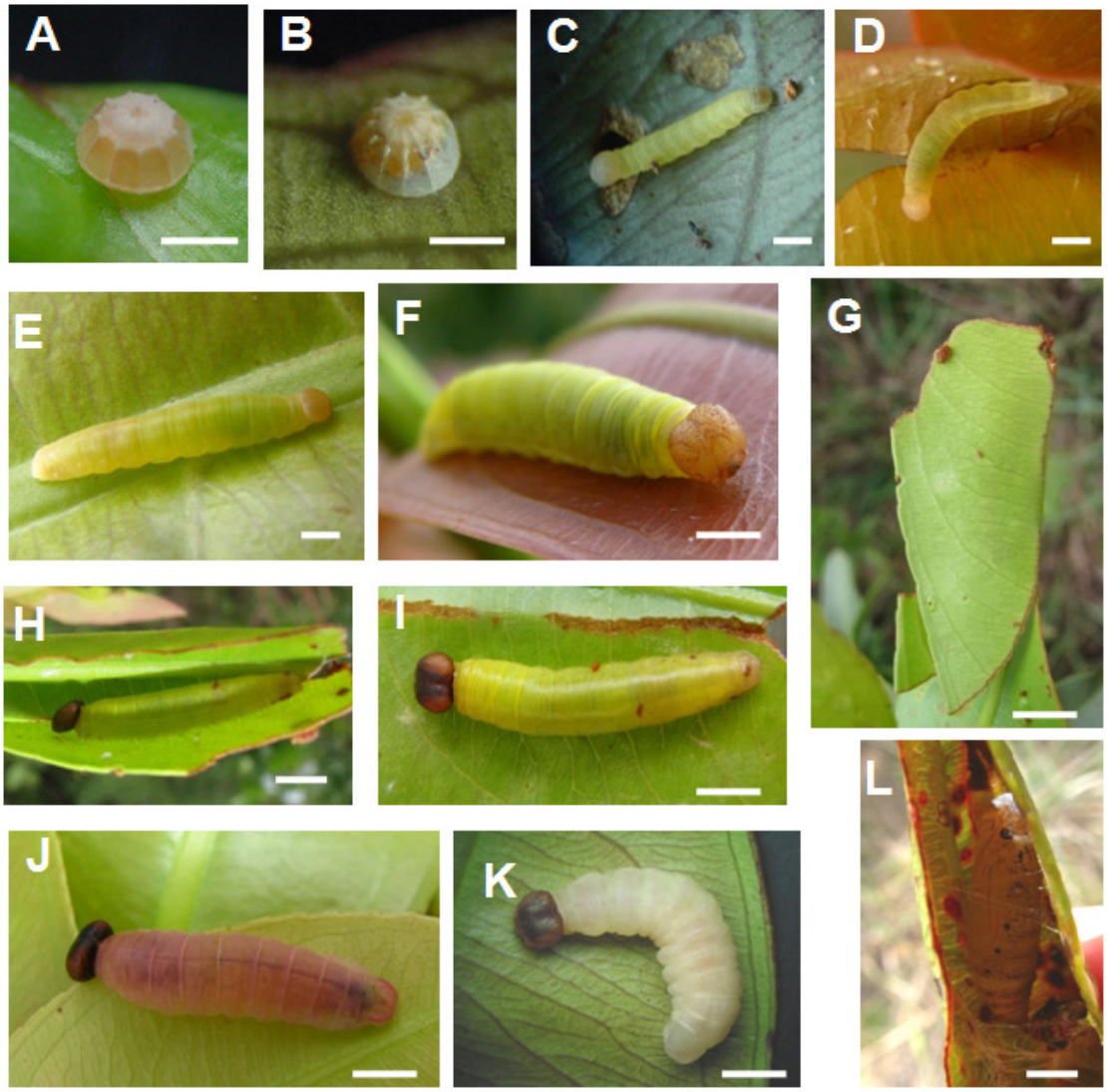

Figura 3. Estágios dos imaturos de *Udranomia spitzi* (Lepidoptera, Hesperiidae) em *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) em área de cerrado da RPPN Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Uberlândia MG (A) Ovo. (B) Ovo um dia antes de larva eclodir, escala = 0.5 mm. (C) 1° ínstar, escala= 0.5 mm. (D) 2° ínstar, escala= 0,8 mm. (E) 3° ínstar, escala = 1,3mm. (F) 4° ínstar, escala = 2,0 mm. (G) Refúgio foliar construído por *U. spitzi* , escala = 0.5 mm. (H) Larva de 5° ínstar dentro de refúgio, escala = 4,0 mm. (I) 5° ínstar, escala = 4,0 mm. (J) Início de pré-pupa, escala = 0,4 mm. (K) pré-pupa, escala = 0,4 mm. (L) Pupa em refúgio, escala = 0,5 mm.

História Natural

Os adultos apresentam vôo errático de movimentos rápidos, o que dificulta sua observação em campo. Em dias quentes ensolarados, é comum observar-se adultos voando em áreas abertas. Comportamento de oviposição foi observado no período mais quente do dia, das 12:00h às 13:00h. As tentativas de oviposição sempre foram observadas em folhas novas, mais especificamente em ramos contendo primórdios foliares de *Ouratea spectabilis*, mas nenhuma oviposição efetiva foi observada. Os ovos foram encontrados em diferentes partes da planta como estípulas e caules (fig. 4A e B), porém preferencialmente em folhas novas (Fig. 5). Observações de campo e de laboratório mostraram que as larvas são capazes de construir refúgios foliares até o quarto instar (figuras 4C, D e E), no entanto o que se registrou no campo é que durante o 4° instar a construção de abrigos é facultativa. No 5° instar não foi registrado a construção de refúgio. Além disso, foi observado que algumas larvas podem construir mais de um refúgio por instar, característica especialmente comum no segundo instar. Quanto aos detalhes do abrigo, a larva faz dois cortes na folha em direção à nervura central, em seguida ela dobra as duas faces e une as partes com fios de seda. Assim, as características do refúgio de *U. spitzi* seguem o padrão do tipo 5 (two-cut shelters), exceto para larvas de 1° instar que também são capazes de construir refúgios do tipo 1 (no-cut shelter) conforme a classificação das construções de refúgio em Hesperiidae revisada por Greeney (2009). O tamanho do refúgio está fortemente correlacionado com o tamanho da larva (figura 6), e foi encontrada apenas uma larva habitando cada refúgio. Na criação de imaturos foram registradas duas espécies de parasitóides em larvas de *U. spitzi*, sendo uma mosca da família Sarcophagidae e uma de vespa da família Ichneumonidae.

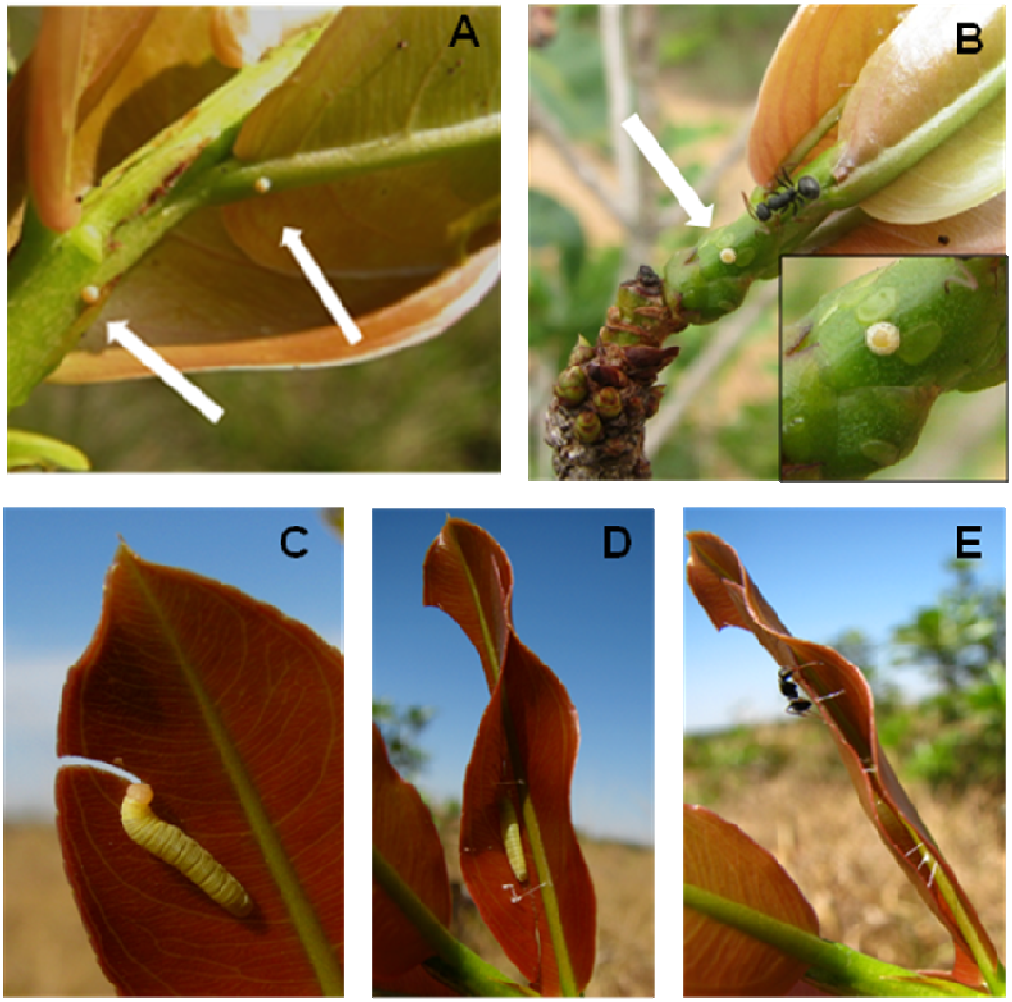

Figura 4. Ovos de *U. spitzi* em plantas de *Ouratea spectabilis* localizados no caule e folha (A) e entre nectários extraflorais na estípula (B). Etapas da construção do refúgio por larva de 3° ínstar de *Udranomia spitzi* em *Ouratea spectabilis* na RPPN Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Uberlândia MG. (C e D). Formiga *Camponotus* sp forrageando sobre refúgio (E).

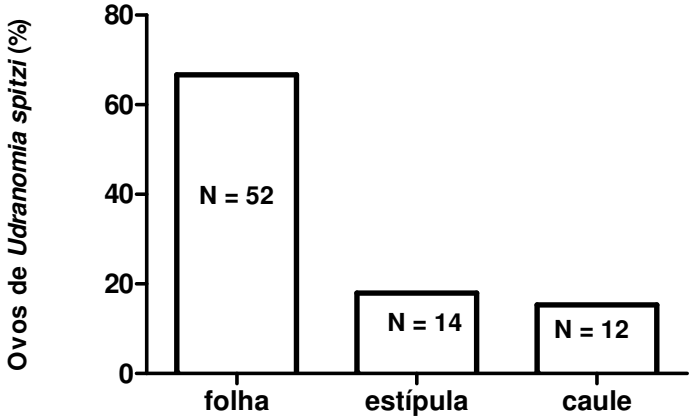

Figura 5. Locais de oviposição de *Udranomia spitzi* em plantas de *Ouratea spectabilis* em área de cerrado da RPPN Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Uberlândia MG.

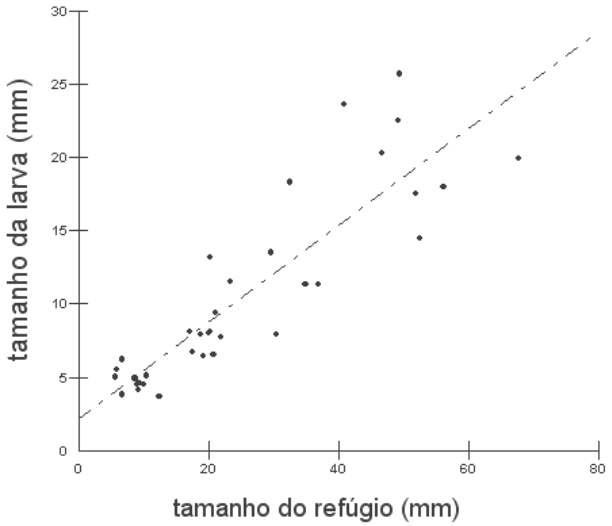

Figura 6. Relação entre o tamanho larval de *Udranomia spitzi* e o tamanho de seu refúgio foliar em plantas de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) em cerrado da RPPN Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Uberlândia MG (R^2= 0.77 p<0.0001 N= 36). O tamanho se refere ao comprimento da larva e do comprimento do seu refúgio.

DISCUSSÃO

Larvas de *Udranomia spitzi* têm morfologia externa muito similar a outros membros da família Hesperiidae (Scoble 1995). Assim como o comportamento de construir refúgios foliares sobre sua planta hospedeira, também presente em demais espécies desta família (Greeney & Warren 2003, 2004, Greeney & Sheldon 2008). Como a maioria dos hesperídeos, apenas uma larva de *U. spitzi* habita o refúgio (Lind *et al.* 2001) . O padrão de construção do refúgio encontrado corrobora a maioria dos estudos envolvendo imaturos de hesperídeos (veja exemplos em Greeney e Jones 2003): *U. spitzi* apresenta dois tipos de refúgios durante sua ontogenia. Observações eventuais (no campo e laboratório) mostraram que larvas de ínstares iniciais não ingerem o tecido vegetal durante a construção do refúgio. Para Greeney & Warren (2004), que registraram esse comportamento nas larvas de *Noctuana haematospila* Felder & Felder 1867 (Hesperiidae), é possível que para larvas de estágios iniciais, o tecido vegetal não modificado seja impalatável. Dessa forma, ao eclodir, as larvas consomem parcialmente o ovo provendo energia suficiente para que não se alimentem durante a construção do refúgio. Larvas de *U. spitzi* também consomem uma parte de seu ovo ao eclodir, todavia é preciso averiguar maiores detalhes do comportamento da larva durante a construção do abrigo para relacionar à impalatabilidade das folhas novas. No campo, imaturos de *U. spitzi* utilizaram de três a cinco abrigos por indivíduo durante sua ontogênese. Essa variação foi similar à

encontrada por Greeney & Sheldon (2008) em *Urbanus proteus,* (Linnaeus, 1758) outro hesperídeo da mesma sub-família (Pyrginae). Outros estudos com Pyrginae mostraram que as larvas constroem apenas três refúgios durante sua ontogenia, como é o caso de *N. haematospila* e *Eantis thraso* (Hübner, 1807) (Greeney e Warren 2004, 2003). Para Weiss (2003), as larvas podem utilizar a posição de seus corpos como orientação dos cortes dos refúgios, como no caso de *Epargyreus clarus*. Esse tipo de orientação pode ocorrer nas larvas de *U. spitzi* visto que seus tamanhos são correlacionados com tamanhos de seus respectivos refúgios corroborando Greeney (2009), o qual sugere que entre indivíduos e espécies que constroem o mesmo tipo básico de construção de refúgio o padrão é altamente conservado.

Dentro dos refúgios, casualmente foram vistas larvas ejetando suas fezes à distância, característica esperada para muitos imaturos de Lepidoptera que constroem algum tipo de abrigo externo em sua planta hospedeira (Weiss 2003). O comportamento de ejeção de fezes ocorre no mínimo em 17 famílias de Lepidoptera, inclusive Hesperiidae (Scoble 1995, Weiss 2003). Alguns autores consideram que as fezes possam atuar como pista visual e química para inimigos naturais (Stamp & Wilkens 1993; Müller & Hilker 1999; Weiss 2003, 2006). Para o hesperíideo *E. clarus,* o comportamento de ejeção de fezes mostrou ter uma relação positiva quanto à defesa contra vespas *Polistes fuscatus* (Weiss 2003). Através de experimentos, a autora mostrou que o odor das fezes atrai as vespas fazendo com que localizem com facilidade as lagartas.

Nesse sentido, os resultados evidenciados para *U. spitzi*, corroboram os outros estudos conhecidos para o grupo no que se refere ao número de instares larvais, padrão e comportamento da construção de refúgios foliares. A construção desses abrigos, sendo comum na família, revela-se como uma importante estratégia de defesa contra a ação de seus potenciais inimigos naturais. Entretanto, ainda são necessários testes experimentais para determinarmos a influência dos abrigos na proteção contra as formigas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour 49: 227-267

Brower AVZ, Freitas AVL, Lee M, Silva-Brandão KL, Whinnett A, Willmott KR. 2006. Phylogenetic relationships among the Ithomiini (Lepidoptera: Nymphalidae) inferred from one mitochondrial and two nuclear gene regions. Systematic Entomology 31: 288-301.

Brown JR KS. 1996. Diversity of Brazilian Lepidoptera: history of study, methods for measurement and use as indicator for genetic, specific and system richness, pp. 221–153. *In*: Bicudo, C. E. De M. & N. A. Menezes (eds). Biodiversity in Brazil. A first approach. São Paulo, Universidade de São Paulo, Instituto de Botânica. 326 p.

Byk J. 2006. Interações entre formigas e *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) na vegetação de cerrado: variação sazonal e efeito do fogo. Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais. Dissertação de Mestrado. 35p.

Del-Claro K. 2004. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in Tropical Savannas. Neotrop. Entomol. 33: 665–672.

Del-Claro K. 2004. Comportamento Animal. Uma Introdução à Ecologia Comportamental. Jundiaí: Livraria Conceito, 2004. v. 1. 132 p.

Devries PJ. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history, vol. I: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.327 p.

Devries PJ. 1997. The butterflies of Costa Rica and their natural history, vol. II: Riodinidae. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.288 p.

Diniz IR, Morais HC, Camargo JA. 2001. Host plants of lepidopteran caterpillars in the cerrado of the Distrito Federal, Brazil. Revista Brasileira de Entomologia 45(2): 107-122.

Ferreira SO.1994. Nectários extraflorais de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) e a comunidade de formigas associadas: um estudo em vegetação de cerrado, no sudeste do Brasil. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo. Dissertação de Mestrado. 73p.

Freitas, A.V.L. 1991. Variação Morfológica, ciclo de vida e sistemática de *Tegosa claudina* (Eschscholtz) (Lepidoptera: Nymphalidae, Melitaeinae) no Estado de São Paulo. Rev. Bras. Entomol. 35: 301-306.

Freitas, A.V.L. 1993. Biology and Population dynamics of *Placidula euryanassa*, a relict ithomiine butterfly (Lepidoptera: Ithomiinae). J. Lepid. Soc. 47: 87-105.

Freitas AVL, Brown Jr, KS. 2004. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). Systematic Biology, Philadelphia 53(3): 363-384

Gentry GL, Dyer LA. 2002. On the conditional, nature of neotropical caterpillar defenses against their natural enemies. Ecology, 83: 3108-3119.

Greeney HF. 2009. A revised classification scheme for larval hesperiid shelters, with comments on shelter diversity in the Pyrginae. Journal of Research on the Lepidoptera 41:53-59.

Greeney HF, Jones M. 2003. Shelter building in the Hesperiidae: A classification scheme for larval shelters. Journal of Research on the Lepidoptera 37: 27–36.

Greeney HF. Sheldon KS. 2008. Comments on the natural history and larval shelter construction of *Urbanus proteus* Linn. (Lepidoptera: Hesperiidae: Pyrginae) in southern Florida. Journal of the Lepidopterists' Society 62: in press

Greeney HF, Warren AD. 2003. Notes on the life history of *Eantis thraso* (Hesperiidae: Pyrginae) in Ecuador. Journal of the Lepidopterists' Society 57: 43–46. CSA

Greeney HF. Warren AD. 2004. The life history of *Noctuana haematospila* (Hesperiidae: Pyrginae) in Ecuador. Journal of the Lepidopterists' Society 58: 6–9.

Gentry GL, Dyer LA. 2002. On the conditional nature of neotropical Caterpillar defenses against their natural enemies. Ecology 83(11): 3108-3119.

Hinton HE. 1981. Biology of insect eggs. 3V. Pergamon Press. London, 473 p.

Kaminski L, Sendoya S, Freitas AVL, Oliveira PS. 2009. Ecologia comportamental na interface formiga-planta-herbívoro: interações entre formigas e lepidópteros. Oecologia Brasiliensis. 13: 27-44.

Kitching IJ. 1985. Early stages and the classification of the milkweed butterflies (Lepidoptera: Danainae). Zoological Journal of the Linnean Society 85: 1-97.

Lind EM, Jones MT, Long, JD, Weiss, MR. 2001. Ontogenetic changes in leaf shelter construction by larvae of *Epargyreus clarus* (Hesperiidae), the silver-spotted skipper. Journal of the Lepidopterists' Society 54(3):77-82.

Mielke OHH, Emery EO, Pinheiro CEG. 2008. As borboletas Hesperiidae (Lepidoptera, Hesperioidea) do Distrito Federal, Brasil. Revista Brasileira de Entomologia, 52: 283-288.

Montllor CB, Bernays EA. 1993. Invertebrate predators and caterpillar foraging. In N. E. Stamp & T. M. Casey (eds.) Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging. Chapman & Hall, New York, pp. 170-202.

Mosher E. 1916. A classification of the Lepidoptera based on characters of the pupa. Bull. Illinois St. Lab. Nat. Hist. 12: 17-159.

Muller C, Hilker M. 1999. Unexpected reactions of a generalist predator towards defensive devices of cassidine larvae (Coleoptera, Chrysomelidae). Oecologia 118:166-172.

Rosa R, Lima SC, Assunção WL. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). Soc Nat 3: 91-108.

Réu WF, Del-Claro K. . Natural History and Biology of *Chlamisus minax* Lacordaire (Chrysomelidae: Chlamisinae). Neotropical Entomology, Brasil, 34 (3) 357-362.

Scoble MJ. 1995. The Lepidoptera: Form, Function and Diversity. The Natural History Museum, London & Oxford University Press. 440 p.

Stamp NE, Wilkens RT. 1993. On the cryptic side of life: being unapparent to enemies and the consequences for foraging and growth of caterpillars. In N. E. Stamp & T. M. Casey (eds.) Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging. Chapman & Hall, New York, pp. 283-330.

Stehr FW. 1987. Order Lepidoptera, p. 288-305. In: Stehr, FW. (ed.). Immature insects. vol. I. Kendall/Hunt, Dubuque Vol. I, XII+754p.

Weiss MR. 2003. Good housekeeping: why do shelter-dwelling caterpillars fling their frass? Ecology Letters 6: 361-370.

Weiss MR. 2006. Defecation behavior and ecology of insects. Annual Review of Entomology, 51: 635-661.

Willmott KR, Freitas AVL. 2006. Higher-level phylogeny of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae): classification, patterns of larval hostplant colonization & diversification. Cladistics 22: 297-368.

CAPÍTULO II

Interações entre *Udranomia spitzi* (Lepidoptera, Hesperiidae) e formigas em *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae)

INTRODUÇÃO

Uma interação interespecífica é diagnosticada como antagônica quando uma das espécies participantes ao garantir efeito positivo em seu sucesso reprodutivo, produz um efeito negativo para a outra espécie (Bronstein 1994). Entre formigas e larvas de lepidópteros, a predação é a interação mais observada, pois juntamente com as aves, as formigas são consideradas seus principais predadores (Scoble 1995; Salazar & Whitman 2001). Dessa forma, estudos experimentais têm revelado que há uma maior mortalidade dessas larvas em plantas visitadas por formigas do que em plantas sem formigas (Sato & Higasho 1987; Freitas & Oliveira 1996; Dutra *et al.* 2006). Plantas apresentam diferentes recursos responsáveis pela atividade de forrageamento das formigas, entre eles e sendo o mais comum, as secreções açucaradas de nectários extraflorais (Koptur 1992; Oliveira 1997). Através de compilação feita por Rico-Gray & Oliveira (2007), foi mostrado que de 59 estudos que abordam o efeito de formigas sobre plantas com nectários extraflorais, 25 destes revelaram efeitos negativos das formigas sobre lepidópteros.

Assim sendo, larvas de lepidópteros desenvolveram defesas contra a ação de inimigos naturais, incluindo formigas, que podem ser dividas em duas classes (Gross 1993): defesas primárias – quando a larva previne o encontro com um predador (como a cripticidade ou camuflagem); e defesas secundárias – após a larva ser detectada, esta previne o ataque por um predador potencial (como debater-se, regurgitar e morder o predador). Essas táticas defensivas contra inimigos naturais (predadores e parasitóides) podem ser morfológicas, mutualísticas, químicas, fisiológicas ou comportamentais ou uma combinação destas (Dyer 1995; Salazar & Whitman 2001). Algumas larvas de borboletas constroem "pontes" formadas por fezes e seda, nas margens das folhas. Ao permanecer nesta ponte, a larva evita ser encontrada por formigas, como é o caso dos ninfalídeos *Eunica bechina* (Freitas & Oliveira 1996) e *Smyrna blomfildia* (Machado & Freitas 2001).

A construção de abrigos, considerada como uma defesa comportamental para lagartas é uma estratégia de defesa presente em pelo menos 18 famílias de Lepidoptera (Scoble 1995; Weiss 2006; Lill *et al.* 2007). As larvas constroem estruturas externas em suas plantas

hospedeiras de diferentes modos como enrolar, dobrar, cortar e/ou unir partes da planta, principalmente folhas jovens, com fios de seda (Scoble 1995). Entre as espécies construtoras, há um grupo que utiliza suas próprias fezes para esconder os refúgios (como as larvas de Coleophoridae). Esse tipo de abrigo é relativamente pouco usado para colonização secundária de outros artrópodes. Por sua vez, há outro grupo de lepidópteros que constrói refúgios sem incluir fezes como parte de sua estrutura. Esses refúgios, após abandono da larva, são freqüentemente habitados por uma ampla gama de outras espécies (Lill & Marquis 2007). Diferentes funções são atribuídas ao uso de refúgios foliares, entre elas, a criação de um microclima favorável, redução de compostos secundários da planta hospedeira e proteção contra inimigos naturais (Fukui 2001; Lill & Marquis 2007). Nesse sentido, diversos autores têm mostrado que refúgios foliares são eficazes contra formigas, pois aumentam a sobrevivência larval (Heads & Lawton 1985; Bernays & Cornelius 1989; Vasconcelos 1991; Loeffler 1996; Jones *et al.* 2002; Mega & Araújo 2008).

Desde simples folhas enroladas a estruturas semelhantes a complexos origamis, os refúgios apresentam uma diversidade arquitetônica (Greeney & Jones 2003). No entanto, para larvas da família de Hesperiidae, o estudo dessas estruturas tem recebido uma atenção mais detalhada apenas recentemente (*e.g.* Lindl *et al.* 2001; Weiss *et al.* 2003; Greeney & Warren 2003, 2004, 2009). A grande maioria dos hesperídeos habita individualmente refúgios construídos a partir de partes da sua planta hospedeira unidas por seda, produzida pelas próprias larvas (Scoble 1995). Um exemplo disso é o comportamento visto para larvas de *Udranomia spitzi* (Hesperiidae, Pyrginae), que constroem abrigos a partir de folhas novas de *Ouratea spectabilis,* uma árvore comum do cerrado. (Ferreira 1994, Byk 2006). Ao modificar seu habitat na planta hospedeira, lagartas construtoras de abrigos como *U. spitzi* são denominadas "engenheiros de ecossistemas" (Lill & Marquis, 2003), uma vez que possibilitam que demais artrópodes utilizem seus refúgios através da colonização secundária, após seu abandono. Arbustos de *O. spectabilis* são especialmente importantes para a vida dos insetos, principalmente as formigas, que são atraídas a forragear a planta a partir da presença de nectários extraflorais, utilizados como alimento por elas (Byk 2006). Com isso, as lagartas de *U. spitzi* devem apresentar estratégias defensivas contra a predação de formigas de modo a diminuir sua mortalidade nesse sistema. Embora comuns nos cerrados brasileiros, a savana tropical mais diversa e ameaçada do planeta (Oliveira & Marquis 2002) estudos sobre a ecologia comportamental de lepidópteros em suas plantas hospedeiras ainda são escassos, porém de grande importância para um melhor conhecimento das redes de interações

multitróficas nesses sistemas (Oliveira & Freitas, 2004; Del-Claro & Torezan-Silingardi, 2009).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- ✓ Investigar quais são as estratégias de defesa de larvas de *U. spitzi* contra a predação por formigas;
- ✓ Avaliar se a presença de formigas afeta a sobrevivência das larvas de *U. spitzi.*

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

As coletas para criação de imaturos e os experimentos foram realizados na Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), Estado de Minas Gerais (18°59'S; 48°18'W). A reserva, localizada a aproximadamente 5 km ao sul do perímetro urbano de Uberlândia (Réu & Del-Claro 2005; para caracterização da área), compreende 640 hectares de uma formação vegetal secundária de Cerrado *sensu stricto* atravessada por uma vereda. O clima da região é fortemente estacional, caracterizado por possuir duas estações bem definidas: uma estação quente e úmida (de novembro a abril) e outra quente e seca (de maio a outubro), sendo que a primeira apresenta temperaturas mais elevadas que a segunda (Rosa *et al.* 1991).

Encontros provocados

Interações comportamentais entre larvas de *Udranomia spitzi* e formigas foram avaliadas através de encontros provocados no intervalo das 8h às 13h entre os meses de fevereiro a maio de 2009. O efetivo encontro de uma lagarta opor uma formiga foi entendido como o ato da formiga antenar o herbívoro. Foram escolhidas plantas visitadas por formigas *Camponotus* (Formicinae), principalmente *Camponotus* sp1 e *C.* sp2 , devido a sua abundância local (Del-Claro *et al.* 1996). Em cada encontro (teste) foi usada uma planta com folhas novas visitadas por formigas *Camponotus* e uma larva de *U. spitzi* de 2° ou 4° instar, totalizando 20 testes para cada classe de tamanho da larva. Não houve repetição do teste numa mesma planta e cada larva foi utilizada apenas uma vez. O tempo de cada teste foi de 10 minutos a partir do momento em que a larva foi detectada pela formiga. Nesse intervalo de

tempo, foi registrado o tempo que antecede o ataque à larva e o comportamento de defesa da lagarta.

Experimentos com exclusão de formigas

Entre os meses de abril e maio de 2009 foi realizado um experimento envolvendo a exclusão de formigas em plantas de *O. spectabilis* para avaliar a influência das formigas na sobrevivência de imaturos *U. spitzi.* Os experimentos foram feitos em dias de sol, com umidade do ar em torno de 75%. Para a exclusão das formigas foi aplicada uma resina atóxica (Tanglefoot®), que atua como uma barreira física para insetos não-alados, em toda base de um ramo da planta (tratamento N= 20). Além disso, na mesma planta e em outro ramo, a resina foi aplicada apenas de um lado dos ramos (controle N=20), de maneira a permitir o acesso de formigas. Em cada ramo, controle ou tratamento, foi colocada uma larva de 2° instar. Antes de iniciar o experimento, todos os ramos foram ensacados temporariamente (de 40 minutos a um dia) para assegurar que a larva construísse o refúgio foliar permitindo o início do experimento. A sobrevivência das larvas (tratamento e controle) foi avaliada de acordo com o número de lagartas registrado em cada ramo a cada 48 horas, durante 10 dias consecutivos.

Para verificar quais as espécies de formigas que podem afetar o desempenho larval de *U. spitzi*, foi feito um censo nas plantas utilizadas no experimento de exclusão. Cada planta (N= 20) foi inspecionada seis vezes, dentro de um total de dois dias, em horários pré-estabelecidos: 8h, 10h e 12h. O número de espécies de formigas foi registrado para cada planta visitada. Os indivíduos foram coletados e conservados em álcool 70%, quando a identificação no campo não foi possível.

RESULTADOS

Interações entre formigas e larvas

Os encontros facilitados revelaram que as formigas *Camponotus* sp1 *e* sp2 foram responsáveis por taxas de ataques similares entre larvas de *U. spitzi* de 2° e larvas de 4° instar (Figura 7). Entretanto, o número de larvas removidas foi maior para larvas de 2° instar do que para as de 4° instar (X^2= 4500 G.L. = 1 $p < 0{,}0339$; Tabela 1). O principal comportamento de defesa utilizado tanto para larvas menores quanto para maiores foi a regurgitação (em 35%

dos encontro, Tabela 1). O ato de debater-se sobre as formigas foi comumente utilizado na situação de ataques (8 das 9 larvas que apresentam tal reação foram atacadas, Tabela 1), principalmente nas tentativas de imobilizar a larva. O ataque geralmente acontecia através de seqüências de mordidas. Por sua vez, a remoção das larvas acontecia quando estas paravam de se defender com regurgitos ou fuga (50% das larvas de 2° instar atacadas foram removidas, veja Tabela 1) (figura 7).

Tabela 1. Resultado da exposição de larvas de *Udranomia spitzi* ao contato com formigas (encontros provocados) em plantas de *Ouratea spectabilis* em área de cerrado de Uberlândia, MG durante os meses de fevereiro a maio de 2009.

		Interações comportamentais entre larvas e formigas				
Larvas	encontros	ataques	regurgito	debater-se	remoção	*freezing*
2° instar	20	10	7	4	5	11
4° instar	20	8	7	5	0	11
Total	**40**	**18**	**14**	**9**	**5**	**22**

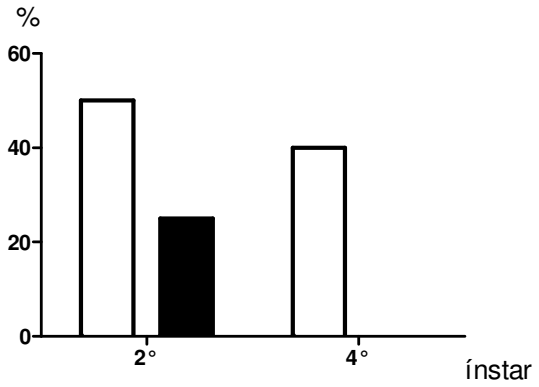

Figura 7. Predação de larvas de *Udranomia spitzi* de diferentes tamanhos por formigas em plantas de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) em cerrado da RPPN Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Uberlândia MG.As barras brancas indicam o percentual de larvas atacadas (N= 18) e a barra preta o percentual de larvas mortas (N= 5)

O tempo gasto pelas formigas para encontrar as larvas foi similar para os dois instares: para menores a média foi 97,35 segundos e maiores foi 96,50 segundos. O tempo entre o momento em que uma formiga encontra uma larva e a ataca foi em média (média ± erro padrão) menor para larvas de 2° instar (7,60 s ± 5,82) comparado às larvas maiores (181,62 s

± 69,54) e significativamente distinto (U= 3000; N=18; p= 0,001). Essa diferença de tempo resultou da maior reação ao ataque das formigas, regurgitando, se debatendo ou fugindo.

Adicionalmente, outro comportamento observado nas larvas foi de permanecer imóvel ao ser encontrada (antenada) pela formiga, independente do seu tamanho (55% dos testes, veja Tabela 1). Esse comportamento foi denominado como *freezing* por Edmunds (1974).

Após o término de alguns dos experimentos (N=5) foi possível observar que larvas de quarto instar (N=4) e de segundo instar (N=1) iniciam a construção de abrigos logo após o contato com as formigas, no entanto esse tipo de resposta necessita ser melhor explorado, já que sua ocorrência, nesse estudo, foi registrada ocasionalmente.

Experimentos de exclusão de formigas

O estudo experimental revelou que a presença de formigas afeta a sobrevivência larval de *U. spitzi* ao longo do tempo em plantas de *O. spectabilis* (Figura 8). Os dados analisados mostraram que a variação no número médio de larvas sobreviventes, entre os grupos tratamento e controle ao longo do tempo foi dependente da presença ou ausência de formigas (F= 3600,25; g.l.= 1; p<0,0001; Anova para medidas repetidas).

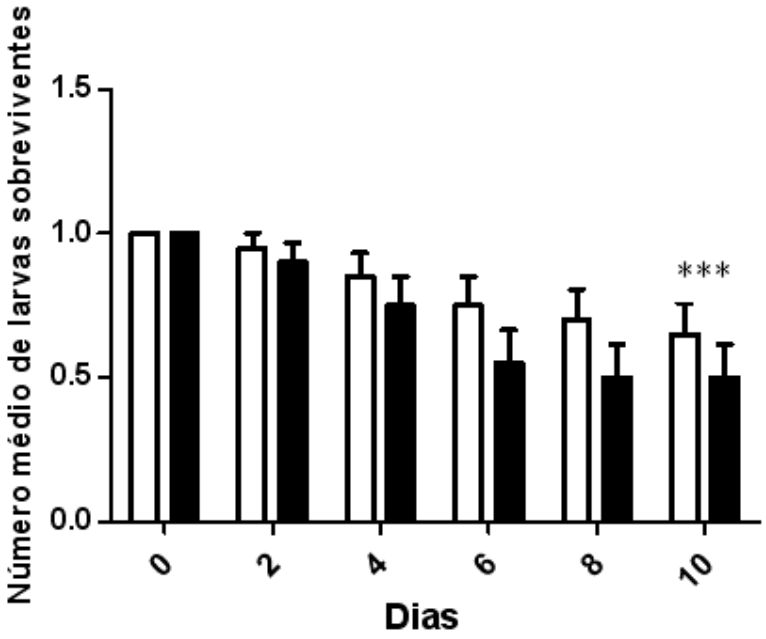

Figura 8. Número médio de larvas sobreviventes de *Udranomia spitzi* por ramo de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) ao longo do tempo e em função da presença (N= 20 ramos) ou ausência (N=20) de formigas. Barra branca indica ausência de formigas e barra preta indica a presença de formigas. Os valores atribuídos são as médias e erro padrão. *** significa diferença estatística (p<0,0001; Anova para medidas repetidas).

O censo de formigas compreendeu um total de 10 espécies em seis gêneros: *Camponotus* (quatro espécies), *Pseudomyrmex* (duas espécies), *Cephalotes pusillus, Parathrechina, Pheidole* e *Linepithema* (com uma espécie cada). Todas as plantas (N= 20) foram visitadas por formigas, sendo a maioria (N=17) forrageada por espécies de *Camponotus* (*C.* sp1 *e C.* sp2).

DISCUSSÃO

Interações entre formigas e larvas

Os resultados dos encontros provocados mostraram que as formigas *Camponotus* atacaram de modo semelhante larvas maiores e menores de *Udranomia spitzi.* Como resposta aos ataques, os imaturos regurgitaram e se debateram sobre as formigas, porém as larvas menores foram mais facilmente subjugadas e carregadas. Isso aconteceu porque as larvas maiores são mais ágeis nas reações de defesa (regurgitação e se debater) repelindo as formigas e através de movimentos mais rápidos, conseguem escapar do predador. Similarmente, alguns trabalhos têm demonstrado a ação do regurgito com esse efeito repelente para formigas (Freitas & Oliveira 1992; Smedley *et al.* 1993; Gentry & Dyer 1995). Considerada como uma das defesas químicas mais simples apresentadas por lepidópteros (Salazar & Whitman 2001), a regurgitação associada a demais mecanismos como se debater violentamente e morder o predador pode aumentar a sobrevivência da larva quando atacadas por formigas (Dyer 1995). Para *U. spitzi*, a combinação de respostas defensivas é eficaz apenas para larvas maiores. Larvas menores são vulneráveis à presença de formigas fato que corrobora os resultados encontrados em imaturos de *Eunica bechina,* lepidóptero comum em áreas de cerrado, cuja vulnerabilidade à predação por formigas diminui conforme o tamanho da larva aumenta (Freitas & Oliveira 1996).

Outro aspecto relativo à vulnerabilidade de imaturos de *U. spitzi* é o tempo utilizado pela formiga para detectar a larva (tempo de encontro) e o tempo decorrido entre o encontro e o ataque à larva (tempo de ataque). Localizar a presa rapidamente não evita a mesma ser ou não predada. Por outro lado, quanto menor for o tempo de ataque, o predador poderá ter mais sucesso na captura da presa (Evans 1983). Os resultados revelaram que larvas menores tiveram menor tempo de reação para se defender das formigas comparadas às larvas maiores.

Essa curta duração de tempo é suficiente para a formiga subjugar as larvas e atacá-las sem restar tempo para a presa fugir. Nos experimentos envolvendo larvas maiores, a formiga leva mais tempo entre reconhecer e atacar o imaturo. As formigas sempre ficaram perturbadas pela secreção regurgitada, reduzindo sua eficácia em prosseguir o ataque. Larvas menores até regurgitam, mas são imobilizadas pelas formigas em decorrência da seqüência de mordidas no abdome. Em geral, as presas podem produzir uma variedade de respostas (de mecanismos simples a mais complexos) quando estimuladas pela presença do predador (Djemai *et al.* 2001). No caso de *U. spitzi*, a maioria das larvas ao ser localizada pela formiga permanece imóvel. Do mesmo modo, larvas de *E. bechina* apresentam o mesmo tipo de resposta quando estão próximas à formigas (Freitas & Oliveira, 1996). Embora formigas utilizem estímulos visuais e químicos (*e.g.* Fourcassié & Beugnon, 1988) para localizar recursos, sinais tácteis são importantes para detectar as presas (Schatz *et al.* 2001). Assim, é possível que a lagarta ao permanecer imóvel, deixe de produzir vibrações no substrato (na folha da planta hospedeira) dificultando sua localização. Sabe-se que vespas parasitóides detectam vibrações no substrato produzidas por lagartas (Djemai *et al.* 2004), como também que larvas são capazes de distinguir seus predadores (uma espécie de vespa e uma de pentatomidae) de acordo com as vibrações produzidas no substrato (Castellanos & Barbosa 2006). Portanto, é provável que imaturos de *Udranomia* sejam capazes de associar vibrações produzidas na folha de sua planta hospedeira com seus parasitóides ou mesmo com formigas.

Nesse sentido, quando expostas aos inimigos naturais (formigas), as larvas de *Udranomia spitzi* utilizaram mecanismos de defesa como regurgitar e debater-se sobre o predador. Essas estratégias de defesas foram suficientes para evitar que larvas de 4° instar fossem predadas, porém larvas menores (2° instar) se mostraram mais vulneráveis. Dessa forma, a vulnerabilidade da larva frente à predação por formigas diminuiu conforme o aumento do tamanho da presa.

Experimentos com exclusão de formigas

As larvas em ramos com formigas sofreram maior pressão de predação do que larvas em ramos onde formigas estavam ausentes indicando que a presença da formiga, ao longo do tempo, afeta a sobrevivência larval de *Udranomia spitzi* em plantas de *Ouratea spectabilis.* O efeito negativo das formigas sobre o desempenho larval desse hesperíideo corrobora os

resultados encontrados em demais trabalhos envolvendo exclusão de formigas e larvas de Lepidoptera (Sato & Higashi, 1987, Freitas & Oliveira 1996, Dutra *et al.* 2006).

A principal defesa apresentada por *U. spitzi* para evitar ser encontrada por predadores em *O. spectabilis*, foi o comportamento de construir refúgios foliares. Em geral, os imaturos de Hesperiidae permanecem muito tempo dentro de seus refúgios saindo apenas para se alimentar ou construir um novo refúgio (Lind *et al.* 2001; Jones *et al.* 2003). Nesse intervalo de tempo, o nível de exposição da larva aumenta, conseqüentemente aumentando as chances de ser localizada por seus predadores. Assim, nas plantas tratamento, a ausência das formigas propicia à larva ser mais facilmente ataca por parasitóides, pois a presença da formiga forrageando constantemente nos nectários extraflorais pode inibir a ação de parasitóides como visto em Koptur & Lawton (1988). Além do mais, refúgios podem servir como pistas visuais para espécies de parasitóides (Weiss *et al.* 2003)

Formigas de tamanho médio e pequeno forragearam nas plantas hospedeiras de *U. spitzi*. Formigas pequenas como *Pheidole* são consideradas agressivas podendo predar herbívoros em pontos escondidos das plantas, como no interior de estruturas florais (Del-Claro & Mound 1996; Del-Claro *et al.* 1997), já *Pseudomymex* e *Paratrechina* são oportunistas (Ward 1991; Silvestre 2000). No entanto, essas espécies são pouco freqüente nas plantas, pouco influenciando no risco de predação das lagartas. Formigas *Camponotus* foram as espécies mais freqüentes observadas visitando os nectários extraflorais e patrulhando sobre a planta, inclusive sobre os refúgios, mas sem adentrá-los. Essas atividades são geralmente realizadas por operárias de forma individual, que possuem comportamento oportunista e apresentam potencial de recrutamento massivo (Silvestre 2000). Dessa forma, essas características confirmam o potencial das formigas *Camponotus* na pressão de predação exercida sobre as larvas de *U. spitzi*.

Algumas espécies de Lepidoptera, em seu estágio de imaturo, utilizam ponte de fezes para escapar de seus predadores (veja em Freitas & Oliveira, 1992, 1996). Trabalhos com larvas que apresentam este tipo de defesa (Dutra *et al.* 2006; Mega & Araújo 2008) mostraram que a presença de formigas afeta igualmente o seu desenvolvimento larval como o resultado obtido nos experimentos envolvendo a exclusão de formigas e larvas de *U. spitzi* no presente estudo. Ou seja, o comportamento de imaturos de *U. spitzi* em construir refúgios foliares é tão importante quanto as pontes de fezes estabelecidas por larvas de *Smyrna blomfildia* (Dutra *et al.* 2006) e *Dryas iulia* (Mega & Araújo 2008) frente à predação de formigas.

Nesse sentido, a larva de *U. spitzi* ao modificar seu habitat na planta hospedeira (através da construção de refúgios foliares) diminui sua exposição evitando que seja localizada por inimigos naturais. Quando exposta, a larva de *U. spitzi* apresenta mecanismos de defesas contra potenciais predadores, como as formigas. O uso desses mecanismos é uma forma da larva responder à pressão de predação exercida pelo papel da formiga em sua planta hospedeira, visto que a presença da formiga afeta a sobrevivência da larva de *U. spitzi* ao longo do tempo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour 49: 227-267

Atkins AF. 1975. The life history of *Anisynta tillyardi* Waterhouse & Lyell (Lepidoptera: Hesperiidae: Trapezintinae). Australian Entomological Magazine 2: 72-75.

Atkins AF. Miller. 1977. The life history of *Trapezites heteromacula* Meyrick & Lower (Lepidoptera: Hesperiidae). Australian Entomological Magazine 3: 104-106.

Bernays EA. 1997. Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. Ecological Entomology, 22: 121-123.

Bernays EA, Chapman RF. 1994, Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, New York. 312 p.

Bronstein JL. 1994. Our current understanding of mutualism. Quarterly Review of Biology, 69: 31-51.

Bernays EA, Singer MS, Rodrigues D. 2004. Foraging in nature: foraging efficiency and attentiveness in caterpillars with different diet breadths. Ecological Entomology, v. 29, p. 389-397.

Del-Claro K, Berto V, Réu W. 1996. Effect of herbivore deterrence by ants increase fruit set in an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). J Trop Ecol. 12: 887–892.

Del-ClaroK, Marullo R, Mound LA. 1997. A new species of *Heterothripes* (Thysanoptera) from Brazilian cerrados and its interactions with ants. J. Nat. Hist. 31: 1307-1312.

Del-Claro K, Torezan-Silingardi HM. 2009. Insect-Plant Interactions: New ,Pathways to a Better Comprehension of Ecological Communities in Neotropical Savannas**.** Neotropical Entomology, 38(2): 159-164.

Djemai I, Casas J, Magal C. 2001. Matching host reactions to parasitoid wasp vibrations. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 263: 1-6.

Djemai I, Casas J, Magal C. 2004. Parasitoid foraging decisions mediated by artificial vibrations.Animal Behaviour, 67: 567-571

Dutra HP, Freitas AVL, Oliveira, PS. 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 LA. 1995. Tasty generalists and nasty specialists? antipredator mechanisms in tropical lepidopteran larvae. Ecology,76: 1483-1496

Edmunds M. 1974. Defense in animals. New York: Longman. 357 p.

Evans, EW. 1983. Niche relations of predatory stinkbugs (*Podisus* spp., Pentatomidae) attacking tent caterpillars (*Malacosoma americanum*, Lasiocampidae). American Midland Naturalist 109: 316-323.

Fourcassié V, Beugnon G. 1988. How do red wood ants orient when foraging in a three dimensional system? I- Laboratory experiments. Insectes Sociaux, 35: 92-105.

Freitas AVL, Oliveira PS. 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 AVL, Oliveira PS. 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.

Gentry GL, Dyer LA. 2002. On the conditional, nature of neotropical caterpillar defenses against their natural enemies. Ecology, 83: 3108-3119.

Greeney HF, Warren AD. 2003. Notes on the life history of *Eantis thraso* (Hesperiidae: Pyrginae) in Ecuador. Journal of the Lepidopterists' Society 57:43–46. CSA

Greeney HF, Warren AD. 2004. The life history of *Noctuana haematospila* (Hesperiidae: Pyrginae) in Ecuador. Journal of the Lepidopterists' Society 58: 6–9.

Greeney HF, Warren AD. 2009. The immature stages and shelter building behavior of *Falga jeconia ombra* Evans, 1955 in eastern Ecuador (Lepidoptera: Hesperiidae: Hesperiinae). 10pp. Journal of Insect Science 9:33.

Gross P. 1993. Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. Annual Review of Entomology, 38: 251-273.

Jones MT, Castellanos I, Weiss MR. 2002. Do leaf shelters always protect caterpillars from invertebrate predators? Ecological Entomology, 27: 753-757.

Koptur S, Lawton JH. 1988. Interactions among vetches bearing extrafloral nectaries, their biotic protective agents and herbivores. Ecology 69: 278–283.

Koptur S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. Pp 81-129. In: E. BERNAYS (ed.), Insect-Plant Interactions. CRC Press, Boca Rato.

Lill JT, Marquis RJ. 2007. Microhabitat manipulation: ecosystem engineering by shelter-building insects. In: Cuddington KMD, Byers JE, Hastings A, Wilson WG. (eds.), Ecosystem engineers: concepts, theory and applications in ecology, pp. 107-138, Elsevier Press. San Diego, CA.

Lind EM, Jones MT, Long, JD, Weiss, MR. 2001. Ontogenetic changes in leaf shelter construction by larvae of *Epargyreus clarus* (Hesperiidae), the silver-spotted skipper. Journal of the Lepidopterists' Society 54(3):77-82.

Machado G, Freitas AVL. 2001. Larval defense against predation in the butterfly *Smyrna blomfildia.* Ecological Entomology 26:436–439.

Mega NO, Araújo AM. 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.

Oliveira PS, Freitas AVL. 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the Neotropical Cerrado savanna. Naturwissenschaften 91: 557–570.

Oliveira PS, Leitão-Filho AT. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. Biotropica. 19: 140 – 14.

Oliveira PS, Marquis RJ. (Eds.) 2002. The Cerrados of Brasil: Ecology and History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York. 398 p.

Oliveira-Filho AT, Ratter JA. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In Oliveira PS, Marquis RJ. (Eds.). The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna, pp. 91–120. Columbia University Press, New York. 398 p.

Réu WF, Del-Claro K. 2005. Natural History and Biology of *Chlamisus minax* Lacordaire (Chrysomelidae: Chlamisinae). Neotropical Entomology, Brasil, 34 (3): 357-362,

Rico-Gray V, Oliveira PS. 2007. The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press, Chicago. 331p.

Rosa R, Lima SC, Assunção WL. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). Soc Nat 3: 91-108.

Salazar BA, Whitman DW. 2001. Defensive tactics of caterpillars against predators and parasitoids. Pp. 161-207. *In*: T.N. Ananthakrishnan (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.

Schatz B, Suzzoni JP, Corbara B, Dejean A. 2001. Selection and capture of prey in the African ponerine ant *Plectroctena minor* (Hymenoptera: Formicidae). Acta Oecologia 22:. 55-60.

Scoble MJ. 1995. The Lepidoptera: Form, Function and Diversity. The Natural History Museum, London & Oxford University Press. 440 p.

Silvestre R. 2000. Estrutura de Comunidades de Formigas do Cerrado. Universidade de São Paulo, São Paulo. Tese de Doutorado. 216p.

Vasconcelos, HL. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic elastome, and on e of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. Oecologia, 87: 295-298.

Ward PS. 1991. Phylogenetic analysis of pseudomyrmecine ants associated with domatia-bearing plants. Pp. 335-352 *in:* Huxley CR, Cutler DF. (eds.) Ant-plant interactions. Oxford: Oxford University Press, xviii + 601 pp.

Weiss MR. 2003. Good housekeeping: why do shelter-dwelling caterpillars fling their frass? Ecology Letters 6: 361-370.

Weiss MR. 2006. Defecation behavior and ecology of insects. Annual Review of Entomology, 51: 635-661.

Weiss MR, Lind EM, Jones MT, Long JD, Maupin JL. 2003. Uniformity of leaf shelter construction by larvae of *Epargyreus clarus* (Hesperiidae), the Silver-Spotted Skipper. Journal of Insect Behavior 16: 465-480.