

OECOLOGIA BRASILIENSIS

Monteiro, R. F. 2000. Coloração críptica e padrão de uso de plantas hospedeiras em larvas de duas espécies mirmecófilas de *Rekoa* Kaye (Lepidoptera, Lycaenidae). pp. 259-280. In Martins, R. P., Lewinsohn, T. M. & Barbeitos, M. S. (eds). *Ecologia e comportamento de Insetos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

COLORAÇÃO CRÍPTICA E PADRÃO DE USO DE PLANTAS HOSPEDEIRAS EM LARVAS DE DUAS ESPÉCIES MIRMECÓFILAS DE *Rekoa* KAYE (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE).

RICARDO F. MONTEIRO

Resumo

Estudos de campo com imaturos de *Rekoa marius* e *R. palegon* (Lep.:Lycaenidae) mostram que larvas de *R. marius*, espécie polífaga, alimentam-se de botões florais de 31 espécies de 11 famílias de plantas diferentes enquanto que larvas de *R. palegon* foram encontradas em capítulos de 11 espécies, 10 das quais da família Asteraceae. Testes realizados em laboratório indicam que este deslocamento é fisiológico em *R. marius* já que seus indivíduos não se alimentam das plantas hospedeiras de *R. palegon* e ecológico em *R. palegon*, uma vez que suas larvas se desenvolvem nas plantas hospedeiras de *R. marius*. Verificou-se a presença de glândulas mirmecófilas em larvas de ambas espécies. Larvas maduras eram vistas frequentemente em interação com várias espécies de formigas. Esta associação facultativa é provavelmente mutualística podendo atuar como um importante fator na proteção das larvas contra espécies parasitóides. Larvas de ambas espécies de *Rekoa* apresentaram um polifenismo de tal forma que cada indivíduo era sempre críptico em quaisquer espécies de plantas encontradas bem como em relação ao estágio de desenvolvimento do botão floral utilizado. Testes de laboratório mostraram que tal mecanismo de coloração é dependente da dieta da larva.

Abstract

Field studies on immatures of *Rekoa marius* and *R. palegon* (Lep.: Lycaenidae) show that *R. marius* immatures have a polyphagous habit feeding on 31 host species plants belonging to 11 families whereas *R. palegon* larvae were found on 11 plant species all but one Asteraceae. Experimental trials suggest that this host plant displacement may be based on both physiological and ecological mechanisms. *R. marius* starves when offered leaves of Asteraceae species (physiological constraint) while *R. palegon* develops well when fed up with *R. marius* host plants leaves, even though they hardly ever are found on plants other than Asteraceae in the field (ecological constraint). It was observed myrmecophilous glands such as Newcomer organ and epidermic glands in both species attracting a lot of ant species. It is suggested that this mutualism between ants and mature larvae may be an important factor protecting the larvae from parasitoid species. Larvae of both species show polyphenism. All specimens collected were cryptic and we demonstrate that this color pattern is food dependent in both species studied. This color determination mechanism turns the larvae always cryptic in every host plant or each stage like young or mature flower-bud used.

Introdução

Estudos de interação inseto planta têm gerado muitas hipóteses sobre estrutura, dinâmica e evolução de populações e comunidades (Mound & Walloff, 1978; Strong *et al.*, 1984; Howe & Westley, 1988). A inclusão do terceiro nível trófico (predadores e parasitóides) tem contribuído para o entendimento dos padrões observados na natureza e no teste de muitas hipóteses ecológicas (Price *et al.*, 1980).

Predadores e parasitóides atuam tanto a nível de controle numérico de populações de insetos (fator de regulação populacional) como também de evolução de características de suas presas/hospedeiros (agente de seleção natural). Estes últimos, por sua vez, evoluem características adaptativas que reduzem as chances de sucesso de ataque dos seus inimigos naturais. Frequentemente, nessas adaptações defensivas estão envolvidas características morfológicas, comportamentais ou químicas (Edmunds, 1974).

Apesar dos estudos enfocarem principalmente insetos adultos, (Cott, 1940; Wickler, 1968; Edmunds, 1974) adaptações defensivas no estágio larval são também muito importantes. Como a fuga ativa é uma defesa bem limitada para as larvas, três tipos de estratégias estão entre as mais frequentemente encontradas como consequência da pressão seletiva de predadores; o aposematismo (larva com colorido conspicuo que indica sua toxidez), a camuflagem (larva com padrão de cor semelhante ao seu substrato) e a associação mutualística, principalmente a mirmecofilia (associação com formigas). As duas primeiras estratégias tem na coloração da presa um dos aspectos mais importantes mas estas três estratégias defensivas apresentam, muitas vezes simultaneamente, adaptações comportamentais e morfológicas. Predadores que caçam orientados por visão são considerados como os agentes de seleção ou de manutenção de polimorfismos cromáticos em populações (Ford, 1975) e promotores de diversidade de aspectos em comunidades animais (Rand, 1967; Ricklefs & O'Rourke, 1975). O exemplo mais conhecido até hoje tratando deste processo é o caso da camuflagem da mariposa *Biston betularia* (Kettlewell, 1956, 1961). Kettlewell demonstrou, experimentalmente, que pássaros insetívoros atuariam como agentes de seleção natural na evolução do polimorfismo de cor em populações desta mariposa e que cada forma diferente do inseto estaria adaptada a regiões com diferentes níveis de poluição na Inglaterra (mas veja crítica em Lambert & Hughes, 1988). Tanto para caracterização dos padrões ecológicos como para conhecimento dos processos evolutivos envolvidos é necessário o estudo detalhado sobre diferentes aspectos da biologia dos organismos bem como as suas principais interações tróficas.

A família Lycaenidae é uma das famílias de borboletas mais rica em espécies, cerca de 40% de acordo com Vane-Wright (1978). Sua distribuição geo-

gráfica é bastante ampla com um predomínio de espécies nas regiões tropicais. Entretanto, a região Neotropical, provavelmente tão rica quanto as demais regiões tropicais, possui dados escassos sobre a riqueza e biologia do grupo (Downey, 1962a).

Larvas de Lycaenidae (*sensu* Eliot, 1973; que exclui Riodinidae), em geral, alimentam-se de botões florais, flores e folhas jovens de plantas dicotiledôneas, contudo não é raro possuírem hospedeiros tais como: gimnospermas, algas, orquídeas, ervas-de-passarinho ou ainda insetos como homópteros ou formigas (Pierce, 1987). Esse hábito fitófago e carnívoro tão diversificado, incluindo o próprio canibalismo (Cottrell, 1984), torna essa família bem distinta ecologicamente das demais borboletas. Larvas de muitas espécies destas borboletas também se associam com formigas como parasitas, comensais ou mutualistas (Pierce, 1987). Tal interação parece bem antiga uma vez que alguns órgãos mirmecófilos são largamente distribuídos nessas borboletas estando presentes, embora de modo vestigial, até mesmo em algumas espécies provavelmente não mais mirmecófilas (Cottrell, 1984). Segundo Downey (1962b) e Pierce (1987) cerca de metade das espécies de licenídeos com biologia conhecida são mirmecófilas e a outra metade teria perdido tal hábito.

Associação com formigas parece propiciar aos licenídeos a ampliação da faixa de plantas hospedeiras utilizadas (Pierce & Elgar, 1985; Fiedler, 1994) o que responderia, em parte, pela grande diversificação existente neste grupo de borboletas (Vane-Wright, 1978). Isto está de acordo com o fato de existirem mais frequentemente espécies mirmecófilas nas regiões Ethiopiana, Oriental e Australiana, que são também as mais ricas em espécies de licenídeos (Pierce, 1987).

Vários autores tem estudado a camuflagem em larvas de Lycaenidae (e.g., Maschwitz *et al.*, 1984, 1985; Ballmer & Pratt, 1989). Informações adicionais sobre a natureza de tal camuflagem, entretanto, são raramente abordadas (ver Emmel & Ferris, 1974; Orsak & Whitman, 1986).

O gênero *Rekoa* Kaye (Lycaenidae:Theclinae:Eumaeini), segundo recente revisão de Robbins (1991), possui sete espécies, todas restritas a região Neotropical, desde o Texas (EUA) até o sul do Uruguai e Argentina. Duas espécies deste gênero ocorrem na área de estudo e são objeto do presente estudo, *Rekoa marius* (Lucas) e *R. palegon* (Cramer), conhecidas também na literatura como *Thecla ericusa* e *T. palegon*, respectivamente. Ambas espécies, segundo Robbins (*op. cit.*), possuem larvas polípagas com registros principalmente em Leguminosae e Malpighiaceae para a primeira e Asteraceae para *R. palegon*. Procuramos neste trabalho estudar a camuflagem e mirmecofilia de *Rekoa marius* e *R. palegon* (Lycaenidae) e descrever aspectos gerais da biologia, comportamento e padrão de utilização de suas plantas hospedeiras

Material e Métodos

História natural das duas espécies de Rekoa

Os dados deste trabalho foram obtidos, principalmente, no período de 1987-1990 na restinga de Barra de Maricá, Maricá, RJ (22° 57'S; 42° 52' W). Algumas observações e coletas foram realizadas também entre os anos de 1993 e 1995 em Barra de Maricá e em outras restingas fluminenses.

Os registros de plantas hospedeiras foram feitos através de inspeções mensais com duração de três dias, de plantas em floração presentes numa área de cerca de 20 hectares selecionada para coleta. As plantas hospedeiras das larvas das borboletas estudadas foram amostradas de acordo com sua abundância. Assim, plantas raras mesmo que tivessem grande procura pelas borboletas tinham a tendência a apresentarem porcentagem menor de imaturos coletados por amostra.

Todos os ovos e larvas de *Rekoa* encontrados nas plantas foram coletados, acondicionados em potes ou sacos plásticos e levados ao laboratório para criação e acompanhamento. Cada imaturo encontrado no campo foi caracterizado quanto a espécie e parte da planta hospedeira utilizada (folha, botão, flor, fruto), coloração da larva e do seu substrato alimentar, comportamento da larva e espécie de formiga associada.

O ciclo de vida de *Rekoa* foi obtido através de coletas de ovos em algumas plantas hospedeiras, no campo, e acompanhamento das larvas, diariamente, em laboratório. As condições de temperatura e umidade para criação das larvas eram mantidas em torno de 25°C e 65% de umidade com o ajuste feito através de regulação do aparelho de ar condicionado.

Distribuição e desenvolvimento das larvas de Rekoa nas plantas hospedeiras

Para verificar a sobrevivência de larvas de cada uma das duas espécies de *Rekoa* na planta hospedeira da espécie congênica foram utilizadas larvas de 1° e 2° estádios coletadas em diferentes plantas hospedeiras. Um grupo de larvas de *R. marius* era criado com flores de hospedeiras de *R. palegon* (experimento) e outro grupo de larvas (controle) era criado em espécies de plantas diferentes daquelas onde a larva foi encontrada porém, do rol de plantas hospedeiras da borboleta no campo. Para *R. palegon* foi utilizado o mesmo procedimento acima descrito.

Defesas

Larvas dos licenídeos estudados apresentavam dois tipos principais de defesas, a mirmecofilia e a coloração críptica.

Mirmecofilia

Todas as formigas encontradas em associação com larvas de *Rekoa* eram coletadas para identificação. Observações de comportamento das larvas das borboletas e das formigas com elas interagindo eram efetuadas no campo e no laboratório. A relação entre a frequência de imaturos de *Rekoa* e de formigas nas plantas foi obtida através de vistorias realizadas durante o período principal de reprodução das borboletas (março a junho).

Coloração críptica

Cada larva encontrada era caracterizada quanto a sua coloração, parte da planta utilizada e coloração deste substrato alimentar.

Para se testar a natureza da coloração das larvas de *Rekoa* foram feitos dois tipos de experimentos: biológico e bioquímico.

Biológico

Cinquenta larvas, principalmente de 1º e 2º estádios de *R. marius* e *R. palegon*, coletadas em diversas espécies de plantas hospedeiras, foram criadas em laboratório com botões florais de coloração diferente da planta em que foi coletada no campo. Diariamente era observado a coloração dessas larvas e das pupas e adultos resultantes.

Bioquímico

Larvas de *R. marius*, fezes e botões florais tiveram seus extratos fracionados por cromatografia e analisados por espectrometria de ultra-violeta conforme metodologia descrita por Harbone (1967). O referido procedimento visou determinar o tipo de pigmento presente no tegumento das larvas e efetuar a comparação com o pigmento presente nos botões florais ingeridos pela larva e com suas fezes. Isto poderia indicar a origem e a natureza dos pigmentos nas larvas.

Resultados e Discussão

Associações com Hospedeiros

Encontramos larvas de *Rekoa marius* em botões florais de 30 espécies de plantas, distribuídas em 26 gêneros pertencentes a 10 famílias, todas dicotiledôneas. Já larvas de *R. palegon* foram encontradas em 12 espécies de plantas 11 das quais Asteraceae (Monteiro, 1990a,b). Trabalho de revisão de Robbins (1991), que inclui registros ao longo da distribuição geográfica destas borboletas, relaciona plantas hospedeiras de sete famílias para *R. marius* e cinco famílias para *R. palegon* caracterizando ambas as espécies como polípagas. Robbins & Aiello (1982) já haviam notado que muitos licenídeos antófagos tendem a ser polípagos e as duas espécies acima são bons exemplos deste padrão. Estudos ecológicos locais em uma comunidade apenas, entretanto, podem gerar padrões distintos daqueles desenvolvidos em escala geográfica.

Apesar do grande número de espécies de plantas utilizadas por larvas de *R. marius*, grande parte dos imaturos concentra-se em algumas poucas, notadamente das famílias Bignoniaceae, Ochnaceae, Leguminosae e Malpighiaceae (Fig. 1). Estas duas últimas famílias foram destacadas por Robbins (1991) como as principais hospedeiras das larvas desta borboleta. Embora Ehrlich & Raven (1964) relacione Bignoniaceae como uma das famílias menos utilizadas por larvas de borboletas devido as características tóxicas de suas folhas, duas espécies desta família, *Arrabidaea conjugata* e *Lundia cordata*, estavam entre as plantas hospedeiras mais importantes das larvas de *R. marius* na restinga de Barra de Maricá. Robbins & Aiello (1982) encontraram três espécies diferentes de licenídeos utilizando também Bignoniaceae entre suas plantas hospedeiras. Larvas dessas quatro espécies alimentavam-se, porém, apenas de botões florais ou flores e não de folhas. Segundo ainda este último trabalho a alimentação em flores ou botões florais possibilita às larvas o uso de muitas espécies não relacionadas de plantas, que normalmente não estariam disponíveis devido a toxicidade de suas folhas. A polifagia destes licenídeos pode então estar relacionada, em parte, com o uso de flores na alimentação das larvas embora outros fatores também possam ser importantes como será discutido mais adiante.

Embora a polifagia de *R. marius* seja marcante é preciso ressaltar que isto não significa que estas borboletas utilizem quaisquer plantas hospedeiras para desova. Cerca de 70% das larvas desta borboleta foram obtidas em apenas quatro espécies vegetais. *Ouratea cuspidata* (Ochnaceae), planta com período longo de floração, mesmo sendo a única espécie desta família na restinga de Barra de Maricá, foi frequentemente utilizada como planta hospedeira por *R. marius*, destacando-se principalmente no período que as hospedeiras mais im-

portantes não tinham flores disponíveis, o que denota seletividade por parte desta borboleta.

Segundo Robbins (1991), *R. palegon* ocorre em cinco famílias diferentes de plantas, sendo portanto polífaga, mas apresenta a maioria dos seus registros em uma só família, Asteraceae. A preferência por este grupo de plantas ficou evidente uma vez que de mais de 200 larvas que encontramos no campo, somente duas não estavam em Asteraceae (1%) o que caracteriza esta população de borboletas como, praticamente, oligófaga.

É necessário aqui chamar a atenção para a confusão de conceitos relativos ao grau de especificidade de um organismo. É comum o uso de dados ou registros acumulados durante anos ou décadas ao longo de várias regiões geográficas para caracterizar o hábito alimentar, especialista ou generalista, de uma espécie. Muito embora não seja incorreto este procedimento não se pode utilizar tal caracterização na análise de estrutura ou funcionamento de uma comunidade uma vez que tais dados referem-se a várias comunidades diferentes no espaço e no tempo. Diferentemente desta abordagem geográfica (ao nível da espécie) mencionada acima, a abordagem ecológica, com base em registros de plantas hospedeiras de uma só população de larvas, permite discutir, por exemplo, questões ou processos relacionados a competição interespecífica ou partição de recursos. Desta forma apesar de Robbins (1991) relacionar cinco famílias diferentes de plantas hospedeiras para *Rekoa palegon* é possível que, no nível da população, em cada área de sua distribuição ela ocorra, como na comunidade estudada, na sua quase totalidade em Asteraceae. Logo, assim como podemos ter espécies que por serem pouco coletadas ou criadas são consideradas especialistas temos, por outro lado, espécies de fitófagos com registros acumulados em várias espécies de plantas, generalista em escala geográfica, mas que ocorre em apenas uma ou poucas espécies de plantas em cada local de sua distribuição (especialista ecologicamente). O trabalho de Downey (1962a) sobre populações de *Plebejus icarioides* (Lycaenidae) x *Lupinus* (Leguminosae) ilustra bem este último tipo de padrão de distribuição. Adultos desta espécie possuem variações morfológicas ao longo de sua distribuição geográfica onde larvas desta borboleta alimentam-se sempre e somente de espécies de plantas hospedeiras do gênero *Lupinus*. O aspecto marcante é que larvas de uma determinada população são encontradas somente em uma única espécie de *Lupinus*, apesar de normalmente existirem outras plantas do gênero na área, e somente nesta espécie consegue se alimentar mesmo que outras espécies de *Lupinus* sejam oferecidas, em laboratório. Assim, embora *P. icarioides* utilize várias espécies de plantas hospedeiras (oligófaga portanto) cada população só consegue utilizar uma espécie de *Lupinus*, sendo desta forma monófaga em termos ecológicos.

Como havia uma distribuição muito distinta de larvas de *Rekoa* nas suas diferentes plantas hospedeiras (Fig. 1), resolvemos testar o desenvolvimen-

to das larvas em algumas plantas hospedeiras. Como pode ser visto na Tab. 1, o desenvolvimento das larvas de *R. marius* foi mais rápido em algumas plantas hospedeiras tais como *Senna bicapsularis* e *Ouratea cuspidata* que foram plantas mais frequentemente utilizadas para desova pelas borboletas desta espécie. Isto indica então, que a possível preferência desta borboleta por algumas espécies de plantas pode ter uma relação com a performance de suas larvas nessas plantas hospedeiras.

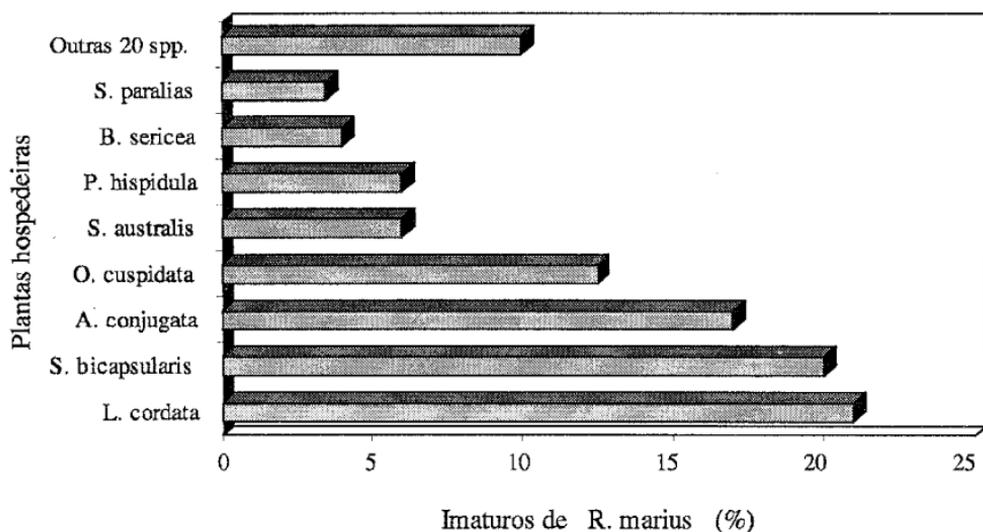


Fig. 1- Porcentagens relativas de imaturos de *Rekoa marius* em suas plantas hospedeiras (N=336).

Tab. 1- Tempo de duração (em dias) do estágio larval de *Rekoa marius* em algumas de suas plantas hospedeiras. F= 33, p<0,001. Teste de Tukey: *S. bicap.* x *O. cusp.*- ns; *S. bicap.* x *P. hisp.*- p<0,001; *O. cusp.* x *P. hisp.*- ns; *O. cusp.* x *P. wein.*- p<0,001; *P. hisp.* x *P. wein.*- p<0,05.

Planta	Tempo	N
<i>S. bicapsularis</i>	26,5	24
<i>O. cuspidata</i>	29,7	03
<i>P. hispidula</i>	33	04
<i>P. weinmaniaefolia</i>	40	09

Partição de recursos entre as duas espécies de *Rekoa*

É evidente a separação trófica das duas espécies de *Rekoa*, considerando-se as espécies de plantas utilizadas. Enquanto *R. marius* utiliza inúmeras fa-

mílias de plantas, excetuando-se Asteraceae, *R. palegon* foi encontrada quase que exclusivamente nesta família. A alimentação de larvas de *R. marius* com plantas hospedeiras de *R. palegon* e de larvas desta última borboleta com plantas normalmente utilizadas por *R. marius*, mostraram que o grau de isolamento fisiológico (alimentação) é assimétrico entre estas espécies. Larvas de *R. palegon* conseguem alimentar-se de plantas hospedeiras de *R. marius* porém, larvas desta última espécie tiveram uma mortalidade altíssima quando criadas em capítulos de Asteraceae (Tab. 2). Este padrão sugere que existe, no campo, um deslocamento ecológico ou comportamental dos adultos na utilização das plantas hospedeiras para sua reprodução já que no laboratório é possível, pelo menos para *R. palegon*, utilizar como alimento plantas diferentes de Asteraceae. Estes resultados explicam porque encontramos no campo algumas larvas (terceiro estágio) de *R. palegon* em botões florais de uma Polygonaceae (*Coccoloba* sp.) mas nunca vimos larvas de *R. marius* em capítulos de Asteraceae. Embora não possamos afirmar que houve, no caso de *R. palegon*, erro ou falha na escolha da planta para oviposição nossos dados indicam que caso isto ocorra as larvas podem se desenvolver nas plantas não Asteraceae, enquanto que desovas de *R. marius* em Asteraceae provavelmente serão mal sucedidas.

Tab. 2- Sobrevivência de larvas de *R. marius* e *R. palegon* submetidas a alimentação em plantas hospedeiras trocadas (experimento) e em suas próprias plantas alimento (controle).

Resultado	<i>R. marius</i>		<i>R. palegon</i>	
	Exper	Contr	Exper	Contr
Morreram	124	122	03	02
Sobreviveram	08	51	10	06
	$\chi^2=24.84$	$p<0,001$	$\chi^2=0.18$	$p>0.05$

Conclui-se então que, fêmeas destas duas espécies escolhem grupos de plantas hospedeiras diferentes entre si para oviposição, apesar da polifagia de uma delas, mas o isolamento ou barreira fisiológica (alimentação) só existe para *R. marius* cujas larvas, em laboratório, não conseguem se desenvolver alimentando-se de capítulos de Asteraceae.

Mirmecofilia e parasitismo

Em ambas espécies de *Rekoa* observamos a presença de glândulas ou órgãos de dois tipos; órgãos perfurados de cúpula ("*perforated cupola organs*") que são espalhados por todo o corpo da larva e órgão de Newcomer (órgão necitário dorsal) localizado no sétimo segmento abdominal.

Os órgãos perfurados de cúpula ou glândulas epidérmicas são considerados produtores de substâncias que induzem a palpação por formigas (Pierce, 1983; Cottrell, 1984; Kitching, 1983; Kitching & Luke, 1985). Tais glândulas, provavelmente, liberam substâncias que evitam a agressão das formigas sendo por isso chamadas de órgãos de apaziguamento (Hölldobler, 1971).

O órgão de Newcomer é, talvez, a glândula mirmecófila mais importante e procurada pelas formigas pois produz gotículas ricas em açúcares (Cottrell, 1984). Pierce (1983) encontrou sucrose, frutose, glicose e concentrações altas do aminoácido serina na secreção desta glândula no teclíneo *Jalmenus evagoras*. Burghart & Fiedler (1996) encontraram que larvas do licenídeo *Polyommatus icarus* criadas com flores e inflorescências, como é o caso de *Rekoa*, possuem taxas maiores de secreção desta glândula. Larvas de *Rekoa* secretam gotículas depois de seguidos toques de antenas das formigas, denominados de comportamento de ordenha. Estas tocam todo o corpo das larvas embora mais frequentemente no órgão de Newcomer. A atividade de secreção desta glândula inicia-se somente nas larvas a partir do terceiro estágio, quando então as formigas eram vistas com comportamento de ordenha. As formigas passam alguns segundos tocando a larva e, quase simultaneamente, lambendo a secreção produzida pelo órgão de Newcomer. Em um intervalo pequeno (cerca de 15 segundos) entre uma e outra ordenha a formiga, normalmente, visita botões florais, flores ou mesmo folhas adjacentes a larva, num comportamento semelhante a um patrulhamento, alimentando-se, às vezes, nos nectários extraflorais presentes em muitas plantas hospedeiras de *Rekoa*.

Além destas glândulas, larvas de licenídeos mirmecófilos, principalmente da sub-família Theclinae, evoluíram características adaptativas que lhes propiciam proteção com relação as formigas com as quais interagem, tais como: aumento da espessura da epiderme e retração da cabeça para dentro do torax (Malicky, 1970; Scott, 1984; Cottrell, 1984).

Oito espécies de formigas, *Camponotus crassus*, *C. rufipes*, *C. cingulatus*, *Conomyrma* (2 spp.), *Crematogaster* (2 spp.) e *Solenopsis* sp. foram vistas em associação com larvas de *Rekoa*. *Camponotus crassus*, uma das formigas mais frequentes na restinga, foi a mais comumente observada visitando larvas de 3º e 4º estádios das duas espécies de *Rekoa*. A única informação sobre mirmecofilia no gênero *Rekoa* foi de Malicky (1970) que mencionou a presença de órgãos mirmecófilos em larvas de *R. palegon* sem contudo ter observado nesta borboleta a ocorrência de formigas a ela associadas.

As espécies de plantas hospedeiras de *R. marius* mais frequentemente visitadas por formigas, como por exemplo algumas espécies de leguminosas e bignoniáceas as quais possuem nectários extra-florais, estão entre as plantas onde encontramos mais larvas desta borboleta (Fig. 2). Este padrão pode ser resultado de diversos fatores, não excludentes, entre os quais: **a)** maior preferência

para desova nestas plantas devido as características intrínsecas da planta; **b)** preferência para desova devido a presença das formigas; **c)** maior sobrevivência de imaturos pela proteção oferecida pelas formigas; ou **d)** maior atração e permanência de formigas nestas plantas em função da presença constante de larvas de *Rekoa*, isto é, tem mais formigas pela presença das larvas e não vice-versa. A compreensão dos processos aqui envolvidos depende de experimentos adicionais de campo, entretanto, alguns dados podem ajudar a esclarecer tal padrão. Inflorescências privadas do acesso a formigas receberam mais desovas de *R. marius* do que aquelas sem barreiras a visita de formigas (Tab. 3), indicando, pelo menos, que as borboletas não necessitam da presença das formigas (o que rejeita a opção **b)** como sinal para a oviposição diferentemente do que ocorre em algumas espécies de Lycaenidae (Atsatt, 1981a,b; Fiedler & Maschwitz, 1989). Larvas criadas no campo (experimento de exclusão de formigas) ou no laboratório se desenvolveram sem a presença de formigas o que sugere uma relação facultativa das larvas de *Rekoa* com as formigas. Esta mirmecofilia facultativa, em termos fisiológicos como é definida por Atsatt (1981a) e Henning (1983), parece conferir proteção as larvas contra seus inimigos naturais e desta forma mesmo sem ser obrigatória (fisiologicamente) a interação pode ser mutualística e obrigatória, ecologicamente. Sendo assim, é provável que além de características próprias da planta as formigas desempenhem um papel importante na escolha das plantas hospedeiras pelos licenídeos (ver Fiedler, 1995) mas no caso de *Rekoa* não como sinal de oviposição das borboletas e sim como agentes de seleção aumentando a performance das larvas no espectro de plantas hospedeiras preferidas pelas borboletas.

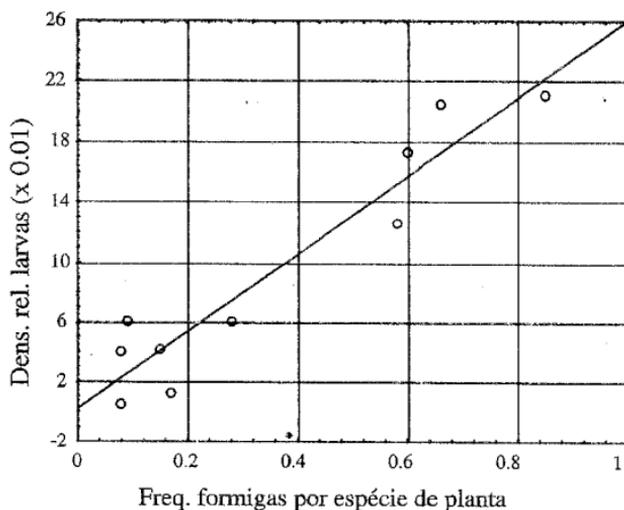


Fig. 2- Regressão entre a densidade relativa de larvas de *Rekoa marius* nas 10 principais espécies de plantas hospedeiras e a freqüência de formigas em cada uma destas plantas. $r^2=0,95$; $p<0,001$.

Tab. 3- Frequência de inflorescências com e sem desovas de *R. marius* em 26 pares de inflorescências controle e tratamento de *Senna bicapsularis*. Controle= inflorescências privadas do acesso as formigas; Tratamento= acesso livre as formigas.

Experimento	No de inflorescências		
	C/ desovas	S/ desovas	
Controle	22	04	$\chi^2 = 5.6$ p<0,05
Tratamento	13	13	

Formigas protegem larvas de *Rekoa* de parasitóides?

O parasitismo de imaturos de *Rekoa* foi muito baixo atingindo, apenas, cerca de 5% (N=500) em *R. marius* e 8% (N=150) em *R. palegon*. *Telenomus californicus* (Hym.: Scelionidae) e *Rogas* sp. (Hym.: Braconidae) foram, respectivamente, os parasitóides de ovo e larva encontrados em ambas espécies de *Rekoa*. Este último parasitóide, solitário, ataca larvas em diferentes estádios, completando seu desenvolvimento no 2º, 3º ou 4º estádios do seu hospedeiro. O tamanho dos adultos deste parasitóide variou bastante desde 0,3 a 0,7cm de comprimento. Esta variação em tamanho foi diretamente relacionada com o tamanho ou estádio da larva hospedeira ao término do desenvolvimento do parasitóide (Fig. 3). Este padrão indica que quando as vespas se desenvolvem em larvas grandes elas atingem tamanhos também grandes e quando se desenvolvem a partir de larvas hospedeiras pequenas elas ficam com seu tamanho reduzido. Larvas grandes (3º ou 4º estádios), com órgãos secretores de açúcares ativos estão, potencialmente, mais protegidas por formigas, e portanto menos disponíveis, do que larvas menores. Larvas muito pequenas então seriam mais vulneráveis ao ataque das vespas mas, por outro lado talvez sejam menos adequadas para o desenvolvimento pleno das vespas pois deve acarretar, em muitos casos, a redução no tamanho do seu corpo e uma razão sexual desviada para machos, que nestes braconídeos são menores que as fêmeas.

Estas restrições ou barreiras para o parasitóide quais sejam, a pequena disponibilidade de recurso oferecido pelas larvas muito jovens e a proteção oferecida pelas formigas as larvas maiores, deixa uma faixa bem estreita de recursos adequados do hospedeiro para o parasitóide. Isto, talvez, explique a taxa de parasitismo bem baixa encontrada para as larvas de *Rekoa*, o que sugere que a mirmecofilia nestas espécies possui uma função de proteção contra inimigos naturais como tem sido amplamente documentada em outros licenídeos (Pierce, 1989; Pierce & Mead, 1981; Fiedler & Maschwitz, 1989) mesmo que, primariamente, permita também a própria coexistência das larvas com as formigas.

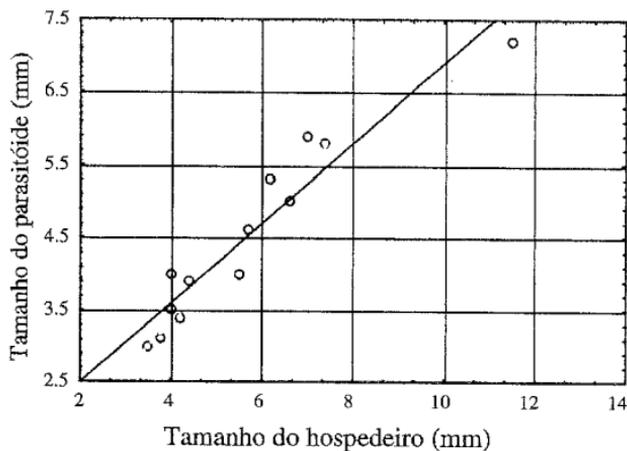


Fig. 3 Regressão entre o tamanho do parasitóide, *Rogas* sp. (Adulto), e o tamanho final do corpo da larva parasitada de *Rekoa marius*. $r^2 = 0,95$; $p < 0,001$.

Coloração críptica

Padrões de coloração

Observações e coletas de mais de 600 larvas das duas espécies de *Rekoa* indicam que ambas apresentam padrões diversos de coloração no que chamamos de policromatismo (Monteiro, 1990a,b).

Encontramos larvas de *R. marius*, que eclodem com a cor creme, com pelo menos seis tipos de cores diferentes: verde, creme, amarelo, vermelho, branco e lilás. A coloração da larva é sempre semelhante a cor do botão floral da planta hospedeira e varia também de modo a se ajustar à mudança de cor do botão de cada planta alimento. Assim, larvas jovens alimentando-se de botões jovens (verdes) de *Ouratea cuspidata* ou *Senna* spp. possuem a coloração verde. Com o seu crescimento passam normalmente a utilizar botões maduros (amarelos) o que faz com que sua cor mude também para o amarelo mantendo assim sua camuflagem.

Em *Arrabidaea conjugata* (Bignoniaceae) sempre foram encontradas larvas, de quaisquer estádios, com coloração lilás, homogênea. Botões florais desta planta, tanto o cálice quanto a corola, são da mesma cor, lilás, em qualquer fase de seu desenvolvimento.

R. palegon também apresenta larvas com diferentes tipos de coloração todos semelhantes aos capítulos florais de suas plantas hospedeiras. Larvas de *R. palegon* possuem coloração predominantemente verde, branca, amarela ou vinho, ou as vezes padrões heterogêneos mesclando duas ou três cores como é o caso de larvas sobre capítulos de *Vernonia scorpioides* (Asteraceae).

Do mesmo modo que em *R. marius*, encontramos variação da cor das larvas dentro da mesma planta hospedeira refletindo também variação da cor do botão/capítulo ao longo do seu desenvolvimento.

Pupas possuem ainda traços da coloração da larva variando, portanto, de acordo com a planta alimento mas adultos de *Rekoa* são todos semelhantes independentemente da coloração do alimento da larva.

Natureza da coloração

Larvas de 1º ou 2º estádios de *R. marius* quando submetidas a troca de planta alimento, no laboratório, assumiam a coloração do botão floral experimental. A mudança ocorria depois de cerca de 5 dias e foi mais acentuada a partir da primeira muda após o início do experimento. Larvas em estádios mais avançados submetidas ao mesmo experimento mudavam, parcialmente, sua coloração ficando com cores intermediárias entre a cor do botão original e o experimental. Testes preliminares com *R. palegon* apresentaram resultados semelhantes aos de *R. marius*.

Estes resultados indicam que a coloração das larvas de *Rekoa* é dependente da coloração do botão floral que ela está se alimentando. Os diversos padrões de coloração encontrados para as duas espécies estudadas são assim resultantes das cores diferentes dos botões florais/capítulos de suas plantas hospedeiras. Este polifenismo cromático ou policromatismo é um fenômeno dependente do alimento da larva e por conseguinte não fixado geneticamente diferentemente de algumas espécies polimórficas de licenídeos estudadas por (Maschwitz *et al.*, 1984; Orsak & Whitman, 1986). Estes padrões de policromatismo não genéticos encontrados em *Rekoa* não foi verificado para nenhuma outra espécie desta família.

Estudo preliminar de Herrera *et al.* (1987), no Chile, indicou a existência de mecanismo semelhante de determinação de cor numa população dimórfica de larvas (verdes ou amarelas) de *Phoebis sennae* (Lep.:Pieridae). Encontramos esta mesma espécie de borboleta na restinga de Maricá com o mesmo padrão descrito por Herrera (*op.cit.*). Greene (1989) encontrou que larvas de uma espécie de geometrídeo apresentavam duas formas dependendo da sua dieta, folhas ou flores de sua planta hospedeira. Este autor comprovou, experimentalmente, que o teor de tanino das diferentes dietas das larvas é que era o responsável pelo que chamou de polimorfismo desenvolvimental.

Estudos preliminares indicam que os principais pigmentos encontrados nas larvas de *R. marius* são flavonóides e que os perfis cromatográficos de extratos do botão floral e das larvas são bem semelhantes (Kaplan & Monteiro, dados não publicados). Wilson (1985, 1986, 1987) já havia demonstrado a presença de flavonóides em larvas de espécies de Lycaenidae. Segundo esta autora estes pigmentos sequestrados da planta alimento das larvas teriam um papel

de proteção dos adultos através de uma possível toxidez dessas substâncias a seus predadores potenciais. Nossos resultados, entretanto, sugerem que tais pigmentos conferem às larvas uma proteção críptica.

Comportamento

O comportamento de alimentação em ambas as espécies de *Rekoa* é bastante característico. Larvas perfuram o botão floral e com sua cabeça retrátil alimentam-se de todo o interior do botão, preferencialmente das partes reprodutivas, mantendo o restante do corpo, críptico, externamente ao botão e imóvel. Além disso, larvas das duas espécies de *Rekoa* fazem seus movimentos de um botão para o outro de maneira lenta.

A forma, ligeiramente achatada dorso-ventralmente, das larvas de *Rekoa*, o comportamento de alimentação além da sua coloração críptica fazem com que o indivíduo emita pouco sinal visual de sua presença, dificultando a sua percepção por predadores visualmente orientados.

O ajuste geométrico da larva a seu substrato de camuflagem parece ser uma tendência das espécies crípticas de partes específicas de seu habitat (Endler, 1978). Muitos insetos crípticos ficam em repouso durante o dia, alimentando-se durante a noite (Cott, 1940; Edmunds, 1974). Essa característica representa uma limitação necessária já que o sucesso da camuflagem da larva depende de uma menor movimentação possível. Esta relação conflitante entre camuflagem e atividade alimentar é solucionada por *Rekoa* através de seu comportamento alimentar característico que permite a sua alimentação diurna e noturna sem perder a proteção críptica. Nesses licenídeos o fundo ou substrato de camuflagem é o seu próprio alimento. Em razão disso a dependência que tem os insetos crípticos de proximidade em relação ao seu substrato de proteção (insetos eucrípticos na definição de Robinson, 1981) não representaria uma restrição ou dificuldade para estas espécies de borboletas.

Polifagia e camuflagem

Predadores que caçam por imagem de busca podem rapidamente aprender a encontrar presas crípticas. Croze (1970) demonstrou, experimentalmente, que a sobrevivência de presas crípticas aumentou com a diminuição de sua densidade. Uma maneira de uma população formada por indivíduos crípticos reduzir a sua taxa de predação por predadores que usam imagem de busca é, por exemplo, possuir vários padrões de cor. Croze produziu populações monomórficas e trimórficas pintando conchas de mexilhões e em seguida submetendo esses diferentes grupos de presas à predação por corvos. O autor encontrou que a população trimórfica sofreu significativamente menos predação do que as populações monomórficas na mesma densidade. O polimorfismo poderia assim ser uma maneira de uma população críptica aumentar o seu tamanho quando res-

tringida por predadores que caçam por imagem de busca. Estes predadores promoveriam, nas presas, não somente variações ao nível dos indivíduos de uma população, denominados geralmente de polimorfismos (Bantock & Harvey, 1974; Mariath, 1982; Vasconcellos-Neto, 1988), mas também esta diversidade de aspectos no nível de espécies, simpátricas (Rand, 1967; Ricklefs & O'Rourke, 1975).

Brower (1958) já tinha especulado acerca da vantagem seletiva da polifagia em insetos crípticos. De acordo com este autor, numa população que usa diversas espécies de plantas hospedeiras seus indivíduos seriam mais difíceis de serem encontrados por pássaros insetívoros. Brower (*op. cit.*) sugeriu, neste caso, a possibilidade de evolução de polimorfismo de cor "quebrando" a população do inseto em diversas "espécies visuais" cada uma das quais a serem aprendidas, independentemente, por seus predadores.

O exemplo das duas espécies de *Rekoa* estudadas no nosso trabalho seriam compatíveis com a hipótese de Brower e constituiria numa diversidade de aspecto, provavelmente, selecionada por predadores que caçam visualmente por imagem de busca, por exemplo pássaros. Nesses licenídeos, o policromatismo críptico decorrente de diferenças nas condições ambientais das larvas (dieta) apresentaria algumas vantagens em relação aquele geneticamente fixado, onde cada padrão corresponderia a uma variação genética. Em primeiro lugar, não seriam encontrados quaisquer indivíduos em plantas onde não fossem crípticos. Além disso, a polifagia não ficaria dependente dos padrões de coloração existentes como no polimorfismo mas justamente o contrário, o número de padrões de coloração é que seria determinado pelas cores apresentadas pelos botões florais ou inflorescências das plantas hospedeiras utilizadas. Esse policromatismo associado a polifagia, provavelmente, dificultaria a formação de imagem de busca por parte dos predadores.

É interessante notar que a boa camuflagem conseguida pelas espécies de *Rekoa*, mesmo com o hábito polifágico ou oligofágico delas, contrasta com a idéia de que adaptações finas, como estas, seriam características de espécies monófagas (Maschwitz *et al.*, 1984, 1985). Talvez isso seja explicado pelo fato de variações na aparência dentro de uma população serem, frequentemente, consideradas, a priori, como variações genéticas ou polimorfismo, o que nem sempre se verifica. Daí o caso de *Rekoa* parecer tão especial, uma vez que apresentam variação no padrão de cor sem se tratar de um polimorfismo genético; são polífagas mas bastante crípticas e assim protegidas mesmo em plena atividade alimentar, diurna. A seleção natural nessas espécies produziu um mecanismo de determinação de cor que tornou os indivíduos camuflados em quaisquer espécies hospedeiras, ao invés de produzir um ou alguns padrões de coloração, geneticamente fixados, adaptados ao seu substrato alimentar.

Numa população onde as variações não correspondem a diferenças nas freqüências genéticas dos indivíduos mas nas freqüências das plantas hospedeiras (cores de seus botões florais), mesmo que as “formas” mais abundantes fossem removidas com mais intensidade, os sobreviventes substituiriam a população de larvas independente das “formas” anteriormente selecionadas mas dependente do espectro das plantas hospedeiras (coloração floral) nesse período. Assim, quanto maior a diversidade de plantas hospedeiras no local maior deve ser a diversidade de padrões de coloração das larvas e mais difícil a formação de imagem de busca por parte dos predadores.

Possivelmente, a grande diversidade de plantas hospedeiras utilizadas por esses licenídeos, considerada incomum para outras borboletas, pode ser decorrência, em parte, de seu hábito antófago (Robbins & Aiello, 1982) mas sugerimos que também a camuflagem e a natureza não genética da coloração das larvas podem também desempenhar um papel importante na polifagia de insetos como as espécies aqui estudadas.

Comentários finais

Apesar do amplo espectro de plantas hospedeiras de *R. marius*, não houve sobreposição com as plantas hospedeiras de *R. palegon* no local estudado. *R. marius* ocorre, com freqüência, em espécies de plantas portadoras de nectários extra-florais e isto aliado ao fato de utilizarem botões florais como alimento facilitam sobremaneira a sua interação com formigas. Estas se associam mutualisticamente com as larvas de *Rekoa* protegendo-as de predadores e parasitóides e recebendo em troca secreções de açúcares produzidos pelas larvas. As larvas de licenídeos parasitam assim a associação mutualística, primária, existente entre formigas e plantas (Maschwitz *et al.*, 1984). Como consequência as larvas das borboletas, com a proteção das formigas, aumentariam o seu potencial de herbivoria e a sua habilidade competitiva com outros fitófagos.

O hábito antófago, a mirmecofilia e a coloração críptica especial dessas borboletas deve propiciar a elas o sucesso da sua polifagia e consequentemente uma ampla distribuição e grande abundância de suas populações.

Referências bibliográficas

- Atsatt, P. R. 1981a. Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy-free space. *American Naturalist* 118:638-54.
- Atsatt, P. R. 1981b. Ant dependent oviposition by the mistletoe butterfly *Ogyris amaryllis*. *Oecologia* 48:60-3.
- Ballmer, G. R. & Pratt, G. F. 1989. A survey of the last instar larvae of the Lycaenidae (Lepidoptera) of California. *Journal of Research on the Lepidoptera* 27:1-81.
- Bantock, C. R. & Harvey, P. H. 1974. Colour polymorphism and selective predation experiments. *Journal of Biological Education* 8:323-9.
- Brower, L. P. 1958. Bird predation and food plant specificity in closely related procryptic insects. *American Naturalist* 92:183-7.
- Burghart, F. & Fiedler, K. 1996. The influence of diet on growth and secretion behaviour of myrmecophilous *Polyommatus icarus* caterpillars (Lepidoptera: Lycaenidae). *Ecological Entomology* 21:1-8.
- Cott, H. B. 1940. *Adaptive colouration in animals*. Methuen, London.
- Cottrell, C. B. 1984. Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. *Zoological Journal of The Linnean Society* 79:1-57.
- Croze, H. T. 1970. Searching image in carrion crows. *Zeitschrift fuer Tierpsychologie* 5:1-85.
- Downey, J. C. 1962a. Host plant relations as data for butterfly classification. *Systematic Zoology* 11:150-9.
- Downey, J. C. 1962b. Myrmecophily in *Plebejus (Icaricia) icarioides* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomological News* 73:57-66.
- Edmunds, M. 1974. *The defense in animals*. Longman, New York.
- Ehrlich, P. R. & Raven, P. H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586-608.
- Eliot, J. N. 1973. The higher classification of Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology* 28:375-505.

- Emmel, J. F. & Ferris, B. D. 1972. The biology of *Callophrys (Incisalia) fotis bayensis* (Lycaenidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 26:237-44.
- Endler, J. A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology* 11:319-64.
- Fiedler, K. 1994. Lycaenid butterflies and plants: is myrmecophily associated with amplified host plant diversity? *Ecological Entomology* 19:79-82.
- Fiedler, K. 1995. Lycaenid butterflies and plants: Is myrmecophily associated with particular host plants preferences? *Ethology Ecology and Evolution* 7:107-32.
- Ford, E. B. 1975. *Ecological genetics*. Chapman & Hall, London.
- Greene, E. 1989. A diet-induced development polymorphism in a caterpillar. *Science* 243(3):643-6.
- Henning, S. F. 1983. Biological groups with the Lycaenidae (Lepidoptera). *Journal of Entomological Society of South Africa* 46:65-85.
- Herrera, J.; Covarrubias, R. & Opazo, L. 1987. Observaciones sobre larvas de *Phoebis sennae amphitrite* (Feisthamel) 1839 (Lepidoptera). *Acta Entomologica Chilena* 14:183-6.
- Hölldobler, B. 1971. Communication between ants and their guests. *Scientific American* 224:86-93.
- Howe, H. F. & Westley, L. C. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York.
- Kettlewell, H. B. D. 1956. A resumé of the investigations of the evolution of the melanism in the Lepidoptera. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, Sr. B 145:205-10.
- Kettlewell, H. B. D. 1961. The phenomenon of industrial melanism in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* 6:245-62.
- Kitching, R. L. 1983. Myrmecophilous organs of the larvae and pupae of the lycaenid butterfly *Jalmenus evagoras* (Donovan). *Journal of Natural History* 17:471-81.
- Kitching, R. L. & Luke, B. 1985. The myrmecophilous organs of the larvae of some British Lycaenidae (Lepidoptera): a comparative study. *Journal of Natural History* 19:259-76.

- Lambert, P. M. & Hughes, A. J. 1988. Keyword and concepts in structuralist and functionalist biology. *Journal of Theoretical Biology* 133:133-45.
- Malicky, H. 1970. New aspects of the association between lycaenid larvae (Lycaenidae) and ants (Formicidae, Hymenoptera). *Journal of the Lepidopterists' Society* 24:190-202.
- Mariath, H. A. 1982. Experiments on the selection against different colour morphs of a twig caterpillar by a insectivorous birds. *Zeitschrift fuer Tierpsychologie* 60:135-45.
- Maschwitz, U. ; Schroth, M. ; Hanel, H. & Pong, T. Y. 1984. Lycaenids parasitising symbiotic plant-ant partnerships. *Oecologia* (Berlin) 64:78-80.
- Maschwitz, U. ; Schroth, M. ; Hanel, H. & Tho, Y. P. 1985. Aspects of the larval biology of myrmecophilous lycaenids from west Malaysia (Lepidoptera). *Nach. Ent. Vern. Apollo* (Frankfurt) 6:181-200.
- Monteiro, R. F. 1990a. Aspectos ecológicos de teclíneos (Lep. :Lycaenidae) com referência especial à coloração críptica de duas espécies de *Rekoa* Kaye. Tese de doutorado, UNICAMP 90 pp. .
- Monteiro, R. F. 1990b. Cryptic larval polychromatism in *Rekoa marius* Lucas and *R. palegon* Cramer (Lycaenidae:Theclinae). *Journal of Research on the Lepidoptera* 29:77-84.
- Mound, L. A. & Wallof, N. 1978. *Diversity of insect faunas*. Blackwell Scient. Publ. , London.
- Orsak, L. & Whitman, D. W. 1986. Chromatic polymorphism in *Callophrys mossii bayensis* larvae (Lycaenidae); spectral characterization, short-term color shift, and natural morph frequencies. *Journal of Research on the Lepidoptera* 25:188-201.
- Pierce, N. E. 1983. Symbiosis between lycaenid butterfly larvae and ants. PhD thesis, Harvard Univ. , USA.
- Pierce, N. E. 1987. The evolution and biogeography of associations between lycaenid butterflies and ants. Pp. 89-116, in *Evolutionary biology*, Harvey & Partridge (eds.) Oxford Surveys in Evolutionary Biology, vol. 4.
- Pierce, N. E. & Mead, P. S. 1981. Parasitoids as selective agents in the symbiosis between lycaenid butterfly caterpillars and ants. *Science* 211:1185-7.

- Price, P. W. ; Bouton, C. E. ; Grass, P. ; Mcpherson, 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.
- Rand, A. S. 1967. Predator-prey interactions and evolution of aspect diversity. *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica (Zoologia)* 5:73-83.
- Ricklefs, R. E. & O'rourke 1975. Aspect diversity in moths: a temperate-tropical comparison. *Evolution* 29:313-24.
- Robbins, R. K. 1991. Evolution, comparative morphology, and identification of the Eumaeine butterfly genus *Rekoa* Kaye (Lycaenidae: Theclinae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, n. 498 64pp. .
- Robbins, R. K. & Aiello, A. 1982. Food-plant and oviposition records for Panamanian Lycaenidae and Riodinidae. *Journal of the Lepidopterists' Society* 36:65-75.
- Robinson, M. H. 1981. A stick is a stick and not worth eating: on the definition of mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society* 16:15-20.
- Scott, J. A. 1984. The phylogeny of butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea). *Journal of Research on the Lepidoptera* 23:241-81.
- Strong, D. R. ; Lawton, J. H. & Southwood, T. R. E. 1984. *Insects on plants - community patterns and mechanisms*. Blackwell Scient. Publ. , London.
- Vane-Wight, R. I. 1978. Ecological and behavioural origins of diversity in butterflies. *Symposia of Royal Entomological Society of London* 9:56-69.
- Vasconcellos-Neto, J. 1988. Genetics of *Chelimorpha cribaria*, Cassidinae: colour patterns and their ecological meanings. Pp. 217-32, in *Biology of Crysomelidae*, Jolivet, Petitpierre & Hsiao (eds.) Kluwer Acad. Publs. .
- Wickler, W. 1968. *Mimicry in plants and animals*. McGraw-Hill, N. Y.
- Wilson, A. 1985. Flavonoid pigments in marbled white butterfly (*Melanargia galathea*) are dependent on flavonoid content of larval diet. *Journal of Chemical Ecology* 11:1161-79.
- Wilson, A. 1986. Flavonoid pigments and wing color in *Melanargia galathea*. *Journal of Chemical Ecology* 12:49-68.

Wilson, A. 1987. Flavonoid pigments in chalkhill blue (*Lysandra coridon poda*) and other lycaenid butterflies. *Journal of Chemical Ecology* 13 (3): 473-493.

Endereço

RICARDO MONTEIRO

Universidade Federal do Rio de Janeiro
IB - Departamento de Ecologia, CP 68020,
Ilha do Fundão, CEP 21941-590
Rio de Janeiro - Brasil.
e-mail: monteiro@biologia.ufrj.br