



UFRGS
UNIVERSIDADE FEDERAL
DO RIO GRANDE DO SUL



INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

LUAN DIAS LIMA

**O PAPEL DOS HIDROCARBONETOS CUTICULARES EM INTERAÇÕES
SIMBIÓTICAS ENTRE MIRMECÓFILOS E FORMIGAS**

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

PORTO ALEGRE

2020

**O PAPEL DOS HIDROCARBONETOS CUTICULARES EM INTERAÇÕES
SIMBIÓTICAS ENTRE MIRMECÓFILOS E FORMIGAS**

LUAN DIAS LIMA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Área de concentração: Biologia e Comportamento Animal.

Orientador: Prof. Dr. Lucas Augusto Kaminski.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

PORTO ALEGRE

2020

**O PAPEL DOS HIDROCARBONETOS CUTICULARES EM INTERAÇÕES
SIMBIÓTICAS ENTRE MIRMECÓFILOS E FORMIGAS**

LUAN DIAS LIMA

Aprovada em 30 de abril de 2020.

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Geraldo Luiz Gonçalves Soares (UFRGS)



Profa. Dra. Viviane Gianluppi Ferro (UFRGS)



Prof. Dr. Fábio Santos do Nascimento (USP)

Dedico esta tese aos meus pais
Lucélia e Roseval, ao meu irmão Marcus,
minha avó Cenilda e minha tia Eleuza, meus
melhores exemplos.

EPÍGRAFE

“The universe is an extremely beautiful place, and the more we understand about it the more beautiful does it appear.” — Richard Dawkins

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao meu orientador Professor Lucas Augusto Kaminski por aceitar me orientar sem me conhecer, pelas discussões e correções envolvendo os trabalhos, incentivo, ajuda em campo e entusiasmo sempre.

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pela oportunidade, pelo ensino gratuito e de qualidade e pelos recursos que possibilitaram as coletas.

À CAPES pela bolsa de doutorado, sem a qual eu não teria condições de realizar essa pós-graduação.

Aos meus coautores Professores Laura Carolina Leal de Sousa, Fábio Santos do Nascimento e ao meu antigo coorientador José Roberto Trigo (*in memoriam*) por todo o suporte e exemplo de cientistas, assim como a Diego Santana Assis pela ajuda no desenvolvimento do terceiro capítulo.

À minha mãe Lucélia Aparecida Dias Lima, ao meu pai Roseval Ferreira Lima, ao meu irmão Marcus Henrique Dias Lima, minha avó Cenilda Casaroti Dias e a minha tia Eleuza Ferreira Lima pelo incentivo, apoio durante toda minha vida e por acreditarem em meu potencial.

Aos membros da minha banca de acompanhamento, qualificação e doutorado Professores Dirleane Ottonelli, Geraldo Luiz Gonçalves Soares, Paula Beatriz de Araújo e Viviane Gianluppi Ferro pelas valiosas sugestões e discussões.

Aos Professores Tristram Wyatt pela ajuda com material recente e revisão do primeiro capítulo da tese e John Alcock por disponibilizar uma foto sua para publicação no primeiro anexo.

À Natália Pinheiro Sommer por todo apoio, pelos bons momentos dentro e fora da universidade por sempre estar disposta a animar meu dia, a comemorar e me ajudar com a saúde mental.

À Carla Andressa Marques da Silva por toda a parceria e companhia de sempre e por ser minha família em Porto Alegre.

Aos meus amigos Rafael Deboleto Rodriguez Cristaldo, Renan da Silveira Rodrigues, Jeferson Azevedo Silva Santos, João Paulo dos Santos Vieira de Alencar, Gláucio Lazari e Otaviano Ferreira do Nascimento Neto por sempre estarem presentes não importando a distância e pelos bons momentos fora do meio acadêmico.

Aos meus amigos que não falam, Sansão (*in memoriam*), Fred, Leona e Dobby por sempre se manterem por perto e por não terem paciência de esperar eu terminar alguma atividade para fazermos algo juntos e assim auxiliarem no processo de eu me tornar mais eficiente.

Ao conterrâneo Gabriel Nakamura de Souza por abrir sua casa para mim em Porto Alegre e pela valiosa ajuda no primeiro ano de doutorado.

Ao Sci-hub e Researchgate que me possibilitaram ter acesso a uma quantidade maior de estudos para escrever essa tese.

Ao Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO) pela autorização para coleta e transporte de espécimes (Nº 62345-1).

Ao Marcelo Andrade (Estação Ecológica Serra das Araras), Gerson Mainardi e Francisco “Chico” (Parque Natural Municipal Saint’Hilaire) por permissão e suporte logístico durante os trabalhos de campo.

À Ana Paula Moraes Goetz, Camila Da Silva Goldas, Carolina Veronese Corrêa da Silva, Guilherme Oyarzabal, Hélio Soares Júnior e por apoio técnico durante trabalhos de campo e/ou identificação de família de um inseto parasitoide e fotos.

Ao meu time (*Ursalien*) dos festivais composto por Marluci Müller Rebelato, Cristiano Marcondes Pereira, Daniel Ludwig Sphor, Marcos Müller Rebelato, Otávio Lavarda Pivotto, Rochele Zimmermann, Geise Bernardo, Pâmela Melo da Luz, Vinícius Yuri Kingeski Ferri, Debora Wolff Bordignon, Raphael Idalgo Mena, Rafael Wolter Martell, Isadora Brauner Lobato, Lucas Gestaro da Silva, Pedro Segalla, Nicolás Heldt, Débora Knauth, Tatiana Heck, Magda Martins e Lisandra Dias por me mostrarem como enxergar o mundo com outros olhos e pelas raves que funcionaram como terapia, o que era tudo que eu precisava para sair de um momento difícil e me motivar a finalizar essa tese.

Aos meus familiares Maria das Graças da Silva, Natalino Paulino da Silva e Cassiano Fernandes da Silva pelo apoio durante as idas ao Mato Grosso para coletas e experimentos.

Aos diretores do Laboratório de Morfologia e Comportamento de Insetos, Laboratório de Ecologia de Insetos e Laboratório de Helminologia, Professores Gilson Moreira, Helena Piccoli Romanowski e Cláudia Calegaro Marques, respectivamente, por disponibilizarem a estrutura de seus laboratórios e estarem dispostos a ajudar.

Aos colegas dos laboratórios (alguns que se tornaram amigos) José Ricardo Assmann Lemes, Lady Carolina Casas Pinilla, Riuler Corrêa Acosta, Júlia Fochezato, Juliane Bellaver, Diego da Silveira Martins, Marcelo Felipe Vargas, Rosângela Brito, Denis Santos da Silva, Gabriela Thomaz, Guilherme Atencio, Carla Almeida, Leandro Duarte e Demitreo Machado

que sempre estiveram dispostos a ajudar, além dos momentos compartilhados dentro e fora da universidade.

À Flora Dresch pela oportunidade de uma orientação de iniciação científica e me proporcionar aprender a ensinar.

Aos Professores do meu estado, William Fernando Antonialli Junior e Claudia Andrea Lima Cardoso por estarem sempre dispostos a ajudar com o desenvolvimento da tese.

Em resumo, espero não ter deixado de mencionar ninguém e alguns poderiam ser encaixados em mais de um agradecimento, mas sou grato a todos que contribuíram diretamente ou indiretamente durante o período do doutorado.

A todos, muito obrigado!

SUMÁRIO

RESUMO	5
ABSTRACT.....	6
INTRODUÇÃO GERAL.....	7
PARTE I – ECOLOGIA QUÍMICA TEÓRICA.....	25
CAPÍTULO 1 Chemical cues doi: 10.1007/978-3-319-47829-6_842-1.....	26
CAPÍTULO 2 Chemical strategies mediated by cuticular compounds in myrmecophilous organisms: a systematic review.....	33
PARTE II – ECOLOGIA QUÍMICA EXPERIMENTAL.....	107
CAPÍTULO 3 The adaptive significance of chemically insignificant cues in the symbiosis between caterpillars and ants on plants.....	108
CAPÍTULO 4 Chemical convergence in a guild of facultative ant-tended caterpillars and host plants.....	148
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	183
ANEXOS.....	187
ANEXO 1 Camouflage doi: 10.1007/978-3-319-47829-6_698-1.....	188
ANEXO 2 Folivory and weak ant association by lycaenid caterpillars in a host tree in the subtropical Atlantic Forest.....	212

2 RESUMO

3

4 As formigas são insetos sociais que utilizam pistas e sinais químicos para
5 orientação, reconhecimento e comunicação, principalmente os hidrocarbonetos
6 cuticulares (HCs). Para lidar com formigas, organismos que convivem com elas
7 (mirmecófilos) apresentam estratégias químicas baseadas nos HCs que podem ser de
8 semelhanças adaptativas como mimetismo ou camuflagem ou não envolverem
9 semelhanças adaptativas, como na insignificância ou na ausência de convergência dos
10 compostos. Em Lepidoptera, a mirmecofilia é difundida em duas famílias de borboletas:
11 Lycaenidae e Riodinidae. Os objetivos desta tese foram: definir o termo “pistas
12 químicas” e resumir seus aspectos principais e como podem ser usadas por organismos
13 e evoluírem para “sinais químicos”; descrever e avaliar a similaridade dos perfis de HCs
14 e estratégias químicas de organismos mirmecófilos tais como a camuflagem,
15 insignificância e mimetismo e formigas em interações facultativas e/ou obrigatórias.
16 Para isso foram realizadas revisões de literatura, estudos experimentais e análises
17 químicas. Assim, através de revisão de literatura o termo “pistas químicas” foi definido
18 e diferenciado de sinais químicos demonstrando sua importância para todos os
19 organismos. Uma revisão sistemática foi realizada e revelou a importância da dieta e
20 comportamento dos mirmecófilos em suas estratégias químicas e evidenciou que uma
21 perspectiva multitrófica e comportamental deveria ser adotada pois pode demonstrar sua
22 origem e como ela é afetada. A dieta se foi essencial para casos de mimetismo químico
23 e camuflagem química. Apesar disso e de vários estudos sugerirem a importância da
24 dieta nas estratégias químicas, uma abordagem multitrófica ainda é pouco usada.
25 Utilizando uma abordagem multitrófica e comportamental com algumas larvas de
26 borboletas das famílias Lycaenidae e Riodinidae foram realizadas análises químicas e
27 experimentos e assim encontrada uma estratégia rara em casos de mutualismo, a
28 insignificância química evidenciando com pode ser importante para táxons que
29 interagem com formigas. Além disso, foi sugerido que algumas lagartas utilizam
30 camuflagem química para conviverem com formigas, além de uma nova estratégia
31 química ser proposta. Com as conclusões apresentadas almejamos que futuros estudos
32 sejam analisados com uma abordagem multitrófica e comportamental.

33

34 **Palavras-chave:** Pistas químicas; Camuflagem química; Compostos cuticulares;
35 Insignificância química; Mimetismo químico; Mirmecófilos.

36 **ABSTRACT**

37

38 Ants are social insects that use chemical cues and signals for orientation,
39 recognition, and communication, mainly cuticular hydrocarbons (CHCs). To deal with
40 ants, some organisms that interact with them (myrmecophilous) are able to use chemical
41 strategies based on CHCs that can be of adaptive resemblances such as mimicry or
42 camouflage or are not of adaptive resemblances as in insignificance or the absence of
43 convergence of the cuticular compounds. In Lepidoptera, the myrmecophily is
44 widespread in two butterfly families: Lycaenidae and Riodinidae. The aims of this
45 thesis were: to define the term “chemical cues” and summarize their main aspects and
46 how they are used by organisms and evolve as chemical signals; to describe and assess
47 the similarity of CHCs’ profiles and the myrmecophilous’ chemical strategies mediated
48 by CHCs such as camouflage, insignificance and mimicry and ants involved in
49 facultative and/or obligate interactions. For this, we performed a literature review,
50 experimental studies, and chemical analysis. We defined “chemical cues” after the
51 literature review and distinguished it from chemical signals demonstrating their
52 importance for all organisms. A systematic review was performed and revealed the
53 importance of the diet and behavior of myrmecophilous in their chemical strategies and
54 that a multitrophic and behavioral approach should be used as it can demonstrate its
55 origin and how it is affected. The diet was essential for cases of chemical mimicry and
56 chemical camouflage. Despite this and several other studies showing the importance of
57 the diet in the chemical strategies, a multitrophic approach is still little used. Using a
58 multitrophic and behavioral approach with some caterpillars of the families Lycaenidae
59 and Riodinidae it was found a rare chemical strategy in mutualism, the chemical
60 insignificance that can be important for other groups that interact with ants. Moreover, it
61 was shown that some caterpillars use chemical camouflage to coexist with ants in
62 addition to proposing a new chemical strategy. We wish that with our conclusions
63 showed here future studies use a multitrophic and behavioral approach.

64

65 **Keywords:** Chemical cues; Chemical camouflage; Chemical insignificance; Chemical
66 mimicry; Cuticular compounds; Myrmecophilous.

67

68 INTRODUÇÃO GERAL

69

70

71

72

73

74

75

76

77

78

A comunicação é inerente à vida em todos os seus níveis de organização, desde organelas, células, órgãos e indivíduos, de uma maneira que sem ela as sociedades não poderiam ter surgido (Martin & Drijfhout 2009; Richard & Hunt 2013). No contexto social, a comunicação é necessária para delinear os seus membros, coordenar atividades e identificar castas ou indivíduos e seus respectivos papéis na sociedade (Richard & Hunt 2013). A informação é transferida através de sinais que podem ser acústicos, elétricos, químicos, táteis e visuais, variando de importância de acordo com o universo sensorial e habilidade cognitiva dos organismos emissores e receptores (*e.g.*, Steiger et al. 2010; Hayashi et al. 2017).

79

80

81

82

83

Uma das formas mais simples e primordiais de perceber e ser percebido é através de compostos químicos que constituem as estruturas orgânicas (Wyatt 2014). Existem organismos (receptores) que evoluem a capacidade para interpretar compostos químicos como informação que ocorrem em superfícies vivas ou inanimadas (emissores) (Leonhardt et al. 2016) (Fig. 1, Início).

84

85

86

87

88

89

90

Esses compostos podem ser pistas químicas quando estão presentes no ambiente mesmo que não tenham evoluído no emissor para essa função e não são emitidas intencionalmente (Leonhardt et al. 2016) (Fig. 1, Percepção). Nos seres vivos as pistas químicas podem evoluir para sinais químicos quando compostos adquirem uma função sinalizadora e são emitidos intencionalmente, funcionando porque também houve uma evolução dos organismos receptores e por isso ocorre a comunicação (Wyatt 2014; Leonhardt et al. 2016; Nielsen 2017; Elgar 2019) (Fig. 1, Comunicação).

91

92

93

94

95

96

97

A superfície dos organismos pode ser percebida por outros organismos de acordo com o universo sensorial, nesse sentido as cutículas dos insetos são órgãos semânticos (ver Kleisner 2015). Na cutícula de insetos e plantas existem compostos chamados de hidrocarbonetos cuticulares (HCs) formados apenas por átomos de hidrogênio e carbono que têm a função primária de evitar a dessecação e proteção, além de conterem informação que pode ser percebida por um receptor (Chung & Carroll 2015; Barbero 2016) (Figs. 2 e 3).

98

99

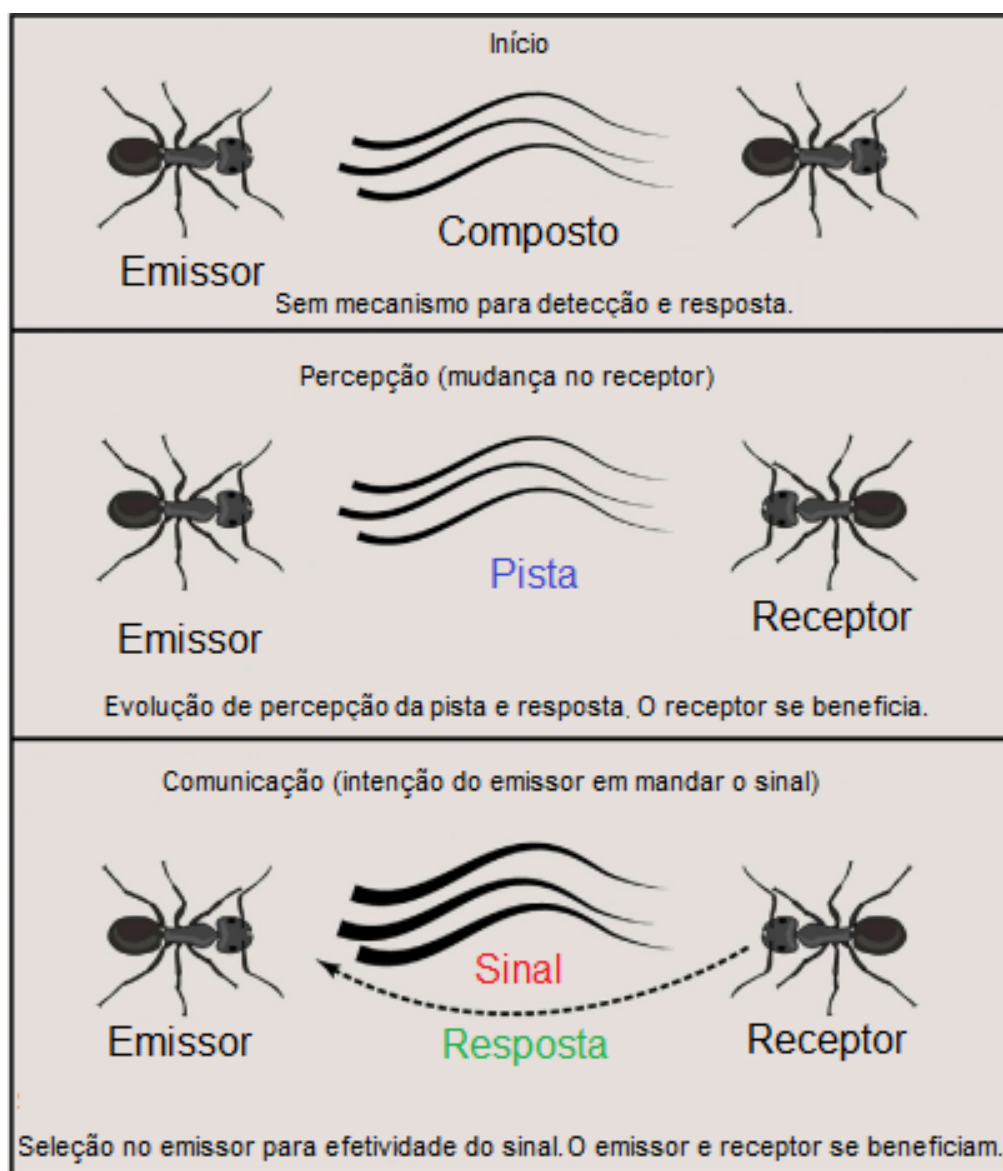
100

101

102

Os HCs de insetos são de cadeia longa (principalmente alcanos, alcenos e alcanos ramificados) e formigas os utilizam como pistas químicas que atuam no reconhecimento de companheiros de ninho (Vander Meer & Morel 1998; Blomquist & Bagnères 2010; Wyatt 2014; Chung & Carroll 2015) (ver Fig. 3).

103



104

105

106

107

108

109

110

111

112

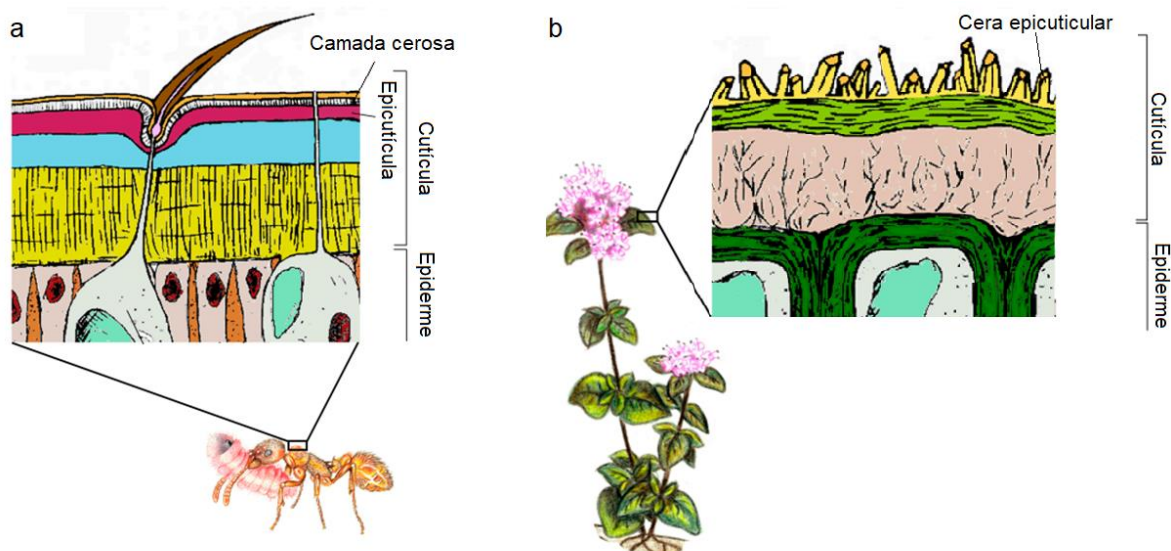
113

114

115

Figura 1. Esquema representando a evolução de um composto para pista química e para sinal. Inicialmente, compostos não são emitidos intencionalmente por um indivíduo (emissor) e não detectados por outro indivíduo. Se um outro indivíduo (receptor) evolui a capacidade para perceber compostos emitidos não intencionalmente e se beneficia da informação o composto se torna uma pista química. Se há uma vantagem adicional para o emissor de receber informação recíproca, é selecionado no emissor um mecanismo de liberação intencional da pista que se torna um sinal químico e obtêm resposta chegando a “comunicação verdadeira”. Imagem modificada de © Leonhardt et al. (2016) com permissão de Elsevier.

116



117

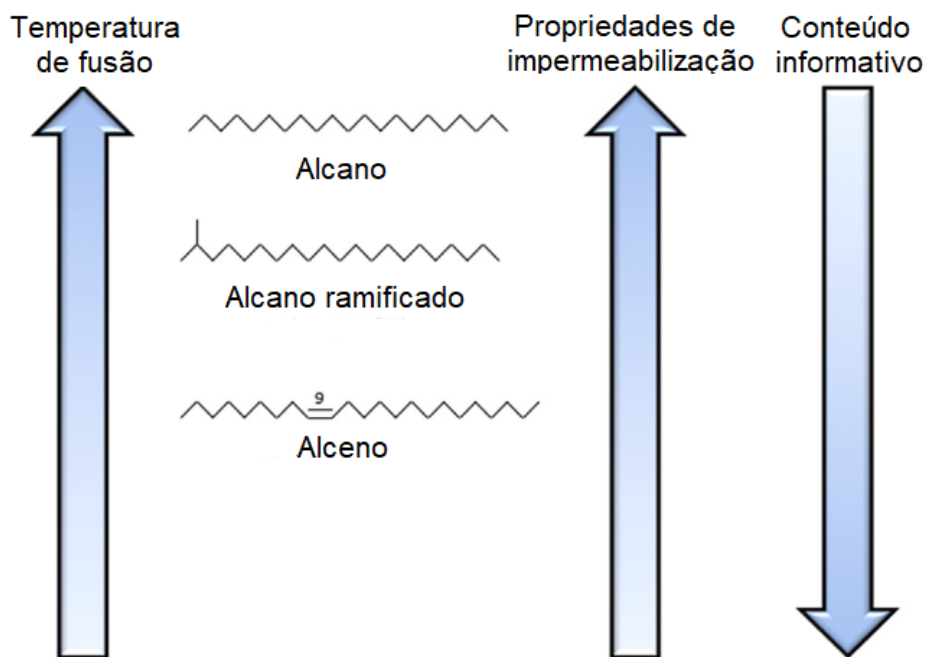
118 Figura 2. Esquema cuticular de insetos (a) e plantas (b). Imagem modificada de
 119 © Barbero (2016) licenciada por Creative Commons.

120

121 As formigas, devido ao papel chave dos HCs para a integração das colônias, têm
 122 sido muito estudadas como modelos em ecologia e evolução dos HCs (Lenoir et al.
 123 2001; Akino 2008). As formigas possuem uma ampla distribuição geográfica e estão
 124 presentes em basicamente todos os continentes, com apenas alguns lugares não
 125 contendo formigas nativas como Antártida, Groelândia, Islândia, leste de Tonga e
 126 algumas das mais remotas ilhas dos oceanos Antlântico e Índico (Hölldobler & Wilson
 127 1990; Barbero 2016). Adicionalmente, formigas representam os dispersores primários
 128 de sementes, os principais herbívoros de seus ecossistemas e os principais predadores de
 129 outros insetos ou pequenos invertebrados (Barbero 2016).

130 No entanto, mesmo podendo atuar como predadores, alguns organismos
 131 conseguem utilizar o código químico das formigas para assim manterem interações
 132 específicas com elas chamadas de mirmecófilas, um termo que vem do grego e significa
 133 literalmente “amor às formigas” (Hölldobler & Wilson 1990; Akino 2008).

134 Essas relações podem ser classificadas de acordo com os custos e benefícios da
 135 interação para o *fitness* da colônia, sendo comensal quando o custo é neutro para as
 136 formigas e positivo para os mirmecófilos, mutualista quando é mutuamente positivo
 137 para as formigas e mirmecófilos e parasita social quando é negativo para as formigas e
 138 positivo para os mirmecófilos (Hölldobler & Wilson 1990; Blomquist & Bagnères
 139 2010; Ricklefs & Relyea 2014) (Fig. 4).



140

141 Figura 3. Temperatura de fusão de hidrocarbonetos cuticulares (HCs) são
 142 diretamente correlacionadas com propriedades de impermeabilização, mas inversamente
 143 correlacionadas com conteúdo informativo. Imagem modificada de © Chung & Carroll
 144 (2015) licenciada por Creative Commons.

145

146 Exemplos de organismos que possuem relação de mutualismo com formigas
 147 podem ser os que secretam substâncias calóricas que formigas se alimentam e
 148 consequentemente são protegidos em uma interação chamada de trofobiose (Gibernau &
 149 Dejean 2001). Organismos comensais com formigas podem ser, por exemplo, aqueles
 150 que vivem em seus ninhos e se alimentam de seu lixo como ocorrem em ácaros
 151 (Hölldobler & Wilson 1990). Parasitas podem ser organismos que infiltram os ninhos de
 152 formigas para se alimentar de sua prole, como pode ocorrer com lagartas de borboletas
 153 que são parasitas sociais (*e.g.*, Akino et al. 1999).

154

155 Em Lepidoptera a mirmecofilia ocorre em apenas duas famílias de borboletas
 156 (Lycaenidae e Riodinidae). Evidências indiretas com base na reconstrução de caracteres
 157 ancestrais estima uma origem antiga de mais de 80 milhões de anos (Espeland et al.
 158 2018). Evidência direta de uma lagarta mirmecófila fóssil em âmbar dominicano
 159 mostram que complexas adaptações morfológicas existem há pelo menos 15 milhões de
 160 anos em Riodinidae (DeVries & Poinar 1997). O grau de interação com as formigas do
 161 ponto de vista das larvas pode ser dividido basicamente em: 1) mirmecofilia obrigatória,
 com alto grau de especificidade e imaturos vivendo intimamente associados com

162 formigas e dependentes dessas relações para sobrevivência em campo e 2) mirmecofilia
163 facultativa, com imaturos mantendo relações casuais com formigas, mas não
164 dependendo delas para sobreviver em campo (Pierce et al. 2002; Stadler & Dixon 2008;
165 Gullan & Cranston 2014). As interações facultativas ou com baixo nível de
166 mirmecofilia são a maioria, enquanto interações obrigatórias são menos frequentes
167 (Fiedler 1997).

168 Todos os estágios de vida de uma borboleta mirmecófila podem interagir com
169 formigas dependendo do grau de mirmecofilia, mas o fazem principalmente no estágio
170 larval que possuem adaptações morfológicas chamados de órgãos mirmecofílicos ou
171 *ant-organs* para o convívio com formigas (Fiedler 1991, 1997; Stadler & Dixon 2008).
172 Dentre as principais adaptações se destacam as unidades glandulares epidérmicas
173 microscópicas conhecidas como órgãos perfurados em forma de cúpula (PCOs), um par
174 de glândulas eversíveis chamadas de órgãos tentaculares (TOs) e uma glândula
175 produtora de néctar chamadas de órgão nectário dorsal (DNO), encontrados na maioria
176 das larvas de Lycaenidae que se associam com formigas (Pierce et al. 2002). Em
177 Riodinidae, as espécies mirmecófilas possuem PCOs, órgãos tentaculares anteriores
178 (ATOs) que secretam compostos voláteis e órgãos nectários tentaculares (TNOs) que
179 secretam substâncias nutritivas (análogos aos TOs e DNOs de Lycaenidae) (DeVries
180 1988, 1997). Além desses órgãos mirmecofílicos, as lagartas desenvolveram uma série
181 de adaptações (*e.g.*, comportamento, pistas químicas como os HCs, sinais acústicos)
182 para alarmar, atrair, enganar ou apaziguar formigas (Malicky 1970; Casacci et al. 2019).

183 A região Neotropical possui uma assembleia peculiar de borboletas mirmecófilas
184 compostas por linhagens antigas e recentes que chegaram há pouco tempo (Brown
185 1993; Talavera et al. 2016). Os Lycaenidae são representados por apenas três linhagens
186 que colonizaram o continente recentemente, Lycaeninae, Polyommatae e Theclinae
187 (Eumaeini), geralmente com espécies associadas facultativamente com formigas ou não-
188 mirmecófilas (*e.g.*, Silva et al. 2011, 2014; Kaminski et al. 2012). Por outro lado,
189 Riodinidae é uma linhagem quase exclusivamente Neotropical que evoluiu nesse
190 continente e possui comparativamente uma preponderância de espécies associadas
191 obrigatoriamente com formigas (*e.g.*, Kaminski 2008; Kaminski et al. 2013). A
192 mirmecofilia em Riodinidae ocorre em várias linhagens, principalmente nos integrantes
193 das subtribos Eurybiini e Nymphidiini (Harvey et al. 1987; DeVries 1991, 1997;
194 Kaminski et al. 2013).

195 As espécies de formiga que participam de interações com larvas de borboleta
196 pertencem a 54 gêneros de seis subfamílias (Fiedler 2001; Fiedler 2012) e existem
197 evidências que os compostos químicos podem mediar essas interações (Hölldobler &
198 Wilson 1990; Fiedler 1991; Fiedler et al. 1996). Para ter êxito em suas interações com
199 formigas, as lagartas mirmecófilas manipulam o comportamento de formigas
200 suprimindo seus comportamentos de agressão (apaziguamento) por meio de sinais
201 acústicos, químicos, tácteis e recompensas nutritivas simultaneamente explorando isso
202 como uma forma de defesa contra inimigos naturais (Fiedler et al. 1996; Pierce et al.
203 2002; Stadler & Dixon 2008).

204 Embora as interações sejam detectáveis por meio de observações
205 comportamentais, o real papel dos compostos químicos nas interações ainda é pouco
206 conhecido e especulativo. Por exemplo, não existe uma diferenciação conceitual
207 adequada sobre a importância da camuflagem química (*chemical camouflage* em inglês)
208 e tampouco do mimetismo químico (*chemical mimicry*) ou da insignificância química
209 (*chemical insignificance*) nestas interações. Portanto, o reconhecimento preciso destes
210 fenômenos é de fundamental importância para um melhor entendimento da ecologia e
211 evolução das interações entre larvas e formigas.

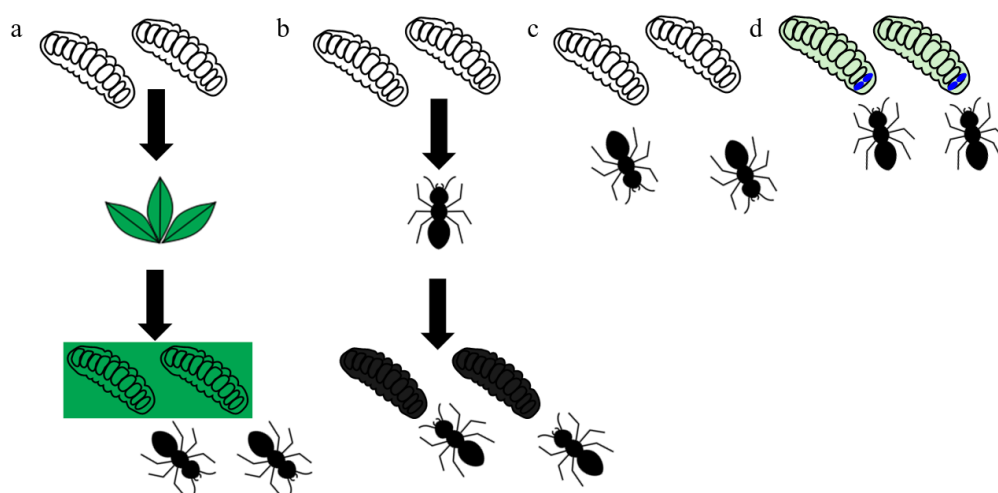
212 De acordo com a revisão de von Beeren et al. (2012) há estratégias com
213 semelhança adaptativa como camuflagem química, onde o emissor (mirmecófilo, nesse
214 caso) não é detectado por suas pistas combinarem com o ambiente e não causa nenhuma
215 reação no receptor (formigas, neste caso) (Fig. 4a) e mimetismo químico, onde o
216 mímico é detectado e causa uma reação no receptor (Fig. 4b). Para esses autores ainda
217 há a insignificância química, que é uma estratégia que não se baseia em semelhança
218 adaptativa, onde os organismos suprimem suas pistas químicas e não são detectados
219 pelo receptor (Fig. 4c). Uma outra situação que não se baseia em semelhança adaptativa
220 é a ausência de convergência (seja com o pano de fundo, formigas, etc.) uma vez que
221 que formigas são capazes de aprender os perfis químicos cuticulares de parceiros
222 mutualistas (*i.e.*, Hojo et al. 2014) ou de recompensas alimentares (*e.g.*, Bos et al. 2010)
223 (Fig. 4d).

224 Entre as relações de licenídeos, riodinídeos e formigas há poucos estudos no
225 tocante ao estratégia química mediada pela composição de HCs de suas cutículas.
226 Porém, estes estudos demonstraram que estes fatores são importantes nas interações
227 intraespecíficas entre borboletas e formigas. Por exemplo, operárias da formiga
228 *Pristomyrmex punctatus* (Smith, 1860) aprendem a associar os HCs da larva de

229 *Narathura japonica* (Murray, 1875) que produz secreções como recompensas calóricas,
 230 mas não fazem o mesmo com as larvas de *Lycaena phlaeas* (Linnaeus, 1761)
 231 (Lycaenidae) que não produzem secreções, embora sejam da mesma família (Hojo et al.
 232 2014).

233 *Feniseca tarquinius* (Fabricius, 1793) (Lycaenidae) utiliza a camuflagem
 234 química enquanto lagarta e a insignificância química enquanto pupa (Youngsteadt &
 235 DeVries 2005; Lohman et al. 2006). Já *Lycaeides argyrognomon* (Bergsträsser, 1779) e
 236 *Lycaeides subsolanus* (Eversmann, 1851), licenídeos com interação mutualista
 237 facultativa com formigas não apresentam convergência de seus compostos com
 238 formigas (Ômura et al. 2009; Ômura et al. 2012; Mizuno et al. 2018).

239



240

241 Figura 4. Exemplos de estratégias químicas e relações utilizando lagartas
 242 mirmecófilas e formigas como modelo. a) camuflagem química: lagartas mirmecófilas
 243 (emissoras) se alimentam de uma planta que adquirem as pistas químicas e não são
 244 detectadas por suas pistas combinarem com o ambiente, não causando nenhuma reação
 245 nas formigas (receptoras); b) mimetismo químico: lagartas mirmecófilas (emissoras) se
 246 alimentam de formigas (receptoras) que adquirem as pistas químicas e são detectadas
 247 causando uma reação nas formigas receptoras em uma relação de parasitismo; c)
 248 insignificância química: lagartas mirmecófilas (emissoras) suprimem suas pistas
 249 químicas e não são detectadas pelas formigas receptoras; d) ausência de convergência:
 250 lagartas mirmecófilas (emissoras) podem oferecer recurso alimentar (em azul) que
 251 formigas (receptoras) podem aprender e assim se alimentar e cuidar das lagartas em
 252 uma relação de mutualismo.

253 Outra estratégia que pode ocorrer é o mimetismo químico. Akino et al.
254 (1999), por exemplo, demonstraram que a borboleta *Phengaris* (= *Maculinea*) *rebeli*
255 (Hirschke, 1904) (Lycaenidae) utiliza o mimetismo químico para ter sucesso em
256 parasitar colônias da formiga *Myrmica schencki* Viereck, 1903. Da mesma maneira,
257 outras espécies de parasitas sociais do gênero *Phengaris* podem possuir um perfil de
258 HCs médio entre duas espécies de formigas, o que as possibilita em alguns casos
259 parasitar ambas espécies (Elmes et al. 2002; Schlick-Steiner et al. 2004; Nash et al.
260 2008)

261 As larvas de *Phengaris nausithous* (Bergsträsser, 1779) mimetizam os sinais
262 químicos da prole de *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758) para serem adotadas na colônia
263 por forrageiras (Solazzo et al. 2015). Outras espécies de *Phengaris* utilizam o
264 mimetismo químico para conseguir infiltrar colônias de formigas (e.g., Schönrogge et
265 al. 2004; Thomas et al. 2013; Witek et al. 2013). A maioria destes estudos são de
266 espécies parasitas sociais em Lycaenidae, ou seja, casos muito especiais e restritos de
267 mirmecofilia. No entanto, a maior parte dos sistemas mirmecófilos são trofobióticos
268 mutualistas facultativos e/ou obrigatórios e para estes tipos de interações praticamente
269 inexistem dados publicados. Por exemplo, o trabalho de Inui et al. (2015), que
270 investigam o perfil de HCs de três espécies de *Arhopala* (Lycaenidae), encontrando uma
271 grande variação de estratégias químicas associadas com a interação com plantas e
272 formigas diferentes.

273 Resumindo, o estado da arte da interface química das interações mirmecófilas é
274 incipiente, restrita a espécies de Lycaenidae e completamente desconhecida para
275 Riodinidae. Não se sabe como são os padrões de HCs de espécies mutualistas com
276 mirmecofilia obrigatória e sua importância, além de pouco ser conhecido sobre
277 insignificância química em lagartas. Um outro fator é que a camuflagem química pode
278 ocorrer de uma maneira similar ao descrito para uma cigarrinha (Hemiptera:
279 Membracidae) com mirmecofilia facultativa (Silveira et al. 2010). Neste caso o perfil de
280 HCs da cigarrinha é semelhante ao da planta hospedeira (camuflagem química), i.e., a
281 formiga não ataca a cigarrinha porque não a reconhece como uma presa potencial.

282 Hortal et al. (2015) abordam os sete principais déficits para o melhor
283 conhecimento da biodiversidade e o estudo das interações entre larvas de borboletas e
284 formigas tem um grande potencial para suprir déficits que abordam a falta de
285 conhecimento sobre os atributos das espécies e suas funções ecológicas, assim como das
286 interações das espécies, seu efeito na sobrevivência e valor adaptativo das mesmas. Isso

287 é possível examinando o papel dos HCs nas interações entre larvas de borboletas e
288 formigas devido a uma origem e evolução em sistemas multitróficos de interações
289 (Kaminski et al. 2010).

290 Para tal, pretendeu-se estudar de maneira comparativa sistemas mirmecófilos
291 que incluem espécies de borboletas com diferentes graus de interação com formigas,
292 desde espécies com interação facultativas a obrigatórias. Os perfis de HCs das larvas
293 foram comparados com os de suas plantas hospedeiras e formigas associadas com o
294 intuito de decifrar o papel da camuflagem química, da insignificância química e do
295 mimetismo químico como mecanismos de exploração e inserção nas sociedades das
296 formigas.

297 O projeto da presente tese de Doutorado foi concebido e motivado pelas
298 questões geradas nos estudos com mirmecófilos (especialmente as lagartas) citados
299 anteriormente, e também pela oportunidade de estudar um sistema borboleta-formiga
300 que fosse manipulável experimentalmente, além da ausência de estudos de ecologia
301 química de lagartas mirmecófilas da região Neotropical.

302 A partir de levantamento bibliográfico para se delinear o projeto de pesquisa
303 inicialmente, testamos as hipóteses (I) de que ocorre maior similaridade dos perfis de
304 HCs entre larvas de borboletas e formigas com interações obrigatórias do que em
305 facultativas; (II) larvas de borboletas com interações mirmecófilas facultativas utilizam
306 química críptica dos compostos de suas plantas hospedeiras; (III) larvas de borboletas
307 com interações mirmecófilas obrigatórias utilizam mimetismo químico e (IV) larvas em
308 interações obrigatórias possuem maior quantidade de alcanos lineares e ramificados e
309 alcenos, que são os principais compostos utilizados por formigas para reconhecimento
310 (*e.g.*, van Zweden & d’Ettorre 2010).

311

312 **Objetivos gerais**

313

314 Definir o termo “pistas químicas” e resumir seus aspectos principais e como são
315 usadas por organismos;

316 Descrever e avaliar a similaridade dos perfis de HCs de algumas larvas de
317 borboletas das famílias Lycaenidae e Riodinidae, formigas e plantas envolvidas em
318 interações facultativas e/ou obrigatórias;

319 Verificar a existência de estratégias químicas de organismos mirmecófilos
320 mediadas por HCs tais como a camuflagem, insignificância e mimetismo;

321 **Organização da tese**

322

323 Esta tese abordou o papel dos hidrocarbonetos cuticulares nas interações
324 simbióticas entre organismos que convivem com formigas (mirmecófilos) e é composta
325 por duas partes: (I) Ecologia química teórica e (II) Ecologia química experimental, cada
326 uma com dois capítulos. No Capítulo 1 foi apresentada uma visão geral sobre as pistas
327 químicas e dada uma definição para o que são e como são usadas em todos os
328 organismos. A definição de termos como as pistas químicas é importante para a
329 comunicação de pesquisadores para saberem que estão falando da mesma coisa e para
330 avanços no conhecimento. Esse capítulo seria ideal para quem não trabalha com o
331 assunto, bem como quem inicia nos estudos da ecologia química ou trabalha há algum
332 tempo e gostaria de revisar alguns conceitos. O trabalho foi publicado como verbete
333 (capítulo) na *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*.

334 No Capítulo 2 as estratégias em que organismos utilizam algumas pistas
335 químicas abordadas no Capítulo 1, principalmente os hidrocarbonetos cuticulares
336 (HCs), foram revisadas em interações com formigas. A importância de se revisar esses
337 estudos é que foi possível aplicar uma padronização na nomenclatura das estratégias
338 químicas (o que causa confusão na literatura), apontar direções futuras do que pode ser
339 realizado nessa parte da ecologia química, casos pouco explorados e lacunas no
340 conhecimento, bem como concluir como a dieta e o comportamento podem ser
341 essenciais para se elucidar as estratégias químicas dos mirmecófilos. Este capítulo
342 ampliou os objetivos iniciais da tese, bem como modificou as hipóteses iniciais, sendo
343 este o artigo de qualificação do candidato que será submetido como artigo de revisão
344 para uma revista científica.

345 Na parte II, sobre ecologia química experimental, há o Capítulo 3 onde foram
346 estudadas lagartas de duas espécies da família Riodinidae, um dos grupos com
347 estratégias químicas pouco estudadas mencionados no Capítulo 2, nesse caso sendo
348 estudada pela primeira vez a estratégia química dessas lagartas para lidar com formigas.
349 Esse capítulo enfatizou a estratégia química que lagartas podem utilizar para
350 conviverem com formigas juntamente aos seus sinais químicos e como são importantes
351 para se compreender essas interações. Esses resultados foram discutidos após
352 experimentos em campo e análises químicas e serão submetidos como artigo para uma
353 revista científica.

354 No Capítulo 4 foram estudadas lagartas de seis espécies da família Lycaenidae
355 dando ênfase na estratégia química que utilizam para conviverem com formigas. A
356 importância de se estudar essas espécies está no fato de se demonstrar pela primeira vez
357 química críptica (um tipo de camuflagem química) em lagartas trofobiontes após
358 análises químicas, além do fato de se sugerir uma nova estratégia química que avança
359 no conhecimento da ecologia química e possibilita novos cenários a serem estudados.
360 Este capítulo será submetido como artigo para uma revista científica.

361 A tese ainda apresenta dois anexos que foram projetos paralelos realizados
362 durante a mesma para se coletar informações sobre dieta, biologia (incluindo
363 comportamento) para uma melhor compreensão das estratégias químicas como
364 apontado no Capítulo 2, se tratando assim de estudos realizados em etapas para a
365 compreensão das estratégias químicas usadas.

366 No Anexo 1 foi abordada uma visão geral de camuflagem e dada uma definição
367 para a mesma diferenciando de outros níveis sensoriais além da visão como a
368 camuflagem química abordada nessa tese. Este anexo foi publicado como verbete
369 (capítulo) na *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. No anexo 2 foi
370 aumentado o conhecimento da dieta de quatro espécies de lagartas de licenídeos com
371 mirmecofilia facultativa que possuem pouca interação com formigas e podem ser
372 pertinentes para futuros estudos da ecologia química dessas espécies. Este anexo será
373 submetido como artigo para uma revista científica.

374

375 **Referências**

376

377 Akino T (2008) Chemical strategies to deal with ants: a review of mimicry, camouflage,
378 propaganda, and phytomimesis by ants (Hymenoptera: Formicidae) and other
379 arthropods. *Myrmecol News* 11:173–181.

380

381 Akino T, Knapp JJ, Thomas JA, Elmes GW (1999) Chemical mimicry and host
382 specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies.
383 *Proc R Soc B* 266:1419–1426. doi: 10.1098/rspb.1999.0796.

384

385 Barbero F (2016) Cuticular lipids as a cross-talk among ants, plants and butterflies. *Int J*
386 *Mol Sci* 17:1966. doi: 10.3390/ijms17121966.

387

- 388 Blomquist GJ, Bagnères A-G (2010) Insect hydrocarbons: biology, biochemistry, and
389 chemical ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
390
- 391 Bos N, Guerrieri FJ, d’Ettorre P (2010) Significance of chemical recognition cues is
392 context dependent in ants. *Anim Behav* 80:839–844. doi:
393 10.1016/j.anbehav.2010.08.001.
394
- 395 Brown KSJr (1993) Neotropical Lycaenidae: an overview. In: New TR (ed)
396 Conservation biology of Lycaenidae (butterflies). IUCN, Gland, Switzerland, pp 45–61.
397
- 398 Casacci LP, Bonelli S, Balletto E, Barbero F (2019) Multimodal signaling in
399 myrmecophilous butterflies. *Front Ecology Evol* 7:454. doi: 10.3389/fevo.2019.00454.
400
- 401 Chung H, Carroll SB (2015) Wax, sex and the origin of species: dual roles of insect
402 cuticular hydrocarbons in adaptation and mating. *BioEssays* 37:822–830. doi:
403 10.1002/bies.201500014.
404
- 405 DeVries PJ (1988) The larval ant-organs of *Thisbe irenea* (Lepidoptera: Riodinidae) and
406 their effects upon attending ants. *Zool J Linn Soc* 94:379–393. doi: 10.1111/j.1096-
407 3642.1988.tb01201.x.
408
- 409 DeVries PJ (1991) Evolutionary and ecological patterns in myrmecophilous riodinid
410 butterflies. In: Huxley CR, Cutler DF (eds) *Ant-plant interactions*, Oxford University
411 Press, Oxford, UK, pp 143–156.
412
- 413 DeVries PJ (1997) *The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. Volume II:*
414 *The Riodinidae*. Princeton University Press, Princeton.
415
- 416 DeVries PJ, Poinar GO (1997) Ancient butterfly–ant symbiosis: direct evidence from
417 Dominican amber. *Proc R Soc B* 264:1137–1140. doi: 10.1098/rspb.1997.0157.
418
- 419 Elgar MA (2019) Chemical signaling: Air, water, and on the substrate. In: Choe JC (ed)
420 *Encyclopedia of animal behavior*, 2nd ed. Academic, Oxford, pp 462–473.
421

- 422 Elmes GW, Akino T, Thomas JA, Clarke RT, Knapp JJ (2002) Interspecific differences
423 in cuticular hydrocarbon profiles of *Myrmica* ants are sufficiently consistent to explain
424 host specificity by *Maculinea* (large blue) butterflies. *Oecologia* 130:525–535. doi:
425 10.1007/s00442-001-0857-5.
- 426
- 427 Espeland M, Breinholt J, Willmott KR, Warren AD, Vila R, Toussaint EFA, Maunsell
428 SC, Aduse-Poku K, Talavera G, Eastwood R, Jarzyna MA, Guralnick R, Lohman DJ,
429 Pierce NE, Kawahara AY (2018) A comprehensive and dated phylogenomic analysis of
430 butterflies. *Curr Biol* 28:770–778. doi: 10.1016/j.cub.2018.01.061.
- 431
- 432 Fiedler K (1991) Systematic, evolutionary, and ecological implications of
433 myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). *Bonn Zool*
434 *Monogr* 31:1–210.
- 435
- 436 Fiedler K (1997) Life-history patterns of myrmecophilous butterflies and other insects:
437 their implications on tropical species diversity. In: Ulrich H (ed) *Tropical biodiversity*
438 *and systematics. Proceedings of the international symposium on biodiversity and*
439 *systematics in tropical ecosystems. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum*
440 *Alexander Koenig, Bonn, pp 71–92.*
- 441
- 442 Fiedler K (2001) Ants that associate with Lycaeninae butterfly larvae: diversity, ecology
443 and biogeography. *Divers Distrib* 7:45–60. doi: 10.1046/j.1472-4642.2001.00096.x.
- 444
- 445 Fiedler K (2012) The host genera of ant-parasitic Lycaenidae butterflies: a review.
446 *Psyche* 153975. doi: 10.1155/2012/153975.
- 447
- 448 Fiedler K, Hölldobler B, Seufert P (1996) Butterflies and ants: the communicative
449 domain. *Experientia* 52:14–24. doi: 10.1007/BF01922410.
- 450
- 451 Gibernau M, Dejean A (2001) Ant protection of a Heteropteran trophobiont against a
452 parasitoid wasp. *Oecologia* 126:53–57. doi: 10.1007/s004420000479.
- 453
- 454 Gullan PJ, Cranston PS (2014) *The insects: an outline of entomology, 5th edn.* John
455 Wiley and Sons, Chichester.

456

457 Harvey DJ (1987) The higher classification of the Riodinidae (Lepidoptera). Tese de
458 Doutorado, University of Texas.

459

460 Hayashi M, Hojo MK, Nomura M, Tsuji K (2017) Social transmission of information
461 about a mutualist via trophallaxis in ant colonies. Proc R Soc B 284:20171367. doi:
462 10.1098/rspb.2017.1367.

463

464 Hojo MK, Yamamoto A, Akino T, Tsuji K, Yamaoka R (2014) Ants use partner
465 specific odors to learn to recognize a mutualistic partner. PLoS One 9:e86054. doi:
466 10.1371/journal.pone.0086054.

467

468 Hölldobler B, Wilson EO (1990) The ants. The Belknap Press of Harvard University
469 Press, Cambridge.

470

471 Hortal J, de Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM, Ladle RJ (2015)
472 Seven shortfalls that beset large-scale knowledge on biodiversity. Annu Rev Ecol Syst
473 46:523–549. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400.

474

475 Inui Y, Shimizu-kaya U, Okubo T, Yamsaki E, Itioka T (2015) Various chemical
476 strategies to deceive ants in three *Arhopala* species (Lepidoptera: Lycaenidae)
477 exploiting *Macaranga* myrmecophytes. PLoS One 10:e0120652. doi:
478 10.1371/journal.pone.0120652.

479

480 Kaminski LA (2008) Polyphagy and obligate myrmecophily in the butterfly
481 *Hallonympha paucipuncta* (Lepidoptera: Riodinidae) in the Neotropical Cerrado
482 savanna. Biotropica 40:390–394. doi: 10.1111/j.1744-7429.2007.00379.x.

483

484 Kaminski LA, Freitas AVL, Oliveira PS (2010) Interaction between mutualisms: ant-
485 tended butterflies exploit enemy-free space provided by ant-treehopper associations.
486 Am Nat 176:322–334. doi: 10.1086/655427.

487

488 Kaminski LA, Mota LM, Freitas AVL, Moreira GRP (2013) Two ways to be a
489 myrmecophilous butterfly: natural history and comparative immature-stage morphology

- 490 of two species of *Theope* (Lepidoptera: Riodinidae). Biol J Linn Soc 108:844–870. doi:
491 10.1111/bij.12014.
492
- 493 Kaminski LA, Rodrigues D, Freitas AVL (2012) Immature stages of *Parrhasius*
494 *polibetes* (Lepidoptera: Lycaenidae): host plants, tending ants, natural enemies, and
495 morphology. J Nat Hist 46:645–667. doi: 10.1080/00222933.2011.651630.
496
- 497 Kleisner K (2015) Semantic organs: the concept and its theoretical ramifications.
498 Biosemiotics 8:367–379. doi: 10.1007/s12304-015-9246-z.
499
- 500 Lenoir A, D’Ettorre P, Errard C, Hefetz A (2001) Chemical ecology and social
501 parasitism in ants. Annu Rev Entomol 46:573–599. doi: 10.1146/annurev.ento.46.1.573.
502
- 503 Leonhardt SD, Menzel F, Nehring V, Schmitt T (2016) Ecology and evolution of
504 communication in social insects. Cell 164:1277–1287. doi: 10.1016/j.cell.2016.01.035.
505
- 506 Lohman DJ, Liao Q, Pierce NE (2006) Convergence of chemical mimicry in a guild of
507 aphid predators. Ecol Entomol 31:41–51. doi: 10.1111/j.0307-6946.2006.00758.x.
508
- 509 Malicky H (1970) New aspects on the association between lycaenid larvae (Lycaenidae)
510 and ants (Formicidae, Hymenoptera). J Lepid Soc 24:190–202.
511
- 512 Martin S, Drijfhout F (2009) A review of ant cuticular hydrocarbons. J Chem Ecol
513 35:1151–1161. doi: 10.1007/s10886-009-9695-4.
514
- 515 Mizuno T, Hagiwara Y, Akino T (2018) Chemical tactic of facultative myrmecophilous
516 lycaenid pupa to suppress ant aggression. Chemoecology 28:173–182. doi:
517 10.1007/s00049-018-0270-8.
518
- 519 Nash DR, Als TD, Maile R, Jones GR, Boomsma JJ (2008) A mosaic of chemical
520 coevolution in a large blue butterfly. Science 319:88–90. doi: 10.1126/science.1149180.
521
- 522 Nielsen BL (2017) Olfaction in animal behaviour and welfare. CABI, Boston.
523

- 524 Ômura H, Watanabe M, Honda K (2009) Cuticular hydrocarbons of larva and pupa of
525 Reverdin's blue, *Lycaeides argyrognomon* (Lycaenidae) and its tending ants. Trans
526 Lepid Soc Jpn 60:203–210. doi: 10.18984/lepid.60.3_203.
- 527
- 528 Ômura H, Watanabe M, Honda K (2012) Cuticular hydrocarbon profiles of *Lycaeides*
529 *subsolanus* larvae and their attendant ants. Lepid Sci 63:186–190. doi:
530 10.18984/lepid.63.4_186.
- 531
- 532 Pierce NE, Braby MF, Heath A, Lohman DJ, Mathew J, Rand DB, Travassos MA
533 (2002) The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera).
534 Annu Rev Entomol 47:733–771. doi: 10.1146/annurev.ento.47.091201.145257.
- 535
- 536 Richard F-J, Hunt JH (2013) Intracolony chemical communication in social insects.
537 Insectes Soc 60:275–291. doi: 10.1007/s00040-013-0306-6.
- 538
- 539 Ricklefs RE, Relyea R (2014) Ecology: the economy of nature, 7th edn. W. H. Freeman
540 and Company, New York.
- 541
- 542 Schlick-Steiner BC, Steiner FM, Höttinger H, Nikiforov A, Mistrik R, Schafellner C,
543 Baier P, Christian E (2004) A butterfly's chemical key to various ant forts: intersection-
544 odour or aggregate-odour multi-host mimicry?. Naturwissenschaften 91:209–214. doi:
545 10.1007/s00114-004-0518-8.
- 546
- 547 Schönrogge K, Wardlaw JC, Peters AJ, Everett S, Thomas JA, Elmes GW (2004)
548 Changes in chemical signature and host specificity from larval retrieval to full social
549 integration in the myrmecophilous butterfly *Maculinea rebeli*. J Chem Ecol 30:91–107.
550 doi: 10.1023/B:JOEC.0000013184.18176.a9.
- 551
- 552 Silva NAP, Duarte M, Araújo EB, Morais HC (2014) Larval biology of anthophagous
553 Eumaeini (Lepidoptera: Lycaenidae, Theclinae) in the Cerrado of central Brazil. J Insect
554 Sci 14:2014. doi: 10.1093/jisesa/ieu046.
- 555
- 556 Silva NAP, Duarte M, Diniz IR, Morais HC (2011). Host plants of Lycaenidae on
557 inflorescences in the central Brazilian cerrado. J Res Lepidoptera 44:95–105.

558

559 Silveira HCP, Oliveira PS, Trigo JR (2010) Attracting predators without falling prey:
560 chemical camouflage protects honeydew-producing treehoppers from ant predation. *Am*
561 *Nat* 175:261–268. doi: 10.1086/649580.

562

563 Solazzo G, Seidelmann K, Moritz RFA, Settele J (2015) Tetracosane on the cuticle of
564 the parasitic butterfly *Phengaris (Maculinea) nausithous* triggers the first contact in the
565 adoption process by *Myrmica rubra* foragers. *Physiol Entomol* 40:10–17. doi:
566 10.1111/phen.12083.

567

568 Stadler B, Dixon AFG (2008) Mutualism: ants and their insect partners. Cambridge
569 University Press, Cambridge. doi: 10.1017/CBO9780511542176.

570

571 Steiger S, Schmitt T, Schaefer HM (2010) The origin and dynamic evolution of
572 chemical information transfer. *Proc R Soc B* 278:970–979. doi:
573 10.1098/rspb.2010.2285.

574

575 Talavera G, Kaminski LA, Freitas AVL, Vila R (2016) One-note samba: the
576 biogeographical history of the relict Brazilian butterfly *Elkalyce cogina*. *J Biogeogr*,
577 43:727–737. doi: 10.1111/jbi.12671.

578

579 Thomas JA, Elmes GW, Sielezniew M, Stankiewicz-Fiedurek A, Simcox DJ, Settele J,
580 Schönrogge K (2013) Mimetic host shifts in an endangered social parasite of ants. *Proc*
581 *R Soc B* 280:20122336. doi: 10.1098/rspb.2012.2336.

582

583 van Zweden JS, d’Ettorre P (2010) Nestmate recognition in social insects and the role of
584 hydrocarbons. In: Blomquist GJ, Bagnères A-G (eds) *Insect hydrocarbons: biology,*
585 *biochemistry, and chemical ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 222–
586 243.

587

588 Vander Meer RK, Morel L (1998) Nestmate recognition in ants. In: Vander Meer RK,
589 Breed MD, Espelie KE, Winston M (eds) *Pheromone communication in social insects:*
590 *ants, wasps, bees and termites*. Westview Press, Boulder, CO, USA, pp 79–103.

591

- 592 von Beeren C, Pohl S, Witte V (2012) On the use of adaptive resemblance terms in
593 chemical ecology. *Psyche* 2012:635761. doi: 10.1155/2012/635761.
594
- 595 Witek M, Casacci LP, Barbero F, Patricelli D, Sala M, Bossi S, Maffei M,
596 Woyciechowski M, Balletto E, Bonelli S (2013) Interspecific relationships in co-
597 occurring populations of social parasites and their host ants. *Biol J Linn Soc* 109: 699–
598 709. doi: 10.1111/bij.12074.
599
- 600 Wyatt TD (2014) *Pheromones and animal behavior: Chemical signals and signatures*
601 (2nd ed.). Cambridge University Press, Cambridge.
602
- 603 Youngsteadt E, DeVries PJ (2005) The effects of ants on the entomophagous butterfly
604 caterpillar *Feniseca tarquinius*, and the putative role of chemical camouflage in the
605 *Feniseca*–ant interaction. *J Chem Ecol* 31:2091–2109. doi:10.1007/s10886-005-6079-2.
606
607

608	PARTE I – ECOLOGIA QUÍMICA TEÓRICA
609	PART I – THEORETICAL CHEMICAL ECOLOGY
610	

611 **CAPÍTULO 1**

612

613

Chemical Cues*614 *Trabalho publicado como verbete (capítulo) na *Encyclopedia of Animal Cognition and*615 *Behavior* doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_842-1.

616

617

Luan Dias Lima

618 Departamento de Zoologia, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal,

619 Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Zoologia, Porto Alegre,

620 Rio Grande do Sul, Brazil. luandiaslima@hotmail.com.

621

622 **Synonym**

623 Chemosensory cues

624

625 **Definition**

626 Compounds used by organisms as a source of information to interpret

627 environmental stimuli even though they did not evolve in the emitter for this function.

628

629 **Introduction**

630 Organisms obtain information available in the environment through cues, which

631 can be acoustic, chemical, electric, magnetic, tactile, and visual (see “Magnetic Cues” in

632 this book). Chemical cues are compounds used by organisms as a source of information

633 to interpret environmental stimuli even though they did not evolve for this function in

634 the emitter (see “Evolution” in this book). Numerous compounds of several chemical

635 classes can act as chemical cues, including cuticular hydrocarbons (CHCs) and other

636 molecules such as peptides and proteins (see “Protein” in this book). Like other cues,

637 chemical cues can influence the behavior of a receiver and are sensed by all organisms
638 that use them for varied aspects of life, such as orientation, location of food, nest sites or
639 partners, threat detection, recognition of conspecifics, parental care, and territorial
640 defense (Stevens 2013; Nielsen 2017) (see “Conspecifics”, “Orientation”,
641 “Recognition” and “Territory Defense” in this book). Chemical cues can indicate a
642 suitable mating partner; provide information about the immune system, health or
643 diseases, and food quality; and be used to recognize kin (Wyatt 2014; Nielsen 2017).

644 It is possible that chemical cues are the oldest form of obtaining information
645 from the environment since even the earliest organisms had receptors for receiving and
646 interpreting chemical cues and because of the enormous variety of compounds available
647 in a potentially unlimited number of possible combinations (Wyatt 2014). Organisms
648 detect chemical cues in the atmosphere and water and from the surface of other
649 organisms or animate or inanimate substrates through olfaction (olfactory cues) and
650 taste (gustatory cues) (Nielsen 2017; Elgar 2019) (see “Olfactory Cues” and “Gustatory
651 Perception” in this book).

652 Different from other cues, chemical cues require a physical interaction between
653 molecules and receptors located in the sensory organs of the receiver and can transport
654 information over considerable distances, although not as precisely targeted or as fast as
655 acoustic or visual cues, for example (Wyatt 2014; Elgar 2019). Molecules acting as
656 chemical cues can be volatile or involatile, soluble or insoluble, and large or small,
657 depending on whether they are carried to the receiver in air or water; they can also, for
658 example, be deposited on the sensory organ of the receiver, and be short or long range,
659 or act on contact (Wyatt 2014).

660 Animals share similarities in the ways they use chemical cues, with several
661 parallels in uses and sensory processes, which can be the result of evolutionary

662 convergence or common ancestry (Wyatt 2010). Organisms can respond to chemical
663 cues from individuals of the same species or from different species. A chemical
664 involved in a chemical interaction between organisms is called a semiochemical.
665 Semiochemicals that act between members of different species are called
666 allelochemicals, of which there are various kinds, including allomones, kairomones, and
667 synomones, which benefit the emitter, the receiver, or both the emitter and the receiver
668 of different species, respectively (Wyatt 2014). Some semiochemicals that act between
669 members of the same species evolved for communication as chemical signals, such as
670 pheromones, for example; other semiochemicals that act between members of the same
671 species, or among different species, that did not evolve as signals can be exploited as
672 cues (Wyatt 2014) (see “Chemical Signals” and “Pheromone” in this book).

673

674 **Chemical Cues and Signals**

675 Distinguishing between chemical cues and signals is not always an easy task
676 because it is context dependent and because a chemical may act simultaneously as a
677 signal and as cue. For example, a pheromone (chemical signal) emitted by an animal to
678 communicate with another member of the same species may act as a chemical cue for a
679 predator that can identify it as belonging to its prey. A signal is any act or structure that
680 influences the behavior of other organisms (receivers) and which evolved specifically
681 because of that effect and functions because the receiver’s response also evolved
682 (Stevens 2013; Wyatt 2014). However, unlike chemical signals, chemical cues did not
683 evolve exclusively for that purpose in the emitter (Wyatt 2014). For example, humans
684 eliminate carbon dioxide (CO₂) through breathing, which mosquitos sense and use to
685 locate human hosts to acquire blood. Thus, CO₂ works as a chemical cue since its
686 elimination by humans did not evolve exclusively to modify mosquito behavior so as to

687 find humans. Cues usually benefit the receiver but can also benefit the emitter, and since
688 they did not evolve specifically to influence a receiver, they are not distinctive from the
689 environment, and thus organisms must to be able to distinguish them from
690 environmental noise (Stevens 2013).

691 Chemical signals, such as pheromones, may evolve from chemical cues that
692 have been in the environment for other reasons long before any suitable receptors
693 existed (Steiger et al. 2010; Wyatt 2014). Many molecules act as pheromones, which
694 suggests that almost any molecule can evolve into a pheromone if it gives a selective
695 advantage (Wyatt 2014). There are two main routes by which chemical cues can evolve
696 into signals: emitter preadaptations and receiver preadaptations. These involve,
697 respectively, signals that start as chemical cues released by the emitter that can be
698 sensed by the receiver and molecules that are selected by the receiver because they
699 match its already existing sensitivity (Wyatt 2014).

700

701 **Signature Mixtures**

702 Signature mixtures are chemical cues (a subset of molecules in an animal's
703 chemical profile) that animals learn and use to recognize another as an individual (e.g.,
704 lobsters, mammals) or as a member of a social group (e.g., ants, bees, mongoose) and
705 can also be used to recognize castes, conspecifics, and sex (Wyatt 2010, 2014). All
706 signature mixtures are detected by olfaction, with the component molecules being
707 produced by the organism itself, acquired from a shared local environment, or produced
708 by other organisms (Wyatt 2010). In contrast to chemical signals, signature mixtures of
709 animals, be they social insects or mammals, are constantly changing and need to be
710 learned (Wyatt 2010, 2014) (see "Learning" in this book). Organisms can learn
711 signature mixtures through imprinting during a particularly sensitive period of early life

712 (Wyatt 2010) (see “Imprinting” in this book). This learning can allow organisms to
713 recognize their social groups and, consequently, choose a sexual partner that is not
714 related to them and avoid inbreeding or to selectively care for their own offspring, for
715 example (Wyatt 2014).

716 Signature mixtures of social insects comprise mainly CHCs that, depending on
717 the species, are partly genetically determined and partly influenced by the environment
718 (Wyatt 2010). Distinguishing between signature mixtures (chemical cues) and
719 pheromones (chemical signals) can also be difficult because some hydrocarbons act as
720 pheromones.

721 Since animals learn and rely on signatures mixtures for their recognition, other
722 animals can likewise exploit them. For example, some animals are able to acquire CHCs
723 similar to those of social insects through diet, contact, or biosynthesis and employ a
724 strategy of chemical mimicry or chemical camouflage to enter the societies of social
725 insects to exploit them (Akino 2008) (see “Mimicry” and “Camouflage” in this book).

726

727 **Conclusion**

728 Chemical cues are present in the environment and used by organisms as sources
729 of information for all aspects of life, thus influencing the behavior of a receiver. Unlike
730 chemical signals, chemical cues did not evolve in the emitter for this function but are
731 used by the organisms that can benefit from them. Chemical signals evolve from
732 chemical cues when they evolve for this function in both the receiver and the emitter.
733 Distinguishing between chemical cues and signals is not always easy because a given
734 chemical may act simultaneously as a signal and as a cue in different organisms.

735 Many animals can learn their own signature mixtures and recognize members of
736 the same species or colony, as well as sexual partners, and direct their parental care,

737 communication, and other behaviors. Since animals depend on recognition, other
738 animals can acquire their signature mixtures to exploit them.

739

740 **Cross References**

741 Camouflage

742 Chemical Signals

743 Conspecifics

744 Evolution

745 Gustatory Perception

746 Imprinting

747 Learning

748 Magnetic Cues

749 Mimicry

750 Olfactory Cues

751 Orientation

752 Pheromone

753 Protein

754 Recognition

755 Territory Defense

756

757 **References**

758 As referências seguem as normas da *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*.

759 <https://www.dropbox.com/s/87ugo0nc1b26a05/Author%20Guidelines%20EACB.pdf?dl>

760 =0.

- 761 Akino, T. (2008). Chemical strategies to deal with ants: a review of mimicry,
762 camouflage, propaganda, and phytomimesis by ants (Hymenoptera: Formicidae)
763 and other arthropods. *Myrmecological News*, 11(8), 173-181.
- 764 Elgar, M. A. (2019). Chemical signaling: air, water, and on the substrate. In J. C. Choe
765 (Ed.), *Encyclopedia of animal behavior* (2nd ed., pp. 462-473). Oxford:
766 Academic Press.
- 767 Nielsen, B. L. (2017). *Olfaction in animal behaviour and welfare*. Boston: CABI.
- 768 Steiger, S., Schmitt, T., & Schaefer, H. M. (2010). The origin and dynamic evolution of
769 chemical information transfer. *Proceedings of the Royal Society B: Biological*
770 *Sciences*, 278(1708), 970-979. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2285>.
- 771 Stevens, M. (2013). *Sensory ecology, behaviour, and evolution*. Oxford: Oxford
772 University Press.
- 773 Wyatt, T. D. (2010). Pheromones and signature mixtures: defining species-wide signals
774 and variable cues for identity in both invertebrates and vertebrates. *Journal of*
775 *Comparative Physiology A*, 196(10), 685-700. [https://doi.org/10.1007/s00359-](https://doi.org/10.1007/s00359-010-0564-y)
776 [010-0564-y](https://doi.org/10.1007/s00359-010-0564-y).
- 777 Wyatt, T. D. (2014). *Pheromones and animal behavior: Chemical signals and*
778 *signatures* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- 779

3225 CONSIDERAÇÕES FINAIS

3226

3227 Antes dessa tese ser iniciada não havia estudos de ecologia química
3228 considerando compostos cuticulares de lagartas mirmecófilas da região Neotropical e
3229 agora é possível afirmar que todos os estudos relacionados a esse tema estão na
3230 presente tese, o que mostra um início de uma área que pode ser mais explorada.

3231 Os objetivos iniciais dessa tese que eram voltados à ecologia química nas
3232 interações de larvas de borboletas e formigas foram, na sua maioria, alcançados e ainda
3233 foram ampliados com sucesso. De forma inédita, foi possível resumir e dar uma
3234 definição apropriada a pistas químicas e como elas podem influenciar na vida dos
3235 organismos de maneira geral e como misturas de assinaturas químicas são utilizadas
3236 para reconhecimento no Capítulo 1. Além disso, aqui são estabelecidas conclusões
3237 relacionadas às estratégias químicas de compostos cuticulares para todos mirmecófilos
3238 estudados até o momento no Capítulo 2 e não apenas para lagartas de borboletas como
3239 nos objetivos iniciais, além de poder testar com lagartas de borboletas nos Capítulos 3 e
3240 4.

3241 Por outro lado, as hipóteses iniciais I, III e IV não foram corroboradas após a
3242 revisão realizada no Capítulo 2 para todos os mirmecófilos estudados. Inicialmente, as
3243 hipóteses consideravam padrões de HCs em relações (mutualísticas) obrigatórias, mas
3244 desconsideravam parasitismos (obrigatórios). Além disso, a similaridade de HCs de
3245 mirmecófilos e formigas em relação a mutualismo (obrigatório ou facultativo) não se
3246 mostrou um padrão, além da composição de alcanos lineares e ramificados, como foi
3247 demonstrado anteriormente (*e.g.*, Lang & Menzel 2011; Endo & Itino 2012) e é
3248 demonstrado no Capítulo 3. A hipótese II foi corroborada pelo Capítulo 4, pois as
3249 lagartas mirmecófilas facultativas utilizaram a química críptica para lidar com formigas,
3250 corroborando estudos anteriores (*e.g.*, Akino et al. 2004; Silveira et al. 2009).

3251 No Capítulo 2 dessa tese foi evidenciada a importância da dieta e
3252 comportamento nas estratégias químicas dos compostos cuticulares usadas por
3253 mirmecófilos e que uma perspectiva multitrófica e comportamental deveria ser adotada,
3254 pois pode demonstrar a origem da estratégia química dos compostos cuticulares e como
3255 ela é afetada. A dieta se demonstrou essencial para casos de mimetismo químico e
3256 química críptica. Apesar disso, uma abordagem multitrófica ainda é pouco usada nesse
3257 tipo de estudo, mesmo que vários estudos demonstraram a importância da dieta nas

3258 estratégias químicas (*e.g.*, Stanley-Samuelson et al. 1990; Akino, et al. 2004). Nessa
3259 tese foi reforçada a importância dos termos usados e como eles podem ser revisados e
3260 melhorados com os Capítulos 1 e 2, além do Anexo 1, e como podem ser usados em
3261 outros espectros e outras áreas. Nessa tese é sugerido que, se possível, outras
3262 informações sejam adicionadas à estudos relacionados à ecologia química de formigas e
3263 seus mirmecófilos para facilitarem comparações e que ocorra avanços no conhecimento,
3264 algo que foi parcialmente sugerido por von Beeren et al. (2012) e que foi reforçado e
3265 ampliado nessa tese, o que se objetivou no Anexo 2 antes de ser realizado um estudo de
3266 ecologia química com as lagartas, plantas hospedeiras e formigas que interagem.

3267 Algumas estratégias químicas predominam dependendo do tipo de relação com
3268 formigas, por exemplo, o mimetismo químico em relações de parasitismo e ausência de
3269 convergência em relações de mutualismo, corroborando estudos anteriores (*e.g.*, Akino
3270 et al. 1999; Nash et al. 2008; Lang & Menzel 2011; Endo & Itino 2012).

3271 Nos Capítulos 3 e 4 objetivou-se utilizar uma perspectiva multitrófica e
3272 comportamental para estudar lacunas que foram apresentadas no Capítulo 2 e foi
3273 executado pela primeira vez um estudo de ecologia de compostos cuticulares de
3274 integrantes da família Riodinidae, onde foi demonstrada uma estratégia rara para
3275 mutualismo, além de mostrar a sua importância e adaptação, podendo funcionar para
3276 outros táxons e se propor uma nova nomenclatura para uma estratégia química.

3277 Como abordado por Kaminski (2010), para borboletas com mirmecofilia
3278 facultativa, como *P. polibetes*, ainda era desconhecido o papel dos hidrocarbonetos
3279 cuticulares nas interações entre larvas e formigas atendentes, o que foi desvendado
3280 nessa tese para essa e outras espécies no Capítulo 4, onde foi demonstrado, de forma
3281 inédita que lagartas trofobiontes utilizam química críptica, sequestrando HCs de suas
3282 plantas hospedeiras e corroborando uma das hipóteses iniciais.

3283 Mesmo com os estudos dessa tese algumas questões ainda ficam em aberto,
3284 como a similaridade necessária para um organismo mimetizar quimicamente uma
3285 formiga, que foi mostrado no Capítulo 2 através de dados de estudos, além da
3286 possibilidade de mimetismo ou camuflagem química batesianos e mullerianos, o que
3287 traria contribuições para a ecologia química e comportamental. Em um estudo paralelo
3288 foi corroborada uma dessas hipóteses e será demonstrado que tripes (Thysanoptera)
3289 sequestram os HCs de uma planta e realizam a química críptica, assim como cigarrinhas
3290 (Hemiptera) para evitarem ataques de formigas, sendo assim, em nosso conhecimento, o

3291 primeiro estudo demonstrando um tipo de camuflagem química em vários níveis
3292 tróficos e sendo analisado com uma abordagem multitrófica e com mais de um tipo de
3293 relação (Lima et al., dados inéditos). Outros estudos já foram realizados, mas não
3294 analisaram as plantas (*e.g.*, Youngsteadt & DeVries 2005; Lohman et al. 2006) e por
3295 isso é possível que seus resultados poderiam ser diferentes se uma abordagem incluindo
3296 mais níveis tróficos (plantas, por exemplo) fosse realizada.

3297 As conclusões aqui apresentadas são baseadas nos registros da literatura atual,
3298 além dos experimentos e análises químicas que foram realizados e que só foram
3299 possíveis com um enfoque multitrófico. Porém, há uma grande diferença na quantidade
3300 de estudos na literatura entre as relações e há exceções, além de táxons que não foram
3301 estudados. Aqui foi buscado, dessa maneira, trazer resultados para um grupo que não
3302 era estudado na região Neotropical e é possível reiterar que mais estudos podem
3303 corroborar e/ou melhor as conclusões aqui apresentadas. Nesse sentido, as conclusões
3304 almejam modificar a maneira como futuros estudos nessa área sejam analisados e que
3305 considerem um número maior de níveis tróficos e o comportamento dos mirmecófilos e
3306 formigas envolvidas, proporcionado uma abordagem multitrófica e comportamental,
3307 além de demonstrar lacunas no conhecimento que podem servir de estímulo para a
3308 realização de novos estudos.

3309

3310 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

3311 Akino T, Knapp JJ, Thomas JA, Elmes GW (1999) Chemical mimicry and host
3312 specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies.
3313 Proc R Soc B 266:1419–1426. doi: 10.1098/rspb.1999.0796.

3314 Akino T, Nakamura K-i., Wakamura S (2004) Diet-induced chemical phytomimesis by
3315 twig-like caterpillars of *Biston robustum* Butler (Lepidoptera: Geometridae).
3316 Chemoecology 14:165–174. doi: 10.1007/s00049-004-0274-4.

3317 Endo S, Itino T (2012) The aphid-tending ant *Lasius fuji* exhibits reduced aggression
3318 toward aphids marked with ant cuticular hydrocarbons. Popul Ecol 54:405–410. doi:
3319 10.1007/s10144-012-0314-9.

3320 Kaminski LA (2010) Mirmecofilia em *Parrhasius polibetes* (Lepidoptera: Lycaenidae):
3321 história natural, custos, seleção de planta hospedeira e benefícios da co-ocorrência com
3322 hemípteros mirmecófilos. Tese de Doutorado. UNICAMP, Campinas, SP, Brasil.

- 3323 Lang C, Menzel F (2011) *Lasius niger* ants discriminate aphids based on their cuticular
3324 hydrocarbons. *Anim Behav* 82:1245–1254. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.08.020.
- 3325 Lohman DJ, Liao Q, Pierce NE (2006) Convergence of chemical mimicry in a guild of
3326 aphid predators. *Ecol Entomol* 31:41–51. doi: 10.1111/j.0307-6946.2006.00758.x.
- 3327 Nash DR, Als TD, Maile R, Jones GR, Boomsma JJ (2008) A mosaic of chemical
3328 coevolution in a large blue butterfly. *Science* 319:88–90. doi: 10.1126/science.1149180.
- 3329 Silveira HCP, Oliveira PS, Trigo JR (2009) Attracting predators without falling prey:
3330 chemical camouflage protects honeydew-producing treehoppers from ant predation. *Am*
3331 *Nat* 175:261–268. doi: 10.1086/649580.
- 3332 Stanley-Samuelson DW, Howard RW, Akre RD (1990) Nutritional interactions
3333 revealed by tissue fatty acid profiles of an obligate myrmecophilous predator, *Microdon*
3334 *albicornatus*, and its prey, *Myrmica incompleta* (Diptera: Syrphidae) (Hymenoptera:
3335 Formicidae). *Ann Entomol Soc Am* 83:1108–1115. doi: 10.1093/aesa/83.6.1108.
- 3336 von Beeren C, Pohl S, Witte V (2012) On the use of adaptive resemblance terms in
3337 chemical ecology. *Psyche* 2012:635761. doi: 10.1155/2012/635761.
- 3338 Youngsteadt E, DeVries PJ (2005) The effects of ants on the entomophagous butterfly
3339 caterpillar *Feniseca tarquinius*, and the putative role of chemical camouflage in the
3340 *Feniseca*–ant interaction. *J Chem Ecol* 31:2091–2109. doi:10.1007/s10886-005-6079-2.
- 3341
- 3342

- 3343 **ANEXOS**
- 3344 APPENDIXES
- 3345

3346 **ANEXO 1**

3347

3348

Camouflage*

3349

Luan Dias Lima & Lucas Augusto Kaminski

3350 Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande

3351 do Sul, Departamento de Zoologia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

3352 luandiaslima@hotmail.com; lucaskaminski@yahoo.com.br.

3353

3354 *Trabalho publicado como verbete (capítulo) na *Encyclopedia of Animal Cognition and*

3355 *Behavior* doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_698-1.

3356 **Synonym**

3357 Crypsis

3358

3359 **Definition**

3360 Strategy of an organism that decreases its detectability and recognition by prey

3361 or predators.

3362

3363 **Introduction**

3364 Organisms with conspicuous patterns are more easily detected by their predators

3365 and/or prey, with consequences for their success when fleeing or preying, respectively

3366 (see **Predator** and **Prey** in this book). On the other hand, a perfectly cryptic or

3367 camouflaged organism represents one of the most remarkable exhibitions of how

3368 evolution by natural selection can mold and adapt species to its environment by

3369 increasing survival and reproductive success (Brakefield, 2009) (See **Adaptation**,

3370 **Evolution**, and **Natural Selection** in this book). The word camouflage comes from the

3371 French word “camoufleur” or the Italian word “camuffare” with the meanings “to

3372 disguise” or “to deceive”, respectively, yet the word “crypsis” comes from the Greek
3373 word “krypsis” and means “hiding” or “concealment”. Crypsis is a camouflage strategy
3374 that prevents the detection of the organism using it (signal emitter) by an operator
3375 (signal receiver). A cryptic organism can have morphological and/or behavioral traits
3376 that make it difficult for the operator to detect it as a discrete entity or to locate its
3377 position (Ruxton, 2009) (see **Morphology** in this book). There is experimental evidence
3378 demonstrating that camouflage can be adaptive in organisms even though it can incur
3379 costs (*e.g.* internal, external, indirect, design and plasticity costs), but to assess this the
3380 factors that affect the cost-benefit trade-off need to be evaluated (Ruxton et al., 2004).

3381 Organisms can be camouflaged by their morphological similarity with the
3382 background, which is an example of background matching. Camouflage, however, can
3383 be even more efficient when behavior is involved, such as when a camouflaged
3384 organism remains still, like the thorny devil lizard (*Moloch horridus*), which has
3385 striking morphological camouflage that works only when the lizard is immobile
3386 (Alcock, 2009) (Fig. 1), or when an animal, such as a chameleon or cephalopod rapidly
3387 changes its color pattern while in movement (see **Color Change** in this book). Some
3388 animals flatten their bodies to avoid being detected or use stealth by taking on
3389 appearance of objects that are uninteresting to the operator. This is known as
3390 masquerade and is a kind of camouflage by which an organism resembles an object that
3391 is inanimate or inedible to the operator, such as a twig, rock, leaf or bird dropping
3392 (Skelhorn et al., 2010). Since this strategy consists of not being recognized as potential
3393 prey or predator, and includes some aspects of the abiotic background, many cases of
3394 masquerade fall somewhere between crypsis and mimicry (Ruxton et al., 2004) (see
3395 **Mimicry** in this book). In this sense, the difference between the camouflage strategies

3396 of crypsis and masquerade is that crypsis prevents detection by the operator while
3397 masquerade is detected but prevents recognition.

3398 The selective pressure on camouflage also selects behavioral traits of the
3399 emitters because the benefit can be maximized when the organism adjusts itself to a
3400 background (Edmunds, 2008). This is a complex task because the operator can be
3401 sensible to alterations, and so the camouflaged organism must remain similar to a
3402 background that can be dynamic (Ruxton et al., 2004). The senses of the emitter are also
3403 important for camouflage. For example, the cuttlefish (*Sepia officinalis*) can imitate
3404 texture patterns of the background but not the colors, since this species cannot
3405 distinguish some wavelengths of light (Marshall & Messenger, 1996).

3406 Another important factor is that background, is operator dependent since
3407 different operators can cause selection for different combinations of camouflage traits
3408 that are performed by the emitters in a habitat (Ruxton et al., 2004) (see **Habitat** in this
3409 book). Therefore, camouflage is a function of the physical habitat, the sensory
3410 physiology of the operator and the camouflage traits of the emitter (Ruxton et al., 2004).
3411 Since camouflage can depend on background choice, it can differ for each different
3412 phenotype in a polymorphic species (Stevens & Ruxton, 2018) (see **Polymorphic** in
3413 this book). This can lead to apostatic selection, which is a kind of frequency-dependent
3414 selection by which predators prey mainly on more common forms (morphs) and do not
3415 prey as much on more rare forms in a population, thus maintaining polymorphisms
3416 (Bond & Kamil, 1998) (see **Frequency-Dependent Selection** in this book).

3417 Organisms can use several strategies that are considered cryptic to avoid being
3418 detected, such as cryptic coloration (see **Cryptic Coloration** in this book), disruptive
3419 coloration (see **Disruptive Coloration** in this book), countershading (see
3420 **Countershading** in this book), or decoration (see **Self-Decoration in Dolphins** in this

3421 book). These strategies are likely to be affected by behavior since it has a key role in
3422 camouflage (Stevens & Ruxton, 2018), and thus they differ from other strategies, such
3423 as aposematism, for example, that facilitates an organism's detection (see
3424 **Aposematism** in this book).

3425 Camouflage has been mainly studied with regard to its visual aspect since
3426 humans are principally visually oriented organisms. Humans use camouflage to hunt
3427 (interspecific interactions) and as a social or military strategy (intraspecific interactions)
3428 to avoid being detected by enemies and to avoid being attacked or to facilitate attacking.
3429 A classic example of visual camouflage is the peppered moth (*Biston betularia*), a well-
3430 studied case that is due to the alterations observed in the color patterns of their wings as
3431 a result of pollution — a phenomenon known as industrial melanism. In other words,
3432 the frequency of dark forms (melanic) of this moth increased during the Industrial
3433 Revolution because pollution darkened their background (trees with lichen-covered
3434 bark). Three main components influenced this melanism and can be applied to other
3435 species that have evolved it: (1) the environment changed as a result of pollution and the
3436 camouflage of the “typical” type was impaired; (2) moth survival improved because a
3437 mutant phenotype provided protection from predatory birds that hunt these moths when
3438 they are resting on trees in this new environment; (3) the mutant phenotype, specified
3439 by the dominant allele at the gene for color pattern, increased in frequency under the
3440 influence of natural selection, leading to the species exhibiting industrial melanism
3441 (Brakefield, 2009). Furthermore, there is evidence demonstrating that predation by birds
3442 in different backgrounds acts as a selective agent on the characteristics of these moths
3443 (Brakefield, 2009).

3444 Despite being deeply studied for its visual aspect, camouflage is a strategy that
3445 can be widely applied to other senses and vary according to the sensory universe

3446 preponderant to each organism. There are suggestions of, and evidence for acoustic,
3447 chemical, electric, motion, and tactile camouflage.

3448

3449 **Acoustic camouflage**

3450 Acoustic camouflage can be expected to be a widespread phenomenon for
3451 organisms to which hearing is an important sense. In acoustic camouflage the structure
3452 of an acoustic signal is modified in such a way that its detection by predators or prey is
3453 more difficult, with evidence suggestive of a small number of organisms in some
3454 sensory systems (Ruxton, 2009). Male fowls (*Gallus gallus*) and the great tit (*Parus*
3455 *major*), for example, are known to use alarm calls that reduce the ability of their
3456 predators to detect the emitter, while at the same time warn companions about a
3457 predation threat (Klump et al., 1986; Bayly & Evans, 2003) (see **Alarm Calls** in this
3458 book).

3459 Nocturnal moths are likely using acoustic camouflage when they choose to stay
3460 on rough surfaces, because on smooth surfaces they would be found with greater ease
3461 by predatory bats due to difference in the strength of echoes from the moth and its
3462 surroundings (Clare & Holderied, 2015) (Fig. 2). In the visual context, when an operator
3463 detects the existence of an object it also simultaneously obtains a significant
3464 information on the position of the emitter.

3465 With sound, however, the same is not necessarily the case, since an operator can
3466 detect an emitter in its surroundings without information on its specific location
3467 (Ruxton, 2009).

3468

3469

3470

3471 Chemical camouflage

3472 There are many examples of chemical camouflage, mostly of which come from
3473 eusocial insects. Because of the inconsistency with which the term ‘chemical
3474 camouflage’ has been used within chemical ecology, and the confusion that has
3475 resulted, the terminology for this kind of camouflage was recently reviewed (von
3476 Beeren et al., 2012). The accepted terminology became: ‘chemical crypsis’ when an
3477 operator does not detect an emitter as a discrete entity (background matching), and no
3478 reaction is caused in the operator; ‘chemical masquerade’ when the operator detects the
3479 mimic but misidentifies it as an uninteresting entity (causing no reaction in the
3480 operator); and ‘chemical mimicry’ when an organism is detected as an interesting entity
3481 by the operator (causing a reaction in the operator) (von Beeren et al., 2012). On the
3482 other hand, chemical insignificance can also occur when an organism lacks odor, which
3483 is known for insects, mainly obligately parasitic species, including slave-making ants.
3484 Using this strategy, parasites and queens of slave-making ants can break into a host ant
3485 species’ nest without being attacked (Lenoir et al., 2001).

3486 The moth caterpillar (*Biston robustum*) uses visual masquerade by being visually
3487 similar to the twigs of their host plants, and thus may avoid human or bird (mainly
3488 visually oriented) detection (Akino et al., 2004) (Fig. 3). However, this species also uses
3489 chemical crypsis, with their odor resembling those of their host plants, leading them to
3490 be ignored by potential predators that are chemically oriented, such as ants (Fig. 4).
3491 Furthermore, the diet of the moth caterpillar influences its appearance and its chemical
3492 odor. Akino et al. (2004) demonstrated that when the host plant of these caterpillars is
3493 changed, the caterpillars no longer visually look like the twigs of their previous host
3494 plant and they acquired the chemical odor of the new host plant on which they were
3495 placed. The same has been documented for treehoppers (*Guayaquila xiphias*), whose

3496 chemical crypsis allows them to attract predaceous bodyguards (ants) at reduced risk of
3497 falling prey themselves since they possess high chemical similarity to their host plant
3498 (Silveira et al., 2009). The filefish (*Oxymonacanthus longirostris*) feeds on coral and
3499 also shows a diet-induced chemical crypsis that decreases its detection by predatory cod
3500 (*Cephalopholis* spp.) (Brooker et al., 2015).

3501

3502 **Electric camouflage**

3503 Electric camouflage, also known as bioelectric crypsis, occurs when an electric
3504 signal is modified in a way that makes the detection of the emitter more difficult for the
3505 operator. Such electric signals are only detected in water, due to its physical properties
3506 as a medium, and are used mainly by fish, despite reports of their use by a few
3507 amphibian species. They are also only efficient over short distances but can be used to
3508 detect organisms even if they are buried, unlike vision (Ruxton, 2009).

3509 The electrical discharges that some predatory electric fish use to find their prey
3510 do no contrast with lightning noise, and thus are useful for approaching prey without
3511 being detected (Hopkins, 1973). In other words, these fish likely camouflage their
3512 electrical signals to hunt.

3513 It is well-known that the cuttlefish (*Sepia officinalis*) uses visual camouflage, but
3514 these cephalopods can also use bioelectric crypsis by using a behavioral freeze response
3515 to predator stimulus by flattening themselves, diminishing their breathing rate, and
3516 closing their orifices, leading to a reduction in their bioelectric fields which predators,
3517 such as sharks, can detect (Bedore et al., 2015) (Fig. 5).

3518

3519

3520

3521 **Motion camouflage**

3522 Even though stillness can be essential for camouflage to work for an organism,
3523 the presence of movement can be fundamental for another kind of crypsis: motion
3524 camouflage. Motion camouflage can be achieved if an organism's movement occurs in
3525 a way that decreases the probability of the organism's detection (Stevens & Merilaita,
3526 2009). For example, some insects, such as males of the Australian emperor dragonfly
3527 (*Hemianax papuensis*) use motion camouflage to disguise themselves as stationary
3528 when in fact they are performing territorial aerial maneuvers (Mizutani et al., 2003)
3529 (Fig. 6).

3530 Despite looking like old leaves, the stick insect (*Extatosoma tiaratum*) pays
3531 attention to environmental cues and adjusts its behavior accordingly, such as using a
3532 swaying behavior in windy conditions to reduce the ease with which it can be
3533 distinguished visually from surrounding plants (Bian et al., 2016). Its movements are
3534 consistent in frequency with the movement of moving foliage, and thus can represent
3535 motion camouflage or masquerade, or a combination of both (Bian et al., 2016).

3536

3537 **Tactile camouflage**

3538 Some organisms use touch to communicate or find prey, and thus this signal can
3539 be exploited to hamper detectability as a camouflage strategy. For example, due to a
3540 mutualistic association with certain sponges (*Mycale adhaerens* and *Myxilla*
3541 *incrustans*), scallops (*Chlamys hastata* and *C. rubida*) use tactile camouflage against
3542 starfish predators (*Evasterias troschelii*) and escape because their sponge-cover
3543 drastically reduces the adhesive ability of tube-feet by altering their surface texture,
3544 thereby significantly reducing the probability of their capture (Bloom, 1975).

3545 A chemical-tactile camouflage seems to occur when the blue mussel (*Mytilus*
3546 *edulis*) is fouled by its hydrozoan parasite (*Laomedea flexuosa*), because the mussel's
3547 predator, the shore crab (*Carcinus maenas*), retreats from mussels on first contact when
3548 they are thusly fouled (Enderlein et al., 2003) (Fig. 7). Theoretical models suggest that
3549 the foot morphology of some dinosaurs caused their steps to produce seismic waves that
3550 could be detected through mechanoreceptors, and thus could be camouflaged by seismic
3551 wave motion camouflage, which would reduce the probability of detection by ambush
3552 predators or by prey (Blanco et al., 2018) (see **Mechanoreceptors** in this book).

3553

3554 **Strategies against camouflage**

3555 Predators and prey possess their own strategies against camouflage, but these
3556 have been mainly studied in predators. Predation can maintain, or prevent the origin of,
3557 certain color patterns and polymorphisms of prey due to a variety of biological
3558 phenomena including perceptual processes, such as search images (see **Search Image** in
3559 this book), optimal foraging (see **Optimal Foraging Theory** in this book), and learning
3560 (see **Learning** in this book) (Endler, 1988). This is because the majority of species are
3561 preyed upon by more than one species that possess different foraging strategies and
3562 perception and learning abilities, which influences the forms (morphs) that are selected
3563 (Endler, 1988). Thus, some factors of the predatory species influence, as for example
3564 their cognitive and sensory abilities, food choice, timing of predation, among others, as
3565 well as some anti-predator factors such as camouflage, background choice and other
3566 conditions and defenses used against the predators after it is detected as for example
3567 running away, mechanical defenses, and distastefulness to the predators (Endler, 1988).

3568

3569

3570 Conclusion

3571 Camouflage is a strategy of an organism that decreases its detectability and
3572 recognition by prey or predators, and is dependent on behavior, background,
3573 environmental conditions, and the cognition and senses of the operator and the emitters.
3574 Although widely studied from the visual perspective, there is evidence that camouflage
3575 can also be acoustic, chemical, electric, motion, and tactile, with some organisms being
3576 able to exploit more than one kind of camouflage depending on the cognition of
3577 different operators. Nonetheless, for these other senses, there exists, in general, less
3578 evidence. This lack of evidence does not necessarily mean that these are rare cases in
3579 nature, but instead that there have been fewer studies involving senses other than vision.
3580 Furthermore, what has been learned about visual camouflage can also be studied and
3581 applied to other senses if the characteristics of each signal are respected. There remain
3582 open questions regarding the costs performing camouflage, as well as why some
3583 organisms are selected for some kinds of camouflage and others are not, and for another
3584 strategy instead, such as mimicry or aposematism, for example. It is known that
3585 operator influences, and some characteristics of individuals can be selected due to
3586 different pressures from different operators. To elucidate the morphological and
3587 behavioral constraints to the evolution of cryptic traits, comparative phylogenetic
3588 methods seem to hold the most promise.

3589

3590 Cross References

3591

3592 Adaptation

3593 Alarm Calls

3594 Aposematism

- 3595 Color Change
- 3596 Countershading
- 3597 Cryptic Coloration
- 3598 Disruptive Coloration
- 3599 Evolution
- 3600 Frequency-Dependent Selection
- 3601 Habitat
- 3602 Learning
- 3603 Mechanoreceptors
- 3604 Mimicry
- 3605 Morphology
- 3606 Natural Selection
- 3607 Optimal Foraging Theory
- 3608 Predator
- 3609 Prey
- 3610 Polymorphic
- 3611 Search Image
- 3612 Self-Decoration in Dolphins

3613

3614 **References**

3615 As referências seguem as normas da *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*.

3616 <https://www.dropbox.com/s/87ugo0nc1b26a05/Author%20Guidelines%20EACB.pdf?dl>

3617 [=0](#).

3618 Akino, T., Nakamura, K.-i., & Wakamura, S. (2004). Diet-induced chemical
3619 phytomimesis by twig-like caterpillars of *Biston robustum* Butler (Lepidoptera:

- 3620 Geometridae). *Chemoecology*, 14(3-4), 165-174. [https://doi.org/10.1007/s00049-](https://doi.org/10.1007/s00049-004-0274-4)
3621 [004-0274-4](https://doi.org/10.1007/s00049-004-0274-4).
- 3622 Alcock, J. (2009). *Animal behavior: An evolutionary approach* (9th ed.). Sunderland,
3623 MA: Sinauer Associates.
- 3624 Bayly, K. L., & Evans, C. S. (2003). Dynamic changes in alarm call structure: a strategy
3625 for reducing conspicuousness to avian predators?. *Behaviour*, 140(3), 353-369.
3626 <https://doi.org/10.1163/156853903321826675>.
- 3627 Bedore, C. N., Kajiura, S. M., & Johnsen, S. (2015). Freezing behaviour facilitates
3628 bioelectric crypsis in cuttlefish faced with predation risk. *Proceedings of the*
3629 *Royal Society of London B: Biological Sciences*, 282(1820), 20151886.
3630 <http://doi.org/10.1098/rspb.2015.1886>.
- 3631 Bian, X., Elgar, M. A., & Peters, R. A. (2016). The swaying behavior of *Extatosoma*
3632 *tiaratum*: motion camouflage in a stick insect?. *Behavioral Ecology*, 27(1), 83-
3633 92. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv125>.
- 3634 Blanco, R. E., Jones, W. W., & Benech, N. (2018). The seismic wave motion
3635 camouflage of large carnivorous dinosaurs. *Journal of Theoretical Biology*,
3636 459(1), 154-161. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2018.10.010>.
- 3637 Bloom, S. A. (1975). The motile escape response of a sessile prey: a sponge-scallop
3638 mutualism. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 17(3), 311-
3639 321. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(75\)90006-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(75)90006-4).
- 3640 Bond, A. B., & Kamil, A. C. (1998). Apostatic selection by blue jays produces balanced
3641 polymorphism in virtual prey. *Nature*, 395(6702), 594-596.
3642 <https://doi.org/10.1038/26961>.
- 3643 Brakefield, P. M. (2009). Crypsis. In: V. H. Resh & R. T. Cardé (Eds.). *Encyclopedia of*
3644 *Insects* (2nd ed.) (pp. 236-239). London: Elsevier.

- 3645 Brooker, R. M., Munday, P. L., Chivers, D. P., & Jones, G. P. (2015). You are what you
3646 eat: diet-induced chemical crypsis in a coral-feeding reef fish. *Proceedings of*
3647 *the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 282(1799), 20141887.
3648 <http://doi.org/10.1098/rspb.2014.1887>.
- 3649 Clare, E. L., & Holderied, M. W. (2015). Acoustic shadows help gleaning bats find
3650 prey, but may be defeated by prey acoustic camouflage on rough surfaces. *Elife*,
3651 4, e07404. <https://doi.org/10.7554/eLife.07404.001>.
- 3652 Edmunds, M. (2008). Crypsis. In: J. L. Capinera (Ed.). *Encyclopedia of Entomology*
3653 (2nd ed.) (pp. 1122-1128). Dordrecht: Springer.
- 3654 Enderlein, P., Moorthi, S., Röhrscheidt, H., & Wahl, M. (2003). Optimal foraging
3655 versus shared doom effects: interactive influence of mussel size and epibiosis on
3656 predator preference. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*,
3657 292(2), 231-242. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(03\)00199-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00199-0).
- 3658 Endler, J. A. (1988). Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic
3659 coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B:*
3660 *Biological Sciences*, 319(1196), 505-523.
3661 <https://doi.org/10.1098/rstb.1988.0062>.
- 3662 Hopkins, C. D. (1973). Lightning as background noise for communication among
3663 electric fish. *Nature*, 242(5395), 268-269. <https://doi.org/10.1038/242268a0>.
- 3664 Klump, G. M., Kretzschmar, E., & Curio, E. (1986). The hearing of an avian predator
3665 and its avian prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18(5), 317-323.
3666 <https://doi.org/10.1007/BF00299662>.
- 3667 Lenoir, A., d'Ettorre, P., Errard, C., & Hefetz, A. (2001). Chemical ecology and social
3668 parasitism in ants. *Annual Review of Entomology*, 46(1), 573-599.
3669 <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.573>.

- 3670 Marshall, N. J., & Messenger, J. B. (1996). Colour-blind camouflage. *Nature*,
3671 382(6590), 408-409. <https://doi.org/10.1038/382408b0>.
- 3672 Mizutani, A., Chahl, J. S., & Srinivasan, M. V. (2003). Motion camouflage in
3673 dragonflies. *Nature*, 423(6940), 604. <https://doi.org/10.1038/423604a>.
- 3674 Ruxton, G. D. (2009). Non-visual crypsis: a review of the empirical evidence for
3675 camouflage to senses other than vision. *Philosophical Transactions of the Royal*
3676 *Society of London B: Biological Sciences*, 364(1516), 549-557.
3677 <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0228>.
- 3678 Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2004). *Avoiding attack: the evolutionary*
3679 *ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. New York: Oxford University
3680 Press.
- 3681 Silveira, H. C. P., Oliveira, P. S., & Trigo, J. R. (2009). Attracting predators without
3682 falling prey: chemical camouflage protects honeydew-producing treehoppers
3683 from ant predation. *The American Naturalist*, 175(2), 261-268.
3684 <https://doi.org/10.1086/649580>.
- 3685 Skelhorn, J., Rowland, H. M., Speed, M. P., & Ruxton, G. D. (2010). Masquerade:
3686 camouflage without crypsis. *Science*, 327(5961), 51.
3687 <https://doi.org/10.1126/science.1181931>.
- 3688 Stevens, M., & Merilaita, S. (2009). Animal camouflage: current issues and new
3689 perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B:*
3690 *Biological Sciences*, 364(1516), 423-427.
3691 <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0217>.
- 3692 Stevens, M., & Ruxton, G. D. (2018). The key role of behaviour in animal camouflage.
3693 *Biological Reviews*, 2018, 1-19. <https://doi.org/10.1111/brv.12438>.

3694 von Beeren, C., Pohl, S., & Witte, V. (2012). On the use of adaptive resemblance terms
3695 in chemical ecology. *Psyche*, 2012, 635761. <http://doi.org/10.1155/2012/635761>.
3696



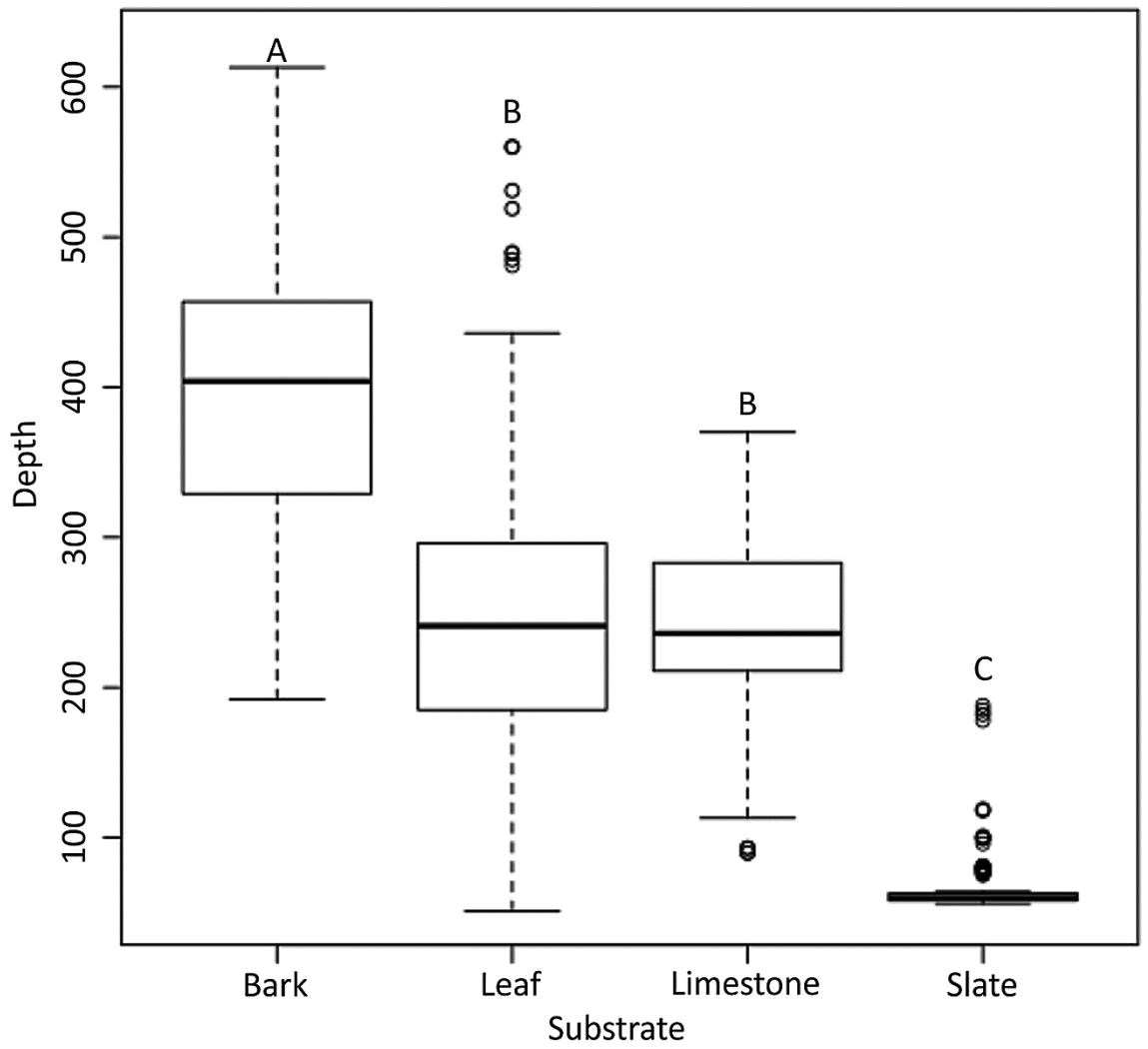
3697

3698

Figure 1.

3699

3700



3701

3702

Figure 2.

3703

3704



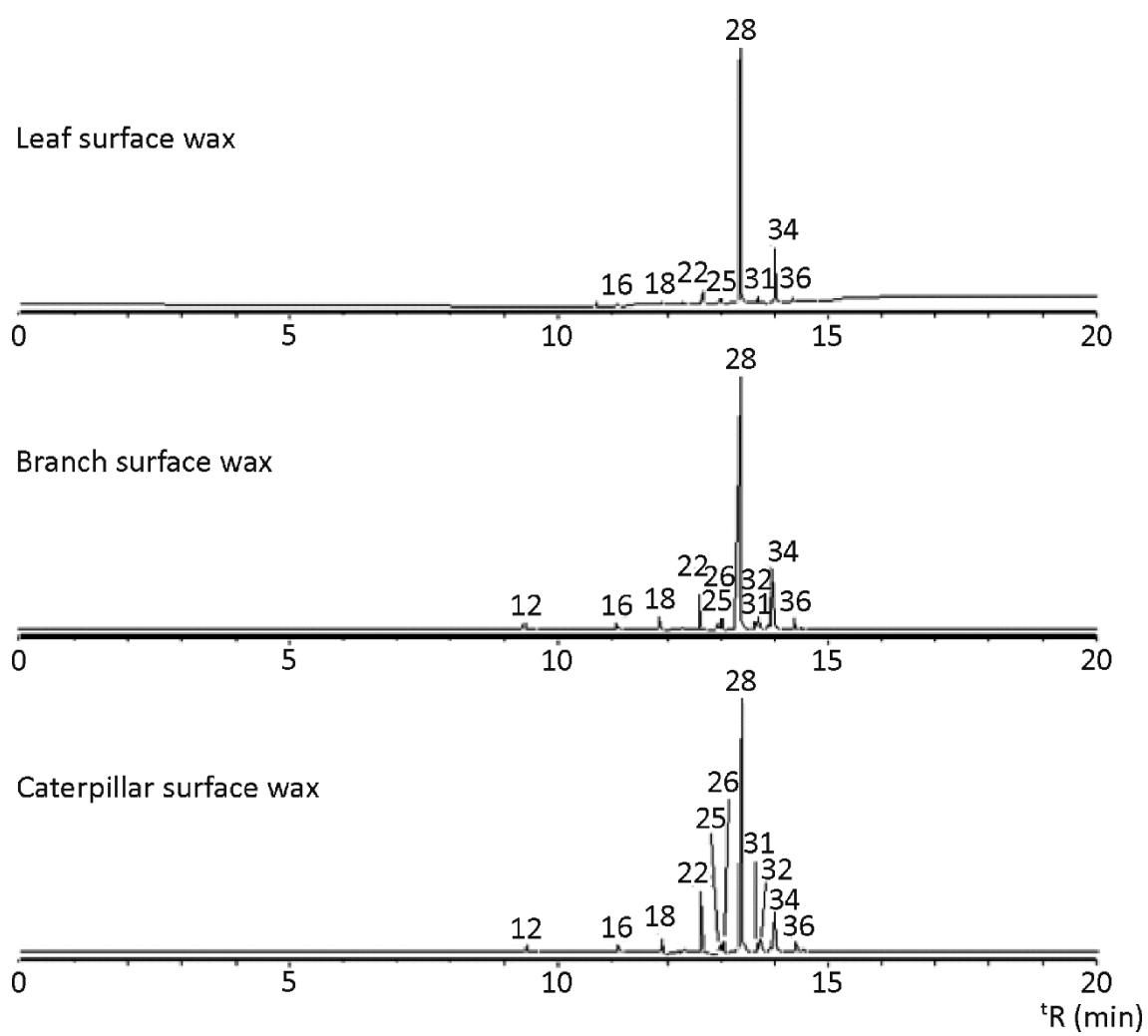
3705

3706

Figure 3.

3707

3708



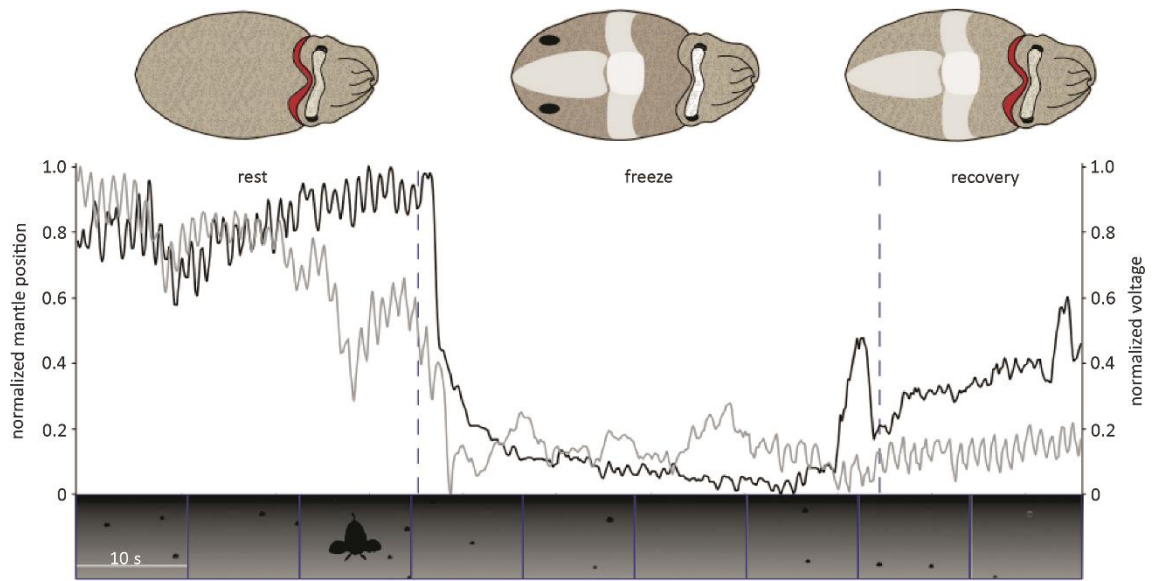
3709

3710

Figure 4.

3711

3712



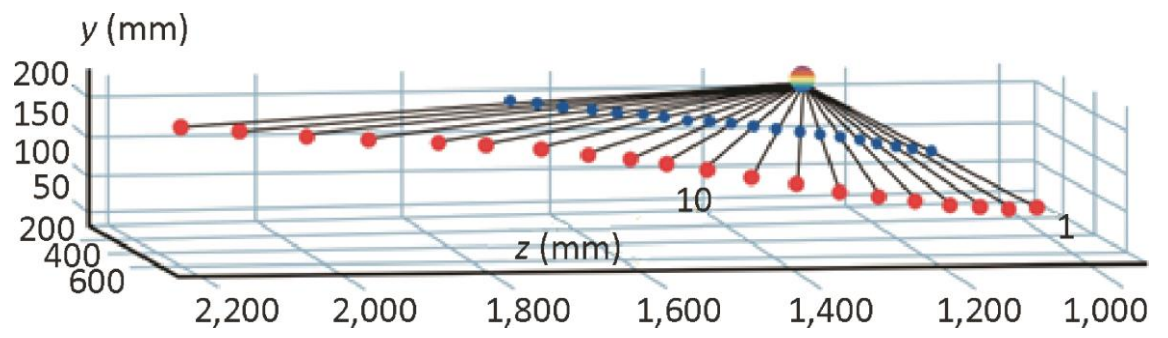
3713

3714

Figure 5.

3715

3716



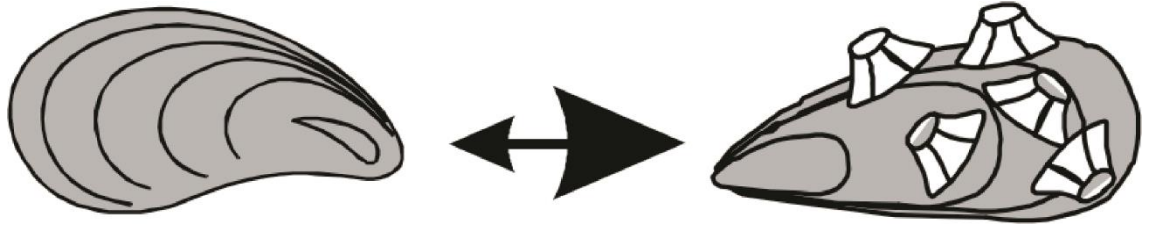
3717

3718

Figure 6.

3719

3720



3721

3722

Figure 7.

3723

3724

3725

Figure legends

3726

3727

3728

3729

3730

3731

3732

3733

3734

3735

3736

3737

3738

3739

3740

3741

3742

3743

3744

3745

3746

3747

3748

Figure 1. The thorny devil lizard (*Moloch horridus*) shows morphological similarity with the background (dead leaves) while it remains still. Photo courtesy of © John Alcock.

Figure 2. Different substrates where moths rest and can be acoustically camouflaged. Bark is the most difficult surface for echolocation by bats, while slate is easier. Photo by © Clare & Holderied (2015) licensed under Creative Commons.

Figure 3. The moth caterpillar (*Biston robustum*) uses visual masquerade, being visually similar to the twigs of its host plants. Republished with permission of Springer Nature, from © Akino et al. (2004).

Figure 4. The moth caterpillar (*Biston robustum*) uses chemical crypsis, with its odor resembling that of their host plants. Republished with permission of Springer Nature, from © Akino et al. (2004).

Figure 5. The cuttlefish (*Sepia officinalis*) can use bioelectric crypsis in response to a looming predator. Both the frequency and amplitude of body movements and bioelectric cues are reduced during their freeze response. Republished with permission of The Royal Society, from © Bedore et al. (2015).

Figure 6. An interaction between two males of the Australian emperor dragonfly (*Hemianax papuensis*) where the emitter (smaller dots behind) uses motion camouflage to disguise itself as stationary from the operator (bigger dots in the front), when in fact

3749 they are performing territorial aerial maneuvers. Republished with permission of
3750 Springer Nature, from © Mizutani et al. (2003).

3751

3752 Figure 7. A chemical-tactile camouflage seems to occur when the blue mussel
3753 (*Mytilus edulis*) is fouled by its hydrozoan parasite (*Laomedea flexuosa*). The mussel
3754 predator, the shore crab (*Carcinus maenas*), prefers to feed on mussels without the
3755 epibiont (arrow points at significantly preferred prey). Republished with permission of
3756 Elsevier, from © Enderlein et al. (2003).