

KRZYSZTOF PABIS

*Katedra Zoologii Bezkręgowców i Hydrobiologii  
Uniwersytet Łódzki.  
Banacha 12/16 Łódź  
E-mail: cataclysta@wp.pl*

## GRUPY TROFICZNE GAŚIENIC MOTYLI – PERSPEKTYWA EWOLUCYJNA

### WSTĘP

Zdecydowana większość gąsienic motyli (ponad 99% gatunków) odżywia się pokarmem roślinnym (PIERCE 1995), w tym w zdecydowanej większości liśćmi i łodygami roślin zielonych. Mogą one żerować na roślinach lub wewnątrz ich tkanek. Zjadane są jednak wszystkie ich części: kwiaty, owoce, dojrzałe i niedojrzałe nasiona, galasy stworzone przez inne owady, korzenie, ale również kora oraz zdrewniałe pnie drzew i gałęzie (SCOBLE 1995, POWELL i współaut. 1998). Gąsienice niektórych przedstawicieli rodziny Crambidae (Acentropinae i Pyraustinae) oraz przedstawiciel Arctiidae, *Paracles laboulbeni* (Bar), związane są z roślinami wodnymi i posiadają liczne przystosowania do życia w

środowisku wodnym (MEY i SPEIDEL 2008). Natomiast *Cactoblastis cactorum* Berg (Pyralidae) odżywia się kaktusami z rodzaju *Opuntia* (ZIMMERMANN i współaut. 2000). Motyle są obecnie największą na świecie, wyprzedzającą nawet chrząszcze, grupą organizmów odżywiających się roślinami (POWELL i współaut. 1998, GRIMALDI i ENGEL 2005). Można jednak wśród gąsienic motyli wyróżnić jeszcze kilka innych grup troficznych takich jak: detrytosożercy, mycetofagi, koprofagi, drapieźniki, pasożyty i parazytoidy. W każdej z tych grup pojawiły też oczywiście różnorodne, zarówno morfologiczne, jak i biochemiczne czy behawioralne przystosowania związane ze zdobywaniem pokarmu.

### EWOLUCJA ROŚLINOŻERNOŚCI U MOTYLI

Motyle wyewoluowały najprawdopodobniej we wczesnej jurze, tak jak i blisko z nimi spokrewnione chruściki (Trichoptera), z przedstawiciela parafiletycznej grupy owadów żyjącej od triasu do kredy i określanej jako „rodzina” Necrotauliidae. Najstarsze znane skamieniałości motyli (*Archaeolepis mane* (Whalley)) pochodzą z wczesnego okresu jurajskiego sprzed 190 milionów lat (GRIMALDI i ENGEL 2005). Larwy pierwszych motyli, podobnie jak larwy ich przodków, były związane z ziemią i ściółką i odżywiały się detrytusem roślinnym (KRISTENSEN i współaut. 2007, STEKOLNIKOV i KORZEEV 2007). Następnym pokarmem były już naj-

prawdopodobniej grzyby oraz mchy i wątrobowce (PIERCE 1995, GRIMALDI i ENGEL 2005).

To jak wyglądały oraz jaki pokarm wykorzystywały pierwsze motyle możemy wywnioskować na podstawie badań przedstawicieli najbardziej pierwotnej z żyjących obecnie rodzin, które pojawiły się już na przełomie jury i kredy. U postaci dorosłych w tych rodzinach występuje gryzący aparat gębowy. Należą do nich: Micropterigidae (podrząd Zeugloptera), Agathiphagidae (podrząd Aglossata) i Heterobathmiidae (podrząd Heterobathmiina). Pierwszy podział linii filogenetycznej luskoskrzydłych to podział na Zeuglopte-

ra i wszystkie pozostałe motyle (KRISTENSEN i współaut. 2007).

Micropterigidae to najbardziej pierwotna rodzina motyli. Gąsienice większości z około 120 opisanych gatunków odżywiają się grzybami i wątrobowcami oraz rozkładającymi się szczątkami roślin (GRIMALDI i ENGEL 2005). Natomiast wszystkie ich związki z roślinami kwiatowymi są traktowane jako wtórne. Pozostałe dwie pierwotne rodziny związane są z roślinami wyższymi. Jedyne dwa znane obecnie gatunki Agathiphagidae mają beznogie larwy, które odżywiają się nasionami reliktowych nagozalążkowych z rodzaju *Agathis* (Araucariaceae). Występują one w Australii i na niektórych wyspach południowo-zachodniego Pacyfiku (POWELL i współaut. 1998, GRIMALDI i ENGEL 2005). Żyjące w południowej części Ameryki Południowej Heterobathmiidae (10 gatunków) stanowią pierwszą linię motyli minujących (wygryzających miękisz liścia) liście. Ich gąsienice żyją na reliktowych bukach południowych (*Nothofagus* spp., Nothofagaceae). Gąsienice te różnią się od innych motyli minujących, które pojawiły się później w ewolucji. Nie są one związane tylko z jednym liściem, ale mogą przechodzić i zmieniać liście w czasie żerowania. Stanowią one najprawdopodobniej podstawową linię ewolucyjną dla motyli odżywiających się roślinami okrytozalążkowymi (POWELL i współaut. 1998, GRIMALDI i ENGEL 2005, KRISTENSEN i współaut. 2007). Również u pierwotnych motyli posiadających zdolną do zwijania ssawkę (Glossata), znanych już na początku okresu kredowego takich jak: Eriocraniidae, Acanthopterocetidae (140-135 milionów lat temu) czy pierwszych Heteroneura: Adelidae i Nepticulidae, występują gąsienice minujące związane już z okrytozalążkowymi (POWELL i współaut. 1998).

Coraz częściej dyskutowana bywa pozycja Agathiphagidae jako grupy siostrzanej wszystkich pozostałych motyli. Następny podział linii filogenetycznych mógł nastąpić pomiędzy Agathiphagoidea oraz Heterobathmioidea + Glossata (KRISTENSEN i współaut. 2007).

Obecnie dyskutowane są dwie teorie prezentujące możliwy scenariusz ewolucji roślinożerności u motyli. Pierwsza mówi, że pojawiła się ona najpierw w odniesieniu do roślin nagozalążkowych (Agathiphagidae), a potem do okrytozalążkowych, i mogła wyewoluować z detrytusożerności równoległe w różnych grupach motyli. Przejście do minowania liści pojawiłoby się w co najmniej w sześciu liniach [Aglossata, Heterobathmi-

na, Eriocraniomorpha, Adelomorpha, Nepticulomorpha oraz w grupie, która pojawiła się dopiero w środkowej kredzie (Tineiformes + Yponomeutiformes + Gelechiiformes)] i byłoby związane z uproszczeniem budowy gąsienic i równoległym powstaniem u postaci dorosłych pokładełka zdolnego to przebijania tkanki liścia. Dodatkowo teorię tą potwierdza różnicowanie morfologiczne pokładełka w tych grupach. (STEKOLNIKOV i KORZEEV 2007).

Możliwe jest również, że wszystkie motyle, z wyjątkiem Micropterigidae, mają wspólnego przodka związanego z roślinami wyższymi lub że wszystkie z wyjątkiem Micropterigidae i Agathiphagidae miały przodka związanego z okrytozalążkowymi, a zależność ta pojawiła się raz w początkowej fazie ewolucji motyli na przełomie jury i kredy. Wszystkie Heterobathmiidae oraz olbrzymia większość obecnie żyjących Glossata to roślinożercy. Monofiletyczność Glossata wydaje się silnie potwierdzona. Roślinożerność mogła pojawić się u motyli jedynie raz, natomiast wszystkie odstępstwa od niej, takie jak detrytusożerność czy odżywanie strzępkami grzybów u Glossata, byłyby wtórne (KRISTENSEN i współaut. 2007). Trudności pojawiają się gdy potraktujemy życie w ziemi i odżywanie się detrytusem u rodzin takich jak Hepialidae i Tineidae jako pierwotne. Dodatkowo istotne jest tu występowanie u owadów dorosłych w tych rodzinach niektórych prymitywnych cech aparatu gębowego. U Tineidae ma on niektóre cechy typowe dla pierwotnych Zeugloptera. Wtedy należałoby skłonić się w kierunku hipotezy mówiącej o kilkakrotnym pojawieniu się roślinożerności (STEKOLNIKOV i KORZEEV 2007). Przejście motyli na rośliny wyższe mogło nastąpić u gąsienic, które we wczesnych stadiach odżywiają się detrytusem lub grzybami, a następnie przechodzą na korzenie roślin wyższych (POWELL i współaut. 1998).

Następnym ważnym etapem było przejście motyli od minowania do żerowania na zewnątrz liści. Już u minujących liście motyli pojawiła się u owadów dorosłych prymitywna ssawka służąca do spijania soku z uszkodzonych roślin oraz wody (Eriocraniidae, Acanthopterocetidae, Lophocoronidae). Następnie owady dorosłe zaczęły odżywiać się nektarem i rozpoczęła się koewolucja z okrytozalążkowymi. Po raz pierwszy ten rodzaj pokarmu pojawił się u Adelomorpha. Wysokoenergetyczny pokarm, bogaty w węglowodany i aminokwasy jakim jest nektar,

dał możliwość przyspieszenia możliwości dyspersji, rozwoju mechanizmów obronnych, wykorzystania feromonów, ale również przyspieszył rozszerzanie się puli roślin wykorzystywanych jako pokarm. Pomimo że spijanie nektaru u dorosłych motyli pojawiło się jeszcze na etapie gąsienic minujących, to jego najsilniejszy rozwój był skorelowany z pojawieniem się odżywiania gąsienic na zewnątrz roślin pokarmowych, co mogło mieć silny wpływ na tę zmianę (STEKOLNIKOV i KORZEEV 2007).

Przejście do odżywiania się na zewnątrz roślin również mogło mieć miejsce kilkakrotnie, ale najbardziej rozpowszechnione jest wśród tak zwanych motyli większych (Macrolepidoptera). Ścieżka ewolucyjna prowadząca od minowania do życia na roślinach mogła przebiegać przez takie motyle, których gąsienice we wczesnych stadiach minują, a w stadiach późniejszych przechodzą na rośliny (POWELL i współaut. 1998), takich jakie znamy obecnie u Bucculatricidae (STEKOLNIKOV i KORZEEV 2007).

Jednak dopiero począwszy od pojawienia się grupy Cossiformes, a więc od około 90 milionów lat temu, ewolucja odżywiania gąsienic zachodziła w kierunku zewnętrznej roślinożerności. Scenariusz ten mógł przebiegać od detrytusożerności, jedzenia drewna, wgryzania się w gałęzie (Cossiformes: Cossidae, Sesiidae, Castniidae), do minowania i w końcu żerowania na zewnątrz liści (Cossiformes: Zygaenidae, Limacodidae, Choreutidae) lub od minowania, gdy przyjąć, że roślinożerność pojawiła się u motyli tylko raz. Należy też zwrócić uwagę na to, że to właśnie u Zygaenidae, mających gąsienice żerujące na zewnątrz roślin, nastąpił dalszy rozwój ssawki i przystosowań do odżywiania nektarem (STEKOLNIKOV i KORZEEV 2007).

Silne zróżnicowanie w obrębie motyli nastąpiło więc dopiero w końcu kredy i we wczesnym trzeciorzędzie razem z silnym rozwojem roślin kwiatowych. Radiacja ta miała więc miejsce stosunkowo niedawno w porównaniu do innych rzędów owadów (GRIMALDI i ENGEL 2005).

Gąsienice obecnie żyjących motyli są związane z takimi grupami roślin jak: nagozależkowe, okrytozależkowe, paprocie, mchy i wątrobowce. Istnieją więc motyle związane z bardziej pierwotnymi roślinami. Oprócz pierwotnych Micropterigidae na mchach żyją między innymi przedstawiciele: Psychidae, Oecophoridae, Gelechiidae, Tortricidae i Pyralidae (Scoble 1995). Gąsienice *Catop-*

*tria furcatellus* Zetterstedt (Crambidae) oraz *Euptychia* spp. (Nymphalidae) odżywiają się widłakami (SCOBLE 1995). Z kolei przedstawiciele Lithinini (Geometridae, Ennominae) żyją na paprociach (WEINTRAUB i współaut. 1995), a cała rodzina Callidulidae jest związana wyłącznie z tymi roślinami (SCOBLE 1995). Niektóre gatunki Lithosiinae odżywiają się epifitycznymi glonami porastającymi korę drzew i glonowym komponentem porostów (SCOBLE 1995, MOSKOWITZ i WESTPHAL 2002).

Jednak olbrzymia większość motyli, wszystkie większe nadrodziny, odżywiają się roślinami okrytozależkowymi. Wiele grup motyli jest związanych z określonymi wyższymi taksonami okrytozależkowych. Nie stwierdzono jednak żadnego ewolucyjnego trendu do powiązania ewolucji motyli i ich roślin pokarmowych. Może to być spowodowane tym, że postacie dorosłe motyli, inaczej niż np. w przypadku innej dużej grupy roślinożerców (Coleoptera: Chrysomeloidea), nie są najczęściej związane pokarmowo z tymi samymi roślinami co ich larwy. Znaczenie może mieć jednak skład chemiczny roślin, bez względu na ich pokrewieństwo. Koewolucja mogła zachodzić właśnie na tym poziomie, a jej podstawą były relacje pomiędzy roślinami wytwarzającymi toksyczne substancje chroniące je przed roślinożercami a odpowiedzią na nie ze strony gąsienic (POWELL i współaut. 1998).

Nadal słabo poznane pozostają zależności pomiędzy mikroorganizmami, które można znaleźć w przelykach pokarmowych gąsienic, ich związkami z polifagią i monofagią, sposobem gryzienia liści, czy gatunkiem rośliny pokarmowej oraz bogatymi zespołami bakterii jakie znajdują się na liściach roślin (SITTENFELD i współaut. 2002, DILLON i DILLON 2004, XIANG i współaut. 2006). Symbiotyczne bakterie pełnią ważną rolę przy trawieniu pokarmu przynajmniej u niektórych motyli. Przedstawiciele Cossidae i Sesiidae, których gąsienice odżywiają się drewnem, są zależne od mikroorganizmów rozkładających celulozę; larwy *Galleria mellonella* (L.) (Pyralidae) przy rozkładzie pszczelego wosku prawdopodobnie też korzystają z pomocy bakterii. Bakterie mogą też uczestniczyć w rozkładzie toksycznych alkaloidów roślinnych. Potwierdzono to dla żyjącego na traganku (*Astragalus* sp.) rodzaju *Walshia* z rodziny Cosmopterigidae (BARBEHENN i KRISTENSEN 2003).

U motyli występują zarówno gatunki o gąsienicach polifagicznych, jak i monofagicznych. Gąsienice mogą wykorzystywać jako

rośliny pokarmowe od kilku do bardzo wielu roślin z różnych grup taksonomicznych, które mogą być zmieniane kilkakrotnie w ciągu bardzo krótkiego czasu. Można sobie wyobrazić takie częste zmiany np. u gatunków pobierających pokarm tylko w ciągu dnia. Gąsienice mogą po każdej nocy przechodzić na różne gatunki roślin. Należy jednak pamiętać, że polifagia nie oznacza, że wszystkie osobniki danego gatunku są polifagiczne. Najczęściej jest ona jedynie potencjalna, natomiast w mniejszej skali populacje danego gatunku są monofagiczne lub oligofagiczne (BERNAYS i SINGER 2002). Istnieje bowiem możliwość wywołania określonej preferencji u gąsienic, co jest w dużym stopniu zależne od tego na jakiej roślinie złożone były jaja, a więc od preferencji samicy w stosunku do miejsca ich składania, co często wiąże się również z dostępnością danego gatunku rośliny w określonym terenie (CUNNINGHAM i WEST 2001).

Przykładem mogą być różne strategie gąsienic zbadane dla dwóch potencjalnie polifagicznych gatunków motyli. Larwy *Grammia geneura* (Strecker) (Arctiidae) szybko się przemieszczają, często zmieniają rośliny pokarmowe i stosunkowo długi czas odpoczywają poza nimi. Strategia taka może być korzystna, aby nie przyjmować zbyt dużych ilości toksyn z jednego tylko gatunku rośliny lub nie odżywiać się zbyt długo na roślinie o niskiej wartości odżywczej. Poza tym gąsienice *G. geneura*, jak i większości Arctiidae, mają parzące włoski i są mniej narażone na ataki drapieżników, nie muszą więc pozostawać cały czas w jednym miejscu. Natomiast samice rozrzucają jaja, a nie składają ich na roślinach. Przeciwna sytuacja występuje u *Trichoplusia ni* (Hubner) (Noctuidae). Gąsienice nie przemieszczają się często i wykazują przywiązanie do pierwszej rośliny pokarmowej jaka została im podana. Są one jednocześnie ubarwione kryptycznie, a ich kolor różni się w zależności od koloru gatunku rośliny. Ograniczony ruch i brak zmian roślin pokarmowych pozwala więc dodatkowo skuteczniej unikać drapieżników. Samice składają jaja na roślinach (BERNAYS i SINGER 2002). Te dwa rodzaje strategii można zaobserwować u wielu gąsienic (SITTENFIELD i współaut. 2002).

U wielu gatunków preferencje pokarmowe gąsienic kształtują się w pierwszych stadiach życiowych i gąsienice takie zdecydowanie wybierają później ten pierwszy rodzaj pokarmu. Preferencje takie mogą być więc wywołane u młodych gąsienic i utrzymują się

nawet po kolejnych linieniach (JERMY i współaut. 1968, BERNAYS i SINGER 2002). Wyjątkiem są sytuacje, gdy u jakiegoś gatunku normalnym elementem cyklu życiowego jest zmiana rośliny pokarmowej w późniejszych stadiach larwalnych (GASTON i współaut. 1991). Wywołanie określonych preferencji może być związane z takimi procesami jak przyzwyczajaniem się do szkodliwych substancji, zwiększeniem zdolności ich przetwarzania i uczeniem się poprzez skojarzenia, a więc niejako magazynowaniem tych informacji w systemie nerwowym (BERNAYS i WEISS 1996). Postulowane jest też istnienie u gąsienic centrum pokarmowego w centralnym układzie nerwowym, w którym impulsy przekazywane przez chemoreceptory mogłyby być analizowane (SCHOONHOVEN i BLOM 1988). Przegląd tych mechanizmów, w tym aktywności neuronów znajdujących się w szczękach gąsienic, działania komórek smakowych odpowiedzialnych za rozpoznawanie różnych substancji roślinnych oraz możliwości magazynowania tych informacji, pokazuje, że nawet blisko spokrewnione gatunki mogą mieć różne systemy rozpoznawania składu chemicznego roślin (SCHOONHOVEN i VAN LOON 2002). Preferencji nie można wywołać, gdy gatunki roślin są bardzo blisko spokrewnione i występują u nich te same związki chemiczne. Gąsienice mogą wtedy przechodzić z jednego gatunku na drugi i nie wykazują przywiązania do pierwszej podanej im rośliny. Oznacza to, że to co zjada gąsienica w pierwszym stadium swojego życia może spowodować, że stanie się mniej polifagiczna lub wręcz monofagiczna, i może prowadzić do powstania w obrębie jednego gatunku grup o różnych preferencjach pokarmowych (KAROW 1989, TING i współaut. 2002).

Gdy larwa zmienia roślinę, często związane jest to z wykorzystaniem innych enzymów detoksykacyjnych, co powoduje koszty metaboliczne, a gdy enzymy takie nie są produkowane gąsienica nie jest w stanie przeżyć na nowej roślinie pokarmowej. Przykładem może tu być *Callosamia promethea* (Drury) (Saturniidae), której gąsienice nie przeżywają zmiany rośliny z *Sassafras albidum* (Nuttall) na zawierającą pochodne cyjankowe *Prunus serotina* Ehrh., która gdyby podano ją gąsienicom na początku mogłaby być wykorzystywana jako pokarm. (TING i współaut. 2002). Podobnie wygląda to u *Pieris brassicae* (L.). Larwy zebrane z *Brassicae oleracea* (L.) nie przeżyją na *Tropaeolum majus* L. (MA

1972). Takie różnice pomiędzy populacjami związanymi z różnymi roślinami mogą też być odzwierciedlone genetycznie jak np. w przypadku polifagicznej *Helicoverpa armigera* Hubn. (Noctuidae) (SUBRAMANIAN i MOHANKUMAR 2006).

W dalszej konsekwencji może to być jeden z pierwszych kroków w procesie specjacji (TING i współaut. 2002). Przykładem mogą tu być blisko spokrewnione gatunki z rodziny Papilionidae. *Papilio oregonius* Edwards związany jest z jednym gatunkiem rośliny, a *P. zelicaon* Lucas aż z 69 gatunkami z 2 rodzin. Ważna była tu ewolucja preferencji do składania jaj u samic, ale również pokrywanie się zasięgu potencjalnych roślin pokarmowych i zasięgu motyli (THOMPSON 1998).

Dzięki różnorodnym przystosowaniom fizjologicznym i biochemicznym wiele gatunków utylizuje toksyczne substancje zawarte w roślinach (NISHIDA 2002). Głównym miejscem przyswajania substancji pokarmowych i jednocześnie miejscem, gdzie zaczyna się ochrona przed trującymi substancjami jest środkowy odcinek jelita. Zachodzi tam intensywna detoksykacja i działają enzymy antyoksydacyjne (BARBEHENN i KRISTENSEN 2003). Innym ważnym zagadnieniem w powiązaniach między roślinami a gąsienicami jest zdolność przyswajania i wykorzystywania toksycznych substancji zawartych w roślinach do obrony, zamiast produkowania własnych toksyn lub jako ich uzupełnienie. Najczęściej są one przyswajane na etapie rozwoju larwalnego, choć może to mieć miejsce również u owadów dorosłych (BOPPRE 1997). Chronią one przed bardzo różnorodnymi drapieżnikami i pasożytami takimi jak: ptaki, pająki, mrówki, sieciarki czy błonkówki z rodziny Ichneumonidae (NISHIDA 2002, SIME 2002). Wykorzystywane są przede wszystkim substancje należące do trzech grup:

- metabolity terpenowe przez przedstawicieli Nymphalidae (Danainae i Nymphalinae), Arctiidae, Ctenuchidae, Geometridae i Sphingidae;

- metabolity fenolowe porostów przez Arctiidae (Lithosinae);

- metabolity zawierające azot (glikozydy cyjanogenne czy różnego rodzaju alkaloidy np. pirolizydynowe czy tropanowe) przez przedstawicieli kilku rodzin: Nymphalidae (Ithomiinae, Danainae, Heliconiinae, Nymphalinae, Acraeinae), Arctiidae, Lymantriidae, Sphingidae, Pyralidae, Noctuidae, Uraniidae, Papilionidae, Zygaenidae, Geometridae, Lycaenidae i Pieridae (NISHIDA 2002).

Ciekawe jest, że spośród wielu bardzo różnorodnych toksycznych substancji roślinnych i przy bardzo szerokim spektrum potencjalnie toksycznych roślin pokarmowych, przez gąsienice wykorzystywanych jest tylko kilka grup związków. Taki ograniczony zakres może być związany z chemicznym charakterem koewolucji pomiędzy motylami a roślinami (NISHIDA 2002). Należy zwrócić uwagę na to, że większość trujących substancji występujących w roślinach to substancje, które miały służyć obronie przed roślinożercami. Roślinożercy mogą się przystosować do nowych toksycznych substancji jako gatunki wyspecjalizowane lub posiadające stosunkowo szerokie spektrum pokarmowe, ale jednocześnie ponoszące koszty gorszego przyswajania wartości odżywczych. Wydaje się więc, że roślinożercy powinni lepiej sobie radzić z substancjami chemicznymi typowymi dla swoich roślin pokarmowych i ta zależność powinna być silniejsza u bardziej wyspecjalizowanych gatunków. Radiacja grupy roślin zawierającej dany zestaw toksycznych substancji pociąga więc za sobą radiację roślinożerców mogących neutralizować lub wykorzystywać te substancje (CORNELL i HAWKIN 2003).

Silne relacje, które wiążą z tą samą rośliną zarówno gąsienice, jak i postaci dorosłe są rzadkie. Również w ich kształtowaniu ważne są preferencje samic do miejsca składania jaj. Ciekawy przykład mutualizmu w relacji roślina-motył występuje w rodzajach *Tegeticula* i *Parategeticula* (Prodoxidae), które związane są z określonymi gatunkami Agavaceae. Występuje tu silny związek zarówno postaci dorosłych, jak i larw z jednym gatunkiem rośliny. Samica wyszukuje świeżo otwarte kwiaty jukki i składa w nich jaja zaznaczając jednocześnie kwiat feromonami, aby zniechęcić inne samice do składania jaj, a następnie przenosi na tak przygotowane miejsce pyłek zebrany w innym kwiecie, tym samym zapylając go. Larwy żywią się rozwijającymi się zalążkami (*Tegeticula*) lub owocami (*Parategeticula*). Początki takiego układu są najprawdopodobniej związane z typowym dla Prodoxidae zerowaniem gąsienic na nasionach i owocach. Później pojawiło się specyficzne składanie jaj. Następnym krokiem było prawdopodobnie pojawienie się ścisłego związku pokarmowego postaci dorosłych i kwiatów jukki. Podobne zależności stwierdzono jeszcze u kilku gatunków motyli takich jak np. *Upiga virescens* Hulst (Pyralidae), związana z kaktusem *Lophocereus schotti* Minor oraz kilkoma gatunkami

*Epicephala* (Gracillariidae) i wilczomleczy z rodzaju *Glochidion* (GRIMALDI i ENGEL 2005).

Tylko w obrębie żyjących obecnie gatunków odżywiających się pokarmem roślinnym występuje szereg różnorodnych przystosowań związanych z pobieraniem tego pokarmu. Gąsienice odżywiające się roślinami można podzielić na trzy główne grupy. Pierwsza to motyle minujące żyjące wewnątrz tkanek liści. Do drugiej należą motyle, których gąsienice drążą tunele w pniach, gałęziach, korzeniach lub owocach. Ostatnią kategorię stanowią gąsienice żyjące na roślinach i odżywiające się liśćmi i łodygami.

Motyle minujące liście spotykane są wielu rodzinach takich jak: Heterobathmiidae, Eriocraniidae, Acantheropteroctetidae, Nepticulidae, Opostegidae, Heliozelidae, Adelidae, Tischeridae, Gracillariidae, Bucculatricidae, Roeslerstammidae, Douglasiidae, Acrolepiidae, Argyresthiidae, Lyonetiidae i Elachistidae (POWELL i współaut. 1998). Największa grupa motyli minujących liście to Gracillarioidea (GRIMALDI i ENGEL 2005). Żyją one pomiędzy warstwami epidermy liści lub niekiedy w skrzydełkach nasion, np. klonów, i różnią się od gąsienic żyjących na roślinach. Przystosowania do takiego trybu życia to prognatyczna głowa (aparat gębowy skierowany do przodu), grzbietobrzusze spłaszczenie ciała oraz często występująca redukcja odnóży tułowiowych i posuwek (odnóży odwłokowych) oraz liczby oczu prostych. Aparat gębowy jest skierowany do przodu dzięki retrakcji szczytu głowy do przedtułowia (u gatunków odżywiających się tkanką liści) lub poprzez wydłużenie brzusznej strony głowy (u gatunków rozdzierających tkanki liścia i odżywiających się płynami w nich zawartymi). U gąsienic odżywiających się tkankami żuwaczki schodzą się, aby umożliwić odgryzanie i żucie. U tych żywiących się płynem, który wycieka z tkanek, żuwaczki są otwarte w czasie odżywiania się,

a przedni odcinek ciała porusza się na boki, co powoduje rozcinanie komórek epidermy i wypływ płynu (SCOBLE 1995). Gąsienice takie znane są też z inkluzji bursztynowych z wczesnej kredy (GRIMALDI i ENGEL 2005).

Gąsienice drążące tunele również żyją wewnątrz tkanek, którymi się odżywiają. Mają semiprognatyczne (nie w pełni skierowane do przodu) aparaty gębowe. Posuwki są zredukowane lub niekiedy brak ich w ogóle. Do grupy tej należą na przykład przedstawiciele Tortricidae (owoce) Cossidae, Sesiidae, Hepialidae (drewno i korzenie) oraz Pyralidae i Noctuidae (nasiona i łodygi). W przypadku gatunków żyjących w drewnie następuje znaczne wydłużenie cyklu życiowego związane z niską wartością odżywczą pokarmu (SCOBLE 1995, GRIMALDI i ENGEL 2005).

Ostatnią i jednocześnie najliczniejszą obecnie grupę roślinożerców stanowią gąsienice żyjące w odsłoniętych miejscach na roślinach, odżywiające się liśćmi i łodygami. Głowa u tych gąsienic jest cylindryczna i ma hypognatyczny (skierowany w dół) aparat gębowy. Gąsienice te są również bardziej mobilne, ponieważ często odpoczywają w innych miejscach niż te na których się odżywiają, często żerują w nocy, a na dzień chowają się. Są większe niż te, które żerują wewnątrz tkanek, zjadają więc więcej pokarmu i częściej muszą się przemieszczać w jego poszukiwaniu. Przepoczwarczenie, inaczej niż u minujących motyli, ma miejsce w różnych miejscach niekoniecznie w bezpośrednim sąsiedztwie pokarmu. Gąsienica przemieszcza się niekiedy na znaczne odległości. Wiele z gąsienic żyjących na wyeksponowanych miejscach ma też różnorodne przystosowania związane z obroną i unikaniem drapieżników: ubarwienie maskujące (kolor liści, łodyg, lub przypominają odchody) lub z drugiej strony, parzące włoski lub jaskrawe kolory pokazujące ich toksyczność (SCOBLE 1995).

#### DETRYTUSOŻERNOŚĆ I MYKOFAGIA

Detrytusożerność oraz odżywanie się ściółką występuje u kilku rodzin motyli. Należą do nich: Micropterigidae, Tineidae, Ericotidae, Acrolophidae, Oecophoridae, Lecithoceridae, Blastobasidae, Symmocidae i Tortricidae (POWELL i współaut. 1998), a także niektóre Lycaenidae (DUARTE i współaut. 2005) i przedstawiciele rodzaju *Hyposmocoma* (Cosmopterigidae) (GREHAN 1988). Również występujące jedynie na Nowej Zelandii Mne-

sarchaeidae są żyjącymi w ściółce detrytusożercami (GRIMALDI i ENGEL 2005). Niektórzy przedstawiciele Hepialidae żyją w ściółce lub pod ziemią, gdzie gąsienice budują oprzędy i odżywiają się detrytusem, grzybami i wątrobowcami lub drążą tunele w korzeniach. Niektóre Hepialidae początkowo odżywiają się grzybami, by następnie w dalszych stadiach przejść na pokarm roślinny (GREHAN 1988, 1989).

Istnieją więc również gąsienice mykofagiczne. Można wśród nich wyróżnić gatunki, które odżywiają się grzybami, grzybowymi komponentem porostów oraz gatunki detrytusożerne, gdzie grzyby są zjadane przypadkowo i niejako ubocznie. Obligatoryjnie grzybami odżywiają się przedstawiciele: Tineidae, Arrhenophanidae, Pyralidae (Phycytinae) i Noctuidae (YOSHIMATSU i NAKATA 2006). Większość przypadków mykofagii u motyli można spotkać u Tineidae. Podrodziny Nemapogoninae i Scardiinae należą tu do najbardziej typowych. Ich przedstawiciele odżywiają się grzybami lub rozkładającym się drewnem pokrytym grzybnią (SCOBLE 1995). Przedstawiciel Acrolophidae, *Amydria anceps* Walsingham, odżywia się grzybami na zewnątrz kolonii mrówek z rodzaju *Atta* (SANCHEZ-PENA i współaut. 2003). Niektórzy przedstawiciele Tortricidae odżywiają się rozkładającą się materią, a inni są fakultatywnym mykofagami. Mykofagia występuje też

u Oecophoridae, zwłaszcza wśród Australijskich motyli żyjących na martwych liściach eukaliptusa. Spotykana jest też u Geometridae (SCOBLE 1995). Na porostach żyją przedstawiciele kilku rodzin motyli: Arctiidae (Lithosinae), Noctuidae, Psychidae, Lycaenidae (Lipteninae) (SCOBLE 1995, PÖYKKÖ 2005) oraz Pyralidae (GRIMALDI i ENGEL 2005).

Mykofagia u motyli wyewoluowała prawdopodobnie z detrytusożerności, podczas której zjadane są również przypadkowo komórki grzybów. Mogło nastąpić zwiększanie udziału grzybów w diecie, co prowadziło stopniowo do obligatoryjnej mykofagii, przy jednoczesnej zwiększającej się zależności od enzymów wykorzystywanych normalnie przez grzyby do rozcinania ich własnej tkanki. Z kolei przejście do odżywiania się porostami nastąpiło najprawdopodobniej poprzez gatunki odżywiające się glonami, a następnie glonowym komponentem porostów, a nie od gatunków mykofagicznych (RAWLINS 1984).

#### ODŻYWIANIE SIĘ TKANKAMI POCHODZENIA ZWIERZĘCEGO

Istnieje również niewielka, ale jednocześnie bardzo różnorodna grupa motyli, które odżywiają się tkankami pochodzenia zwierzęcego lub są bardzo silnie związane pokarmowo ze zwierzętami i ich bezpośrednim otoczeniem. Niektóre związały się z kręgowcami. Żyją w norach ssaków, ptasich gniazdach lub odżywiają się padliną. Część stała się synantropijna. Większość z nich odżywia się keratyną: piórami ptaków, sierścią, skórą czy rogowymi wytworami naskórka. Znane są też nieliczne przypadki koprofagii.

Odżywianie się keratyną to bardzo rzadki przypadek u owadów, ponieważ tylko bardzo nieliczne posiadają odpowiednie enzymy (keratynazy). Przykładem mogą tu być niektóre Tineidae, które stały się szkodnikami wełnianych ubrań (SCOBLE 1995). Tineidae odżywiające się keratyną, jak np. *Tineola* spp., mają szeroki asortyment enzymów proteolitycznych, które przy praktycznie beztlenowych warunkach, wysokim pH i redukcyjnym środowisku są w stanie przerwać bardzo stabilne mostki dwusiarczkowe między resztami cysteinowymi (ROBINSON 2004). Bardzo ciekawym przykładem keratynofagii jest rodzaj *Ceratophaga* (Tineidae). Jest to jedyny rodzaj motyli, którego gąsienice odżywiają się twardą, suchą keratyną; północnoamerykański gatunek *Ceratophaga vicinella* (Dietz) odżywia się starymi pance-

rzami żółwi *Gopherus polyphemus* (Daudin) (DEYRUP i współaut. 2005).

Znanych jest też kilka gatunków motyli, których gąsienice są koprofagiczne. Jednak niektóre larwy, które żyją na odchodach, to w rzeczywistości keratynofagi. Keratynę zawierają odchody ssaków, jak np. nietoperzy, oraz wypluwki ptaków drapieżnych (SCOBLE 1995, BARBEHENN i KRISTENSEN 2003). Najwięcej koprofagów znanych jest w rodzinie Tineidae (COMMON i HORAK 1994). Z guano nietoperzy związane są gąsienice przedstawicieli kilku rodzin: Gelechiidae, Noctuidae (*Schrankia* spp.), Pyralidae (*Bocchoris acamasalis* (Walker), *Pyralis manihotalis* Guenee, *Aglossa pinguinalis* (L.)) oraz Tineidae (*Monopis* spp.) (WEINSTEIN i EDWARDS 1994, SANCHEZ-PINERO i PEREZ-LOPEZ 1998, FERREIRA i MARTINS 1999). Gąsienice australijskich Oecophoridae z rodzaju *Trisyntopa* żyją w gniazdach papug i odżywiają się ich odchodami (EDWARDS i współaut. 2007). Oecophoridae z rodzaju *Telanespia* z Australii odżywiają się odchodami koali i oposów. Na odchodach koali żerują także przedstawiciele Blastobasidae i Tortricidae - *Argyrotoxa pompica* Turner (COMMON i HORAK 1994). Gąsienice *Acrolophus pholeter* Davis (Acrolophidae) i *Idia gopheri* (Smith) (Noctuidae) żyją w norach żółwia *Gopherus polyphemus* i odżywiają się jego odchodami (STILLWAUGH 2006).

Ciekawy przykład koprofagii, powiązany jednocześnie z silnym związkiem owadów dorosłych z żywicielem, dotyczy kilku południowoamerykańskich gatunków Chrysauginae (Pyralidae) związanych z leniwcem trójpalczastym i dwupalczastym. Postacie dorosłe *Cryptoses choloepi* Dyar żyją w sierści leniwca, a gąsienice są koprofagiczne. Gdy leniwiec schodzi z drzewa, samice wykorzystują ten moment do złożenia jaj na odchodach. Po wylęgu, dorosłe motyle odlatują w poszukiwaniu leniwca. Co ciekawe, proporcja samic do samców w sierści leniwca wynosi 3:1. Wzrastają tym samym szanse złożenia jaj. Prawdopodobnie ten sam mechanizm występuje u innych koprofagicznych Pyralidae związanych z leniwcami takimi jak *Bradypodicola* spp. i *Bradypophila* spp. (WAAGE i MONGOMERY 1976, BRADLEY 1982, GILMORE i współaut. 2001). Prawdopodobnie owady dorosłe mają w ten sposób zapewnioną ochronę przed drapieżnikiem i możliwe, że czerpią substancje odżywcze z wydzielin skóry leniwca lub z glonów na jego sierści (WOLDA 1985).

Wydaje się, że koprofagia mogła się pojawić u motyli jedynie w nielicznych przypadkach, gdy odchody są ukryte w jaskiniach, norach czy gniazdach. Przy niskiej wartości odżywczej pokarmu i długim cyklu rozwojowym koprofagicznych motyli bardzo ważną jest mniejsza konkurencja ze strony innych koprofagów oraz mniejsza presja drapieżników (SANCHEZ-PINERO i PEREZ-LOPEZ 1998).

Drugą grupę gąsienic związanych pokarmowo ze zwierzętami są gatunki związane z innymi bezkręgowcami, w tym przede wszystkim innymi owadami. Niektóre gąsienice odżywiają się wydzielinami i produktami owadów. Larwy wielu Lycaenidae odżywiają się wydzielinami Homoptera lub wydzielinami regurgitacyjnymi (pokarmem wydzielanym, a następnie przekazywanym innemu osobnikowi) mrówek (SCOBLE 1995). Gąsienice przedstawicieli Galleriinae (Pyralidae), jak np. *Galleria mellonella* i *Achroea grisella* Fabr., żyją w ulach i odżywiają się woskiem pszczół. Gąsienice *Galleria mellonella* mogą odżywiać się wszystkimi produktami pszczelimi, ale preferują plastry pełne miodu. W sytuacji niedoboru pokarmu mogą też zjadać larwy i poczwarki pszczół (HAMIDA 1999). Odżywianie woskiem wyewoluowało najprawdopodobniej od odżywiania się różnymi szczątkami organicznymi w gniazdach pszczół, co znane jest u wielu Galleriinae (BARBEHENN i KRISTENSEN 2003), takich jak np. *Aphomia*

*sociella* (L.), którego gąsienica żyje w gniazdach trzmieli (PRYS-JONES i CORBET 1987).

Istnieją też gąsienice, które można określić jako mięsożerne. Może to być zarówno odżywianie się żywymi, jak i martwymi bezkręgowcami, padlinożerność lub drapieżnictwo. Znane są również pasożyty i parazytoidy. Ich biologia jest słabo poznana i trudno jednoznacznie zaklasyfikować konkretne przypadki z tych dwu grup. U gąsienic normalnie odżywiających się roślinami zdarza się także kanibalizm. Najczęściej ten rodzaj odżywiania jest przypadkowy, ale znane są też przykłady obligatoryjnego kanibalizmu (SCOBLE 1995, PIERCE 1995). Mięsożerność pojawiła się w ewolucji motyli kilkakrotnie i występuje u około 200 gatunków z ośmiu nadrodzin: Tineoidea, Gelechioidea, Tortricoida, Zygaenoidea, Pyraloidea, Geometroidea, Noctuoidea i Papilionoidea (PIERCE 1995).

Przypadki kanibalizmu są spotykane u przedstawicieli kilku grup motyli, w tym Pyraloidea, Noctuidae, Lycaenidae (PIERCE 1995) oraz Pieridae (ZAGO-BRAGA i ZUCOLOTO 2004). Może on dotyczyć jaj, gąsienic, a niekiedy również poczwerek. Może występować przypadkowo lub być stałym elementem biologii danego gatunku (ZAGO-BRAGA i ZUCOLOTO 2004, BARTOS-BELLANDA i ZUCOLOTO 2005). Zauważono, że u niektórych Noctuidae procent przypadków kanibalizmu wzrasta wraz ze spadkiem wartości odżywczej roślin lub gdy gąsienice odżywiają się na mniej preferowanych gatunkach roślin. Kanibalizm może rekompensować straty spowodowane gorszą jakością rośliną pokarmową. Może też być stałym sposobem przyjmowania niektórych ważnych dla gąsienic substancji odżywczych (PIERCE 1995, ZAGO-BRAGA i ZUCOLOTO 2004). Sugerowano też, że kanibalizm może być częstszy u gąsienic polifagicznych i że mógł pojawić się właśnie u gatunków mających szersze spektrum pokarmowe (PIERCE 1995). Może się on ujawnić w sytuacji stresu pokarmowego, gdy gąsienice mają puste przewody pokarmowe, niedobór wody i aminokwasów, jak np. u *Agrotis segetum* Denis & Schiff i *Mamestra brassicae* (L.) (HEINIG 1989). Ważnym czynnikiem mogą też być niedobory substancji obronnych takich jak alkaloidy pirolizydynowe, które gąsienice mogą w ten sposób uzupełniać (BOGNER i EISNER 1991). Do innych czynników mogących wpływać na wzrost liczby przypadków kanibalizmu należą: zagęszczenie gąsienic, długość okresu bez pokarmu, stadium i wielkość gąsienic, stopień presji parazytoidów oraz predyspozycje



genetyczne danego gatunku (SEMLITSCH i WEST 1988, PIERCE 1995). Zmniejszanie zagęszczenia gąsienic związane z kanibalizmem może również zredukować presję drapieżników i parazytoidów poprzez utrudnienie lokalizacji żywiciela (CHAPMAN i współaut. 2000).

Padlinożerność stwierdzono u kilku gatunków motyli związanych z pajakami, gdzie gąsienice zjadają ofiary pajaków w ich sieciach. Wymienić można tu przedstawicieli rodzaju *Brachmia* (Gelechiidae) (SCOBLE 1995, PIERCE 1995), *Batrachedra stegodyphobius* Walsingham z południowej Afryki, którego gąsienice wyjadają ofiary z sieci pajaka z rodzaju *Stegodyphus* (POCOCK 1903), ale też *Neopalthis madates* Druce (Noctuidae) żyjący w sieci pajaka z rodziny Theriididae - *Anelosimus eximius* (Keyserling) (FUREY i RIECHERT 1989). Zależności takie mogły ewoluować od gatunków, dla których sieci pajaków stanowiły początkowo jedynie ochronę przed drapieżnikami i parazytoidami. Przykładem może tu być *Tallula watsoni* Barnes & McDunnough (Pyralidae), którego gąsienice żyją w sieciach pajaka *Anelosimus studiosus* (Hentz), ale odżywiają się liśćmi wpadającymi do sieci (DEYRUP i współaut. 2004). Padlinożerne gąsienice odżywiające się również owadami złapanymi w dzbanki mięsożernych roślin z rodzaju *Nepenthes*. Należą do nich *Autoba radda* (Swinhoe) z rodziny Noctuidae (SCOBLE 1995) i żyjący na Cejlonie, związany z *Nepenthes distillatoria* L. przedstawiciel Psychidae z rodzaju *Nepenthophilus* (KITCHING 2000). Gąsienice żyjącego na Sumatrze *Hypophrictis saprophaga* Diakinoff (Tineidae) są padlinożercami żyjącymi w gniazdach trzmieli. Do fakultatywnych padlinożerców należą też gatunki związane z gniazdami mrówek jak np. *Ardiosteres moretonella* (Walker) i *Iphierga macarista* Turner (Psychidae) oraz *Niphopyralis chionesis* Hampton (Crambidae) (PIERCE 1995).

Wśród gąsienic mięsożernych tylko o nielicznych można powiedzieć, że są polujacymi drapieżnikami. Przykładem mogą tu być żyjący na Hawajach przedstawiciele rodzaju *Eupithecia* (Geometridae). Kilka gatunków, między innymi *E. orichloris* Meyrick i *E. staurophragma* Meyrick, aktywnie poluje na inne owady i pajęczaki. Ich ofiarami są głównie muchówki (Calliphoridae, Dolichopodidae, Drosophilidae), ale także karaczany, prostoskrzydłe, gryzki, pluskwiaki równoskrzydłe, błonkówki z rodziny Braconidae, motyle z rodziny Cosmopterigidae i skoczogonki. Gąsienice oczekują na ofiarę w typowej dla

miernikowców pozycji, lekko odchylone od gałązki. Są przy tym doskonale zamaskowane i same przypominają niewielką gałązkę. Gdy ofiara dotknie głowy, gąsienica błyskawicznie odchyła się i łapie zdobycz. Atak trwa zaledwie 1/12 sekundy. Do chwytania i przytrzymywania ofiary służą przekształcone odnóża tułowiowe. Są one wydłużone, zaopatrzone w silne pazurki oraz ostre szczeciny. Odnóża tworzą kosz chwytny uniemożliwiający wydobycie się ofiary (MONGOMERY 1983).

Drugim niezwykłym przykładem polującej gąsienicy występującej na Hawajach jest *Hyposmocoma molluscivoria* Rubinoff & Haines (Cosmopterigidae). Odżywia się ona lądowymi ślimakami z rodzaju *Tornatellides*. Do chwytania i unieruchamiania ofiary służy im przedza. Obwijają nią ślimaka i przyczepiają do liścia uniemożliwiając poruszanie się lub spadnięcie. Następnie gąsienica zmusza ślimaka do wycofania się do końca muszli i zjada go (RUBINOFF i HAINES 2005, 2006).

Z kolei gąsienice *Pringleophaga marioni* Viette (Tineidae) w warunkach laboratoryjnych agresywnie atakują i zjadają dżdżownice. Na subantarktycznej wyspie Marion Island oba gatunki są powszechne i choć nie ma dotychczas danych o takim zachowaniu w naturalnym środowisku należy jednak przypuszczać, że dżdżownice są częścią diety tych gąsienic (SCOBLE 1995).

Zdolność aktywnego polowania mogła powstać w miejscach pozostających w silnej izolacji, a więc na wyspach, przy mniejszej presji drapieżników i braku innych drapieżnych owadów (MONGOMERY 1983, PIERCE 1995, RUBINOFF i HAINES 2005).

Większość mięsożernych gąsienic odżywia się jednak zdobyczą, która nie wymaga aktywnego polowania. W tej grupie jest też dużo pasożytów i parazytoidów. Do najczęstszych ofiar należą pluskwiaki równoskrzydłe i larwy mrówek, ale wykorzystywane są też inne owady, zwłaszcza inne gąsienice oraz jaja owadów i pajaków (PIERCE 1995).

W obrębie Homoptera większość ofiar (ponad 70%) to posiadający miękkie ciało przedstawiciele podrzędu Sternorrhyncha (Psylloidea, Aphidoidea i Coccoidea), zwłaszcza z rodziny Coccidae (PIERCE 1995, SCOBLE 1995). Taki sposób odżywiania pojawił się niezależnie w kilkunastu rodzinach i prawdopodobnie ze względu na dużą ilość tych owadów, ich małą ruchliwość oraz łatwy i częsty ich kontakt z gąsienicami (SCOBLE 1995). Do rodzin tych należą: Psychidae, Oecophoridae, Coleophoridae, Blastobasi-

dae, Momphidae, Cosmoperigidae, Tortricidae, Cyclotornidae, Pyralidae, Noctuidae, Lycaenidae, Heliodinidae, Schreckensteiniidae (PIERCE 1995, SCOBLE 1995). Wiele Lycaenidae odżywia się też wydzielinami pluskwia-ków (PIERCE i współaut. 2002). Ciekawym przykładem jest gąsienica *Coccidiphaga scitula* (Rambur) z rodziny Noctuidae, która nie tylko zjada Coccidae, ale również używa ich jako swoistej przenośnej osłony, którą przytrzymuje zmodyfikowanymi posuwkami analnymi (SCOBLE 1995).

Motyle odżywiające się na przedstawicielach podrzędu Auchenorrhyncha (Cicadelloidea, Cicadoidea, Fulgoridea) należą do rodzin Epipyropidae i Cyclotornidae (PIERCE 1995). Cała rodzina Epipyropidae to pasożyty. Przyczepiają się do ciała żywiciela, którym najczęściej są Fulgoridae i odżywiają się jego woskowymi wydzielinami. Cały etap rozwoju larwalnego przebiega na pluskwia-ku, dopiero przepoczwarczenie ma zwykle miejsce poza nim, choć spotykane były przepoczwarczenia na żywicielu (SCOBLE 1995). Pasożytami są też wszyscy przedstawiciele endemicznej dla Australii rodziny Cyclotornidae. Gąsienice rodzaju *Cyclotorna* początkowo pasożytują na Homoptera, a następnie odżywiają się larwami mrówek. Przejście do życia w gnieździe mrówek związane jest z wylinką i zmianami morfologicznymi u gąsienicy. Stadium to jest spłaszczone grzbietobrzusznie, larwa ma małą głowę, która może być wciągana do przedtułowia. Mrówki są oszukiwane wydzieliną pojawiającą się w okolicy odbytu (DODD 1912, PIERCE 1995).

Drugą najliczniejszą grupę ofiar stanowią larwy mrówek. Odżywiają się nimi przedstawiciele rodzin: Tineidae (np. *Hypophrictis dolichoderella* Roepke), Crambidae (podrodzina Wurthiinae), Batrachedridae (*Batrachedra myrmecophila* Snell.) oraz wiele gatunków z rodziny Lycaenidae. Znane są też gatunki, które początkowo odżywiają się pluskwia-kami, by w następnej fazie cyklu życiowego przejść do gniazd mrówek. Należą do nich wspomniane wcześniej Cyclotornidae oraz przedstawiciel Lycaenidae – *Allotinus apries* Fruhstorfer (PIERCE 1995, GRIMALDI i ENGEL 2005). Specjalizacja w stosunku do żywiciela jest najczęściej bardzo silna i zwłaszcza w przypadku myrmekofilnych (związanych z mrówkami) motyli ogranicza się najczęściej do jednego gatunku, co może być związane z koniecznością występowania wąskich przystosowań fizjologicznych oraz określonego aparatu enzymatycznego (PIERCE 1995).

Największa różnorodność związków z mrówkami występuje u Lycaenidae. Mają one różny charakter, od mutualistycznych do pasożytnictwa oraz drapieżnictwa i występują u Lycaenidae we wszystkich krainach zoogeograficznych. Jest to jednocześnie rodzina, w której występuje większość przypadków odżywiania się pokarmem pochodzenia zwierzęcego. Odżywanie się wydzielinami regurgitacyjnymi mrówek lub ich jajami, larwami i poczwarkami stwierdzono u 22 rodzajów w 3 podrodzinach: Lycaeninae, Riordininae oraz u Miletinae. Ostatnia z nich jest podrodziną w całości entomofagiczną, jednak związaną głównie z Homoptera. (PIERCE i współaut. 2002). Nie wszystkie stadia muszą być mięsożerne, np. u *Maculinea* dopiero 4 stadium odżywia się larwami mrówek, a pierwsze 3 żywią się roślinami (FIEDLER 1998). U myrmekofilnych Lycaenidae występują różnorodne przystosowania związane z ochroną, takie jak: gruba kutikula larw, zdolność retrakcji głowy oraz zdolności manipulowania zachowaniem mrówek dzięki różnego rodzaju gruczołom – mimikra chemiczna lub oferowanie mrówkom wydzielin o wysokiej wartości odżywczej. Mogą to być również sygnały dźwiękowe. Wydawanie dźwięku poprzez ocieranie się o siebie segmentów (strydulacja) występuje powszechnie u poczwarek Lycaenidae (PIERCE i współaut. 2002). Organy dźwiękowe mogą też występować u gąsienic (DEVRIES 1991, PIERCE i współaut. 2002). Organy takie nie występują u Miletinae. Prawdopodobnie u niektórych gatunków ochronę przed mrówkami zapewniają osłony z przedzdy, jednak występuje również kamuflaż chemiczny. Gąsienice *Feniseca tarquinus* (Fab.) odżywiają się mszycami i mają skład chemiczny oskórka zbliżony do tego u swoich ofiar. Kamuflaż chemiczny nie jest więc związany z obecnością jakichkolwiek gruczołów i wydzielin i nie jest to upodabnianie się do mrówek (YOUNGSTEADT i DEVRIES 2005). Wyjątkowym przypadkiem jest inny przedstawiciel Miletinae. Występujący w Australii *Liphyra brassolis* Westwood nie korzysta z mimikry chemicznej i innych sposobów typowych dla innych Lycaenidae. Gąsienica ma bardzo gruby oskórek oraz mięsisty pancerz ochronny zakrywający głowę i odnóża. Odżywia się larwami mrówek z rodzaju *Oecophylla*, a dzięki osłonie może wdrzeć się do gniazda siłą. Poczwarka pozostaje okryta oskórkiem ostatniej wylinki larwalnej, a dojrzały motyl jest w czasie wy-

chodzenia z gniazda okryty luźnymi łuskami (DODD 1902).

Ewolucja skomplikowanych relacji między Lycaenidae a mrówkami, z drapieżnictwem włącznie, mogła się rozpocząć od sytuacji, gdy pojawiły się systemy obrony przed mrówkami jako drapieżnikami, a następnie związków mutualistycznych (PIERCE i współaut. 2002). Przykładem takich zachowań mogą być gąsienice *Eunica bechina* Hewitson (Nymphalidae). Zaatakowane wypuszczają poprzez regurgitację lub z miejsca przecięcia oskórka silne repelenty, które odstrasza mrówki (FREITAS i OLIVEIRA 1992).

Znane są też ofiary wśród innych owadów oraz pajęczaków. Parazytoidem gąsienic Limacodidae jest *Phycita dentilinella* Hampson (Pyralidae). Jaja składane są na żywicielu tuż przed przepoczwarceniem, a larwa odżywia się gąsienicą lub, gdy zdąży się ona przepoczwarczyć, również poczwarką. Z kolei inny przedstawiciel Pyralidae *Sthenobaea parasitus* (Jordan) żyje w tunelach z przędzy między brodawkami gąsienic z rodzaju *Dirphia* i *Automeris* (Saturniidae) (JORDAN 1926, PEIGLER 1994). Gąsienica *Tirathaba parasitica* (Lucas) (Pyralidae) odżywia się gąsienicami Hepialidae. (SCOBLE 1995). Parazytoidami żyjącymi w gniazdach os z rodzaju *Polistes* są północnoamerykańskie *Chalcoela iphitalis* Walker i *Chalcoela pegasalis* Walker (Crambidae) (STRASSMANN 1981, HODGES i współaut. 2003). Gąsienice występującego na Florydzie *Cryptothelea gloveri* (Packard) (Psychidae) odżywiają się pluskwami, ale również roztocami *Phyllocoptruta oleivora* (Ashmead) (Eriophyidae) oraz *Panonychus citri* (McGregor) (Tetrenychidae) (VILLANUEVA i współaut. 2005). Roztoczami z rodzaju *Eriphyes* może odżywiać się gąsienica *Tortrix podana* Scop. (Tortricidae) (PIERCE 1995). Z kolei *Rhathamictis perspera* (Meyrick) (Psychidae) odżywia się jajami pajaków, ale również poczwarkami Neuroptera z rodziny Hemerobiidae (PATRICK 1999). Jajami owadów i pajaków odżywia się jeszcze kilka innych gatunków. Należą do nich *Monopsis hemicitra* Meyrick (Tineidae) – złoża jaj modliszek, *Stathmopoda arachnophthora* Turner (Oecophoridae), *Brachmia* sp. (Gelechiidae) – jaja pajaków, *Titanoceros thermoptera* (Lower) (Pyralidae) – jaja ćmy *Ochrogaster lunifer* Herrich-Schäffer (Notodontidae) (PIERCE 1995).

Istnieje kilka teorii dotyczących pojawienia się mięsożerności u gąsienic motyli.

Wystąpiła ona kilkakrotnie w ewolucji motyli. Mogła wyewoluować u gatunków odżywiających się grzybami lub porostami. Stadium pośrednim między roślinożernością a mięsożernością mogły być gatunki okazjonalnie odżywiające się martwymi owadami. Mogła ona również wyewoluować u gatunków, u których występował kanibalizm. Nadal otwarte jest również pytanie, dlaczego tak niewiele jest mięsożernych motyli. Istnieje szereg przypadków, gdy tylko jeden przedstawiciel danego rodzaju odżywia się zwierzętami, a pozostałe są typowymi roślinożercami. Sugeruje to, że te niezwykle przystosowania pojawiły się w tych przypadkach bardzo niedawno. Odwrotna sytuacja występuje jedynie u takich grup jak Cyclotornidae, Epipyropidae czy Miletinae. Należy również pamiętać, że poza nielicznymi wyjątkami prawie wszystkie gatunki mięsożerne żyją na roślinach, a ich ofiary to żyjące na nich owady o ograniczonej mobilności. Cykle życiowe tych motyli często bywają bardzo skomplikowane, co może powodować łatwiejsze ich wyginięcie w sytuacji zmian następujących w środowisku. Innym powodem istnienia niewielkiej liczby przypadków mięsożerności może być bardzo silne przystosowanie gąsienic do odżywiania się pokarmem roślinnym, które tylko w bardzo nielicznych i wyjątkowych sytuacjach mogło ulec przekształceniu (PIERCE 1995).

Nadal niewiele wiemy o przebiegu wczesnej ewolucji preferencji pokarmowych gąsienic motyli. Istnieje bardzo mało danych kopalnych, jeszcze mniejszy procent skamieniałości stanowią gąsienice. Badania zależności między dietą gąsienic i innymi elementami ich cykli życiowych oraz składem chemicznym roślin pokarmowych nadal nie wyjaśniają wielu ważnych aspektów tych zagadnień. Szczegóły biologii, w tym mechanizmów przyswajania pokarmu, neutralizacji substancji toksycznych czy działania aparatu enzymatycznego i funkcjonowania układu nerwowego znane są dla stosunkowo niewielkiej grupy gatunków. Jeszcze mniej wiemy o biologii gatunków nie związanych z pokarmem roślinnym. Niezbędne jest tu lepsze poznanie filogenezy motyli oraz poszerzenie zakresu badań eksperymentalnych, które będą pomocne przy udzieleniu odpowiedzi na wiele pytań, które wciąż pozostają otwarte.

## TROPHIC GROUPS OF LEPIDOPTERA CATERpillARS – AN EVOLUTIONARY PERSPECTIVE

## Summary

Information about all trophic groups of Lepidoptera caterpillars is presented with remarks concerning their biochemical, behavioral and morphological adaptations. Theories on early evolution of caterpillar feeding habits, with soil detritophagy as an ancestral feeding mode, are discussed. All groups of phytophagous caterpillars including: leaf miners, borers, tunnelers and external foliovores with information on possible evolutionary scenarios on transi-

tion to plant feeding, leaf mining and external phytophagy are characterized. Problems of plant-lepidoptera chemical coevolution, sequestration of defensive substances from plants and induction of food preferences are considered. The paper reviews also cases of aphitophagy including detritivory, mycetophagy, coprophagy and carnivory with examples of scavengers, predators parasitoids and parasitoids.

## LITERATURA

- BARBEHENN R. V., KRISTENSEN N. P., 2003. *Digestive and excretory systems*. [W:] *Lepidoptera, Moths and Butterflies, Volume 2: Morphology Physiology, and Development*. KRISTENSEN N. P. (red.). Walter de Gruyter Inc., Hawthorne, Nowy York, 165–189.
- BARROS-BELLANDA H. C. H., ZUCOLOTO F. S., 2005. *Egg cannibalism in *Ascia monute* in the field; opportunistic, preferential and very frequent*. J. Ethol. 23, 133–138.
- BERNAYS E. A., WEISS M. R., 1996. *Induced food preferences in caterpillars: the need to identify mechanisms*. Entomol. Exp. App. 78, 1–8.
- BERNAYS E. A., SINGER M., 2002. *Contrasted foraging tactics in two species of polyphagous caterpillars*. Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 48 (Suppl. 1), 117–135.
- BOGNER F., EISNER T., 1991. *Chemical basis of egg cannibalism in caterpillar (*Utetheisa ornatrix*)*. J. Chem. Ecol. 17, 2063–2075.
- BOPPRÉ M., 1997. *Pharmacophagy in adult Lepidoptera: the diversity of a syndrome*. [W:] *Tropical Biodiversity and Systematics*. ULRICH H. (red.). Proc. Intern. Symp. Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems. ZFMK. D-Bonn, 285–289.
- BRADLEY J. D., 1982. *Two new species of moths (Lepidoptera, Pyralidae, Chrysauginae) associated with the three-toed sloth (*Bradypus spp.*) in South America*. Acta Amaz. 12, 649–656.
- CHAPMAN W. J., WILLIAMS T., MARTINEZ T., CISNEROS A. M., CABALLERO J., CAVE R. D., GOULSON D., 2000. *Does cannibalism in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) reduce the risk of predation?* Behav. Ecol. Sociobiol. 48, 321–327.
- COMMON I. F. B., HORAK M., 1994. *Four new species of *Telanepsia Turner* (Lepidoptera: Oecophoridae) with larvae feeding on koala and possum scats*. Invertebr. Taxon. 8, 809–828.
- CORNELL H. V., HAWKIN B. A., 2003. *Herbivore, responses to plant secondary compounds: A test of phytochemical coevolution theory*. Am. Nat. 161, 507–522.
- CUNNINGHAM J. P., WEST S. A., 2001. *Host selection in phytophagous insects: a new explanations for learning in adults*. OIKOS 95, 537–543.
- DEVRIES P. J., 1991. *Call production by myrmecophilus riodinid and lycaenid butterfly caterpillars (Lepidoptera): morphological, acoustical, functional, and evolutionary patterns*. Am. Mus. Nov. 3025, 1–23.
- DEYRUP M., KRAUS J., EISNER T., 2004. *A Florida caterpillar and other arthropods inhabiting the webs of a subsocial spider (Lepidoptera: Pyralidae; Araneida: Theridiidae)*. Florida Entomol. 87, 554–558.
- DEYRUP M., DEYRUP N. D., EISNER M., EISNER T., 2005. *A caterpillar that eats tortoise shells*. Am. Entomol. 51, 245–248.
- DILLON R. J., DILLON V. M., 2004. *The gut bacteria of insects: Nonpathogenic Interactions*. Ann. Rev. Entomol. 49, 71–92.
- DODD, F. P., 1902. *Contribution to the life-history of *Liphya brassolis* Westw.* Entomologist 35, 153–88.
- DODD F. P., 1912. *Some remarkable ant-friend Lepidoptera*. Trans. Entomol. Soc. Lond. (1911), 577–590.
- DUARTE M., ROBBINS R. K., MIELKE O. H. H., 2005. *Immature stages of *Calycopis caulonia* (Hewitson, 1877) (Lepidoptera, Lycaenidae, Theclinae, Eumaeini), with notes on rearing detritivorous hairstreaks on artificial diet*. Zootaxa 1063, 1–31.
- EDWARDS E. D., COONEY S. J. N., OLSEN P. D., GARNETT S. T., 2007. *A new species of *Trisyntopa* Lower (Lepidoptera: Oecophoridae) associated with nests of the hooded parrot (*Psephotus dissimilis*, Psittacidae) in the Northern Territory*. Aust. J. Entomol. 46, 276–280.
- FERRIERA R. L., MARTINS R. P., 1999. *Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves*. Trop. Zool. 12, 231–252.
- FIEDLER K., 1998. *Lycaenid-ant interactions of the *Maculinea* type: tracing their historical roots in comparative framework*. J. Insect Conserv. 2, 3–14.
- FREITAS A. V. L., OLIVEIRA P. S., 1992. *Biology and behaviour of the neotropical butterfly *Eunica bechina* (Nymphalidae) with special reference to larval defence against ant predation*. J. Res. Lepid. 31, 1–11.
- FUREY R. E., RIECHERT S. E., 1989. *Agelena consociate (Araneae, Agelenidae) and its nest associates: insect cleaners*. J. Arachnol. 17, 240–242.
- GASTON K. J., REAVEY D., VALLADARES G. R., 1991. *Changes in feeding habit as caterpillars grow*. Ecol. Entomol. 16, 339–344.
- GILMORE D. P., DA COSTA C. P., DUARTE D. P. F., 2001. *Sloth biology: an update on their physiological ecology, behavior and role as vectors of arthropods and arboviruses*. Braz. J. Med. Biol. Res. 34, 9–25.
- GREHAN J. R., 1988. *Fungal and vascular plant polysaccharide digestion by larvae of *Aenetus virescens* (Lepidoptera: Hepialidae)*. N. Z. Entomol. 11, 57–67.
- GREHAN J. R., 1989. *Larval feeding habits of the *Hepialidae* (Lepidoptera)*. J. Nat. History 23, 803–824.

- GRIMALDI D., ENGEL M. S., 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Nowy York.
- HAMIDA B., 1999. *Enemies of bees*. [W:] *Bee disease diagnosis*. COLIN M. E., BALL B. V., KILANI M. (red.). Série B. Etudes et Recherches no 25. CI-HEAM, Zaragoza (Spain). IAMZ, Tunis (Tunisia), 147-165.
- HEINIG P., 1989. *Insect nutrition and the initiation of cannibalism in noctuid larvae*. Zool. Jb. Physiol. 93, 175-185.
- HODGES A.C., HODGES G.S., ESPELIE K.E., 2003. *Parasitoids and parasites of Polistes metricus Say (Hymenoptera: Vespidae) in Northeast Georgia*. Ann. Entomol. Soc. Am. 96, 61-64.
- JERMY T., HANSON F. E., DETHIER V. G., 1968. *Induction of specific food preference in lepidopterous larvae* Entomol. Exp. App. 11, 211-230.
- JORDAN K., 1926. *On a Pyralid parasitic as larva on spiny saturnian caterpillars at Para*. Nov. Zool. 33, 367-370.
- KAROW D. N., 1988. *Facultative monophagy as a consequence of prior feeding experience: behavioral and physiological specialization in Colias philodice larvae*. Oecologia 78, 106-111.
- KITCHING R. L., 2000. *Food Webs and Container Habitats: The Natural History and Ecology of Phytotelmata*. Cambridge University Press, Nowy York.
- KRISTENSEN N. P., SCOBLE M. J., KARSHOLT O., 2007. *Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity*. Zootaxa 1668, 699-747.
- MA W. C., 1972. *Dynamics of feeding responses in Pieris brassicae Linn. As a function of a chemosensory input: a behavioral, ultrastructural and electrophysiological study*. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 72, 1-162.
- MEY. W., SPEIDEL W., 2008. *Global diversity of butterflies (Lepidoptera) in freshwater*. Hydrobiologia 595, 521-528.
- MONTGOMERY S., 1983. *Carnivorous caterpillars: the behaviour, biogeography and conservation of Eupithecia (Lepidoptera: Geometridae) in the Hawaiian Islands*. Geo J. 7.6, 549-556.
- MOSKOWITZ D. P., WESTPHAL C., 2002. *Notes on larval diet of the painted lichen moth Hypoprepia fucosa Hubner (Arctiidae: Lithosiinae)*. J. Lep. Soc. 56, 289-290.
- NISHIDA R. 2002., *Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera*. Annu. Rev. Entomol. 47, 57-92.
- PATRICK B., 1999. *First carnivorous psychid caterpillar from New Zeland*. Weta 21, 1112.
- PEIGLER R. S., 1994. *Catalog of parasitoids of Saturniidae of the world*. J. Res. Lep. 33, 1-121.
- PIERCE N., 1995. *Predatory and parasitic Lepidoptera: carnivores living on plants*. J. Lep. Soc. 49, 412-453.
- PIERCE N. E., BRABY M. F., HEATH A., LOHMAN D. J., MATHEW J., RAND D. B. TRAVASSOS M. A., 2002. *The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera)*. Annu. Rev. Entomol. 47, 733-71.
- POCOCK R. I., 1903. *Notes on the commensalism subsisting between a gregarious spider Stegodyphus sp. And the moth Batrachedra stegodyphobius*. Wlsm. Ent. Mon. Mag. 39, 167-170.
- POWELL J. A., MITTER C., FARRELL B., 1998. *Evolution of larval food preferences in Lepidoptera*. [W:] *Lepidoptera, Moths and Butterflies, Volume 1: Evolution, Systematics, and Biogeography*. KRISTENSEN N. P. (red.). Walter de Gruyter Inc, Hawthorne, Nowy York, 403-422.
- PÖYKKÖ H., 2005: *Host range of the lichenivorous moths with special reference to nutritional quality and chemical defence in lichens*. Oulun Yliopisto, Oulu.
- PRYS-JONES O. E., CORBET S. A., 1987. *Bumble bees. Naturalists Handbook No. 6*. Cambridge University Press, Cambridge.
- RAWLINS J. E., 1984. *Mycophagy in Lepidoptera*. [W:] *Fungus/Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution*. WHEELER, Q., BLACKWELL M. (red.). Columbia University Press, Nowy York, 382-423.
- ROBINSON G. S., 2004. *Moth and bird interactions: guano feathers and detritophagous caterpillars (Lepidoptera: Tineidae)*. [W:] *Insect and bird interactions*. VAN EMDEN H. E., ROTSCCHILD M. (red.). Intercept, Andover, 271-285.
- RUBINOFF D., HAINES W., 2005. *Web-spinning caterpillar stalks snails*. Science 309, 575.
- RUBINOFF D., HAINES W., 2006. *Hyposmocoma molluscivoria Description*. Science 311, 137.
- SANCHEZ-PENA S. R., DAVIS D. R., MUELLER U. G., 2003. *A gregarious, mycophagous, myrmecophilous moth, Amydria anceps Walsingham (Lepidoptera, Acrolophidae), living in Atta mexicana (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae) spent fungal culture accumulations*. Proc. Entomol. Soc. Wash. 105, 186-194.
- SANCHEZ-PINERO F., PEREZ-LOPEZ F. J., 1998. *Coprophygy in Lepidoptera: observational and experimental evidence in the Pyralid moth Aglossa pinguinalis*. J. Zool. 244, 357-362.
- SCHOONHOVEN L. M., BLOM F., 1988. *Chemoreception and feeding behaviour in a caterpillar: towards a model of brain functioning in insects*. Entomol. Exp. App. 49, 123-129.
- SCHOONHOVEN L. M., VAN LOON J. J. A., 2002. *An inventory of taste in caterpillars: each species its own key*. Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 48 (Suppl. 1), 215-263.
- SCOBLE M. J., 1995. *The Lepidoptera Form, Function and Diversity*. Oxford University Press, Oxford.
- SEMLITSCH R. D., WEST C. A., 1988. *Size-dependent cannibalism in noctuid caterpillars*. Oecologia 77, 286-288.
- SIME K., 2002. *Chemical defence of Battus philenor larvae against attack by the parasitoid Trogus pennator*. Ecol. Entomol. 27, 337-345.
- SITTENFIELD A., URIBE-LORIO L., MORA M., NIELSEN V., ARIETTA G., JANSEN D. H., 2002. *Does a polyphagous caterpillar have the same gut microbiota when feeding on different species of food plants?* Rev. Biol. Trop. 50, 547-560.
- STEKOLNIKOV A. A., KORZEEV A. I., 2007. *The ecological scenario of Lepidopteran Evolution*. Entomol. Rev. 87, 830-839.
- STILLWAUGH D. 2006., *Of moths and tortoises*. The Tortoise Borrow, Newsletter Of The Gopher Tortoise Council 26, 2-4.
- STRASSMANN J. E. 1981., *Parasitoids, predators, and group size in the paper wasp, Polistes Exclamans*. Ecology 62, 1225-1233.
- SUBRAMANIAN S. MOHANKUMAR S., 2006. *Genetic variability of the bollworm, Helicoverpa armigera, occurring on different host plants*. J. Insect Sc. 6; available online: insectscience.org/6.26
- THOMPSON J. N., 1998. *The evolution of diet breadth: Monophagy and polyphagy in swallowtail butterflies*. J. Evol. Biol. 11, 563-578.
- TING A., MA X., HANSON F. E., 2002. *Induction of feeding preference in larvae of the patch butterfly, Chlosyne lacinia*. Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 48 (Suppl. 1), 281-295.
- VILLANUEVA R. T., RODRIGUES J. C. V., CHILDERS C. C., 2005. *Larval Cryptothelea gloveri (Lepidoptera: Psychidae), an arthropod predator and herbivore on Florida citrus*. Exp. Appl. Acarol. 36, 83-92.

- WAAGE J. K., MONTGOMERY G. G., 1976. *Cryptoses choloepi: A coprofagous moth that lives on a sloth*. Science 193, 157-158.
- WEINSTEIN P., EDWARDS E. D., 1994. *Troglophilic moths in Australia: First record of a self-sustaining population*. J. Aust. Ent. Soc. 33, 377-379.
- WEINTRAUB J. D., LAWTON J. H., SCOBLE M. J., 1995. *Lithinine moths on ferns: a phylogenetic study of insect-plant interactions*. Biol. J. Linnean Soc. 55, 239-250.
- WOLDA H., 1985. *Seasonal distribution of sloth moths Cryptoses choloepi Dyar (Pyralidae: Chrysauginae) in light traps in Panama*. [W:] *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. MONTGOMERY G. G. (red.). Smithsonian Institution Press, Waszyngton, London, 313-318.
- XIANG H., WEI G., JIA S., HUANG J., MIAO X., ZHOU Z., ZHAO L., HUANG Y., 2006. *Microbial communities in the larval midgut of laboratory and field populations of cotton bollworm (Helicoverpa armigera)*. Can. J. Microbiol. 52, 1085-1092.
- YOSHIMATSU S., NAKATA Y., 2006. *Fungivory of Anathathalpa lignea, an interesting habit in Noctuidae (Lepidoptera)*. Entomological Science 9, 319-325.
- YOUNGSTEADT E., DEVRIES P. J., 2005. *The Effects of ants on the entomophagous butterfly caterpillar Feniseca tarquinius, and putative role of chemical camouflage in the Feniseca - ant interaction*. J. Chem. Ecol. 31, 2091-2109.
- ZAGO-BRAGA R. C., ZUCOLOTO F. S., 2004. *Cannibalism studiem on eggs and newly hatched caterpillars in a Wild population of Ascia monute (Godart) (Lepidoptera, Pieridae)*. Rev. Bras. Entomol. 48, 415-420.
- ZIMMERMANN H. G., MORAN V. C., HOFFMANN J. H., 2000. *The renowned cactus moth, Cactoblastis cactorum: Its natural history and threat to native Opuntia in Mexico and the United States of America*. . Div. Distr. 6, 259-269.