



UFRGS
UNIVERSIDADE FEDERAL
DO RIO GRANDE DO SUL



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

ANA PAULA MORAES GOETZ

SIMBIOSE ENTRE LAGARTAS E FORMIGAS E SUA INFLUÊNCIA SOBRE A
ASSEMBLEIA DE PARASITOIDES ASSOCIADOS EM UMA FLORESTA
TROPICAL

PORTO ALEGRE

2021

ANA PAULA MORAES GOETZ

**SIMBIOSE ENTRE LAGARTAS E FORMIGAS E SUA INFLUÊNCIA SOBRE A
ASSEMBLEIA DE PARASITÓIDES ASSOCIADOS EM UMA FLORESTA
TROPICAL**

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

Área de concentração: Biologia e Comportamento Animal.

Orientador: Prof. Dr. Lucas Augusto Kaminski.

PORTO ALEGRE

2021

ANA PAULA MORAES GOETZ

**SIMBIOSE ENTRE LAGARTAS E FORMIGAS E SUA INFLUÊNCIA SOBRE A
ASSEMBLEIA DE PARASITOIDES ASSOCIADOS EM UMA FLORESTA
TROPICAL**

Aprovada em ____ de agosto de 2021.

BANCA EXAMINADORA

Dra. Simone Mundstock Jahnke (UFRGS)

Dra. Viviane Gianluppi Ferro (UFRGS)

Dr. Sebastian F. Sendoya Echeverry (UFPEL)

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida durante o período de pesquisa.

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul, ao Departamento de Zoologia e ao Programa de Pós - Graduação em Biologia Animal e seus docentes e técnicos pelo ensino público e de qualidade.

Ao Lucas Kaminski por aceitar me orientar, pela paciência, ensinamentos e por me cativar com as demonstrações de amor pelos organismos e interações.

Ao Fernando Luz por colaborar nesta pesquisa, pela ajuda nas análises e discussões. Obrigada, especialmente, pela amizade e parceria desde a época da iniciação científica.

Aos pesquisadores Daniel H. Janzen e Winifred Hallwachs, assim como a todos os envolvidos no inventário de lagartas e seus parasitoides da Área de Conservación Guanacaste, por disponibilizarem as informações de forma livre e gratuita.

Às professoras Helena Piccoli Romanowski e Paula Beatriz de Araujo por aceitarem o convite para Banca de Acompanhamento do projeto. Muito obrigada pela troca de ideias e incentivo.

Aos membros da Banca Examinadora Sebastian F. Sendoya Echeverry, Simone Mundstock Jahnke e Viviane Gianluppi Ferro, por aceitarem o convite para avaliar este trabalho.

Aos colegas do laboratório de Ecologia de Insetos por me acolherem, pelas conversas e companhia no R.U. e nos cafezinhos. Em especial, agradeço à professora Helena por me receber no laboratório e ter me orientado na disciplina de atividade docente.

A todos os meus amigos pela parceria, apoio, conselhos e, especialmente, por ouvirem inúmeras vezes as minhas reclamações e aceitarem os meus dramas.

À minha família, principalmente, aos meus pais, Airton e Alvina. Obrigada pelo carinho e por desculparem a minha ausência quando eu estava envolvida com as coisas da pós-graduação. Agradeço especialmente à minha mãe que, infelizmente, faleceu em março de 2021, devido à COVID-19, antes de ver este trabalho finalizado. Sou grata por todo amor que recebi dela nesses anos e que chegou ao fim devido ao atraso da vacinação, consequência da omissão, da ganância e da criminalidade presente entre os políticos brasileiros e que, até o momento, já foi responsável pela perda de mais de 540 mil pessoas no país, incluindo a minha mãe.

SUMÁRIO

Resumo	3
Abstract.....	4
CAPÍTULO I.....	5
Introdução Geral	5
Referências.....	15
CAPÍTULO II.....	23
<i>Alien versus</i> Predador: o paradoxo do parasitismo em lagartas mirmecófilas*	23
CAPÍTULO III	24
Considerações Finais	24
Referências.....	26

RESUMO

Muitas espécies de Lycaenidae e de Riodinidae (Lepidoptera) estabelecem mutualismos protetivos com formigas (mirmecofilia) que podem dificultar o ataque de inimigos naturais, incluindo insetos parasitoides. Este estudo avaliou como a intensidade de interação das lagartas com formigas influencia as assembleias de parasitoides associados. Os níveis de intensidade dessa associação foram classificados como graus de mirmecofilia. Os graus foram definidos a partir de um índice que considerou a presença de adaptações morfológicas e comportamentais larvais para a associação com formigas, classificadas como: não mirmecófilas (grau 0); mirmecófilos comensais (grau 1); mirmecófilos facultativos (grau 2); mirmecófilos obrigatórios (grau 3); mirmecófilos especializados (grau 4). Os dados utilizados pertencem ao inventário de lepidópteros imaturos e seus parasitoides da Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica. Foram comparados entre os graus a taxa de parasitismo, a composição de espécies de parasitoides e métricas de redes ecológicas (vulnerabilidade, densidade de ligações e especialização). A composição de espécies da assembleia de parasitoides associada aos mirmecófilos especializados (grau 4) diferiu dos níveis mais baixos de mirmecofilia (grau 0 e 1). Mirmecófilos obrigatórios (grau 3) e comensais (grau 1) também diferiram em relação a composição de parasitoides. Tachinidae (Diptera), um grupo de moscas parasitoides, geralmente, considerado generalista, foi dominante entre as espécies associadas aos graus três e quatro. Mirmecófilas obrigatórias (grau 3) sofreram maior mortalidade no parasitismo total, enquanto, mirmecófilas especializadas (grau 4) foram as menos parasitadas. Taquinídeos atacaram com maior frequência os níveis mais altos de mirmecofilia (graus 3 e 4), enquanto, os himenópteros, os graus dois e três. As lagartas com mirmecofilia especializada (grau 4) sofreram menor mortalidade no parasitismo total, sugerindo que sejam protegidas pelas formigas de forma mais eficiente. As mirmecófilas facultativas (grau 2) e obrigatórias sofreram maior mortalidade quando comparadas às espécies sem atendimento por formigas (grau 0) ou com associação fraca (grau 1). Os resultados deste estudo refletem a ideia de que a proteção gerada pelo atendimento das formigas não é universal e contribui para a discussão sobre a influência da mirmecofilia (e do papel da proteção das formigas) no parasitismo sobre lepidópteros imaturos.

Palavras-chave: Lepidoptera, Lycaenidae, Riodinidae, mirmecofilia, parasitismo, lagartas.

ABSTRACT

Many species of Lycaenidae and Riodinidae (Lepidoptera) establish protective mutualisms with ants (myrmecophily) that can hamper the attack of natural enemies, including parasitoid insects. This study evaluated how the intensity of the association of caterpillars with ants influences the interaction with parasitoids. The intensity levels of this association were placed as degrees of myrmecophily. The degrees were defined from an index that considered the presence of larval morphological and behavior adaptations for association with ants, classified as: non-myrmecophilous (level 0); commensal myrmecophiles (level 1); facultative myrmecophiles (level 2); obligate myrmecophiles (degree 3); specialized myrmecophiles (level 4). The data used belong to the inventory of immature Lepidoptera and their parasitoids from the Guanacaste Conservation Area, Costa Rica. The parasitism rate, composition of parasitoid species, and ecological network metrics (vulnerability, bond density, and specialization) were compared between the degrees. The species composition of the parasitoid assemblage associated with specialized myrmecophiles (level 4) differed from that which interacted with lower levels of myrmecophily (levels 0 and 1). Obligatory (level 3) and commensal (level 1) myrmecophiles also differed about parasitoid composition. Tachinidae (Diptera), a group of parasitoid flies generally considered generalist, was dominant among species associated with levels three and four. Obligatory myrmecophiles suffered the highest mortality in total parasitism, while specialized myrmecophiles were the least parasitized. Tachinids most frequently attacked the highest levels of myrmecophily (levels 3 and 4), while Hymenoptera attacked levels two and three. The caterpillars with specialized myrmecophily (level 4) suffered lower mortality in total parasitism, suggesting that they are protected by ants more efficiently. The facultative (levels 2) and obligate myrmecophily caterpillars suffered higher mortality when compared to non-ant associated (level 0) or with weak association (level 1). The results of this study reflect the idea that the protection generated by ant care is not universal and contribute to the discussion about the influence of myrmecophily (and the role of ant protection) on parasitism on immature Lepidoptera.

Key words: Lepidoptera, Lycaenidae, Riodinidae, myrmecophily, parasitism, natural enemies, caterpillars.

CAPÍTULO I

Introdução Geral

A sobrevivência e o desempenho dos insetos herbívoros na natureza são influenciados por vários fatores, abióticos e bióticos, incluindo a ação de inimigos naturais, como os parasitoides, importantes agentes reguladores das populações desses insetos (Hawkins et al. 1997; Vidal e Muphy 2018). Os parasitoides podem ser encontrados nas ordens Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera e Tricoptera. No entanto, a maior parte das espécies pertence ao grupo das vespas (Hymenoptera; Fig. 1A e C), mas muitas moscas (Diptera), principalmente espécies da família Tachinidae (Fig.1B), também podem ser parasitoides (Askew 1971, Godfray 1994, Stireman et al. 2006).

Ainda que os parasitoides tenham vida livre na fase adulta, suas larvas precisam de um hospedeiro para se desenvolver. Geralmente, a fêmea parasitoide seleciona para oviposição hospedeiros em estágios jovens (ovo, larva, ninfa ou pupa). As larvas parasitoides que saem dos ovos se desenvolvem alimentando-se dos tecidos do corpo do hospedeiro, ocasionando a sua morte. Em seguida, essas larvas emergem da carcaça do hospedeiro, tornam-se pupas (Fig. 1D) e completam a metamorfose, se transformando em parasitoides adultos para dar continuidade ao seu ciclo de vida (Godfray 1994, Quicke 1997). A história de vida dos parasitoides é extremamente diversa. Dependendo da espécie, ele pode se desenvolver no interior (endoparasitoide) ou na superfície externa do corpo do hospedeiro (ectoparasitoide). Alguns se desenvolvem sozinhos (solitários) e outros em grupos (gregários). Conforme a forma como explora o recurso alimentar durante o período larval, o parasitoide pode ser classificado como idiobionte, quando consome o hospedeiro imediatamente. Ou como cenobionte, quando permite que o hospedeiro continue o seu desenvolvimento por algum tempo, adiando a sua morte até que ele alcance um tamanho maior (Godfray e Shimada 1999).

A localização do hospedeiro e oviposição são processos guiados, principalmente, por pistas químicas, mas também sonoras, visuais e táteis, e acontecem em etapas (Godfray 1994). Em um primeiro momento, ocorre a localização do suposto micro-habitat do hospedeiro (exemplos: planta hospedeira, frutos em decomposição, etc.), orientada por pistas químicas que podem ser detectadas mesmo a longas distâncias. Ao encontrar o micro-habitat é preciso achar o local exato onde o hospedeiro está. Nessa etapa, os parasitoides geralmente são guiados por pistas relacionadas a atividade do hospedeiro, como é o caso de várias espécies que são atraídas

por substâncias químicas liberadas pelas plantas danificadas devido a atividade alimentar dos hospedeiros (Godfray 1994, Hajek 2004).

O passo seguinte, e último antes da escolha ou não pela oviposição, é analisar a qualidade do hospedeiro (espécie, estágio de vida, tamanho, etc.). Nos himenópteros, isso é realizado tocando o corpo do hospedeiro com as antenas (possuem muitos órgãos sensoriais sensíveis às pistas químicas) e com o ovipositor que é usado para sondar dentro do hospedeiro e detectar a presença de outros parasitoides ou patógenos, antes de injetar os ovos (Godfray 1994, Quicke 1997). Como os taquinídeos (Diptera) possuem antenas curtas, eles usam os tarsos das pernas frontais, de modo semelhante as antenas dos himenópteros, para analisar a qualidade do hospedeiro (Hajek 2004). Ao contrário das vespas, os taquinídeos não possuem um ovipositor perfurante, por isso, eles apresentam estratégias alternativas que aumentam o sucesso na oviposição como, por exemplo, colocar ovos minúsculos no substrato próximo ao hospedeiro, na expectativa de que eles sejam ingeridos pelo mesmo, e se desenvolvam dentro do seu corpo (Stireman et al. 2006).

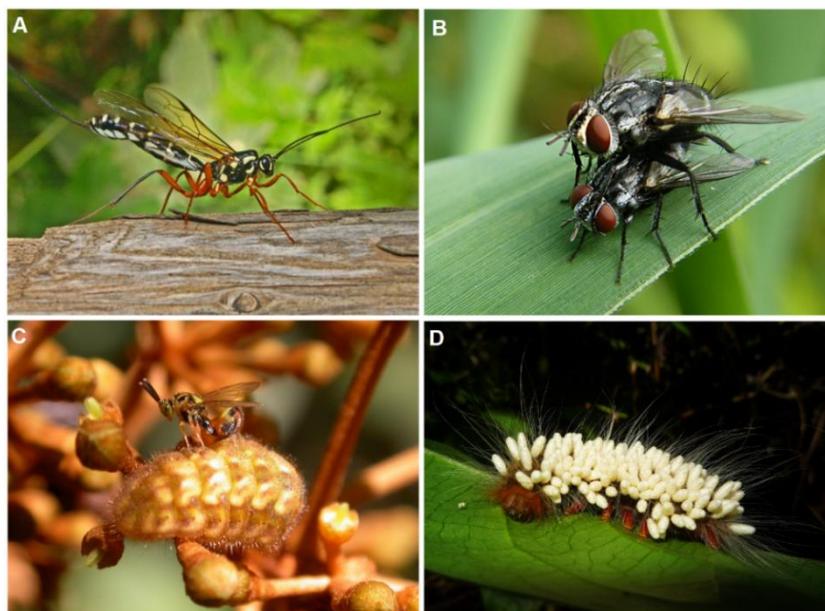


Figura 1. Exemplos de parasitoides e sua interação com insetos herbívoros: (a) vespa parasitoide adulta (Ichneumonidae, Hymenoptera), note seu longo ovipositor na extremidade do abdômen; b) moscas parasitoides adultas (Tachinidae, Diptera); c) Vespa parasitoide (*Conura* sp., Chalcididae) ovipositando em uma lagarta de *Parrhasius polibetes* (Stoll 1781) (Lycaenidae); d) Pupas de vespa parasitoide (Braconidae) sobre a carcaça de uma lagarta. Fotos: a) Hectonichus/Wikimedia Commons; b) Ian Jacobs/ Wikimedia Commons; c) Lucas Kaminski; d) Juliana Melo.

Os parasitoides também estão entre os principais inimigos naturais das lagartas de borboletas e de mariposas (Lepidoptera) (Gross 1993, Hawkins et al. 1997). A pressão seletiva exercida por esses inimigos (e outros também, como os predadores) seleciona estratégias defensivas em lagartas de Lepidoptera (revisitos em Kaminski et al. 2009, Greeney et al. 2012). Um corpo coberto por estruturas como cerdas longas ou espinhos (escolos) (Fig. 2A e B) pode funcionar como uma barreira física ou mecânica contra potenciais ataques (DeVries 1988a, Kaminski 2008a, Murphy et al. 2010, Greeney et al. 2012). Ao passo que certos comportamentos agonísticos como se debater ou bater a cabeça no inimigo, podem afugentar seus agressores (Gross 1993). Abrigos construídos com folhas ou detritos também podem funcionar como defesa contra formigas (Sendoya e Oliveira 2017). Outra estratégia curiosa é a associação simbiótica com formigas, um tipo de defesa indireta chamada genericamente de mirmecofilia, em que a presença de formigas pode reduzir a probabilidade de ataque das lagartas (Fig. 3) (Pierce e Mead 1981, DeVries 1991a, Kaminski et al. 2010, Dáttilo et al. 2016).

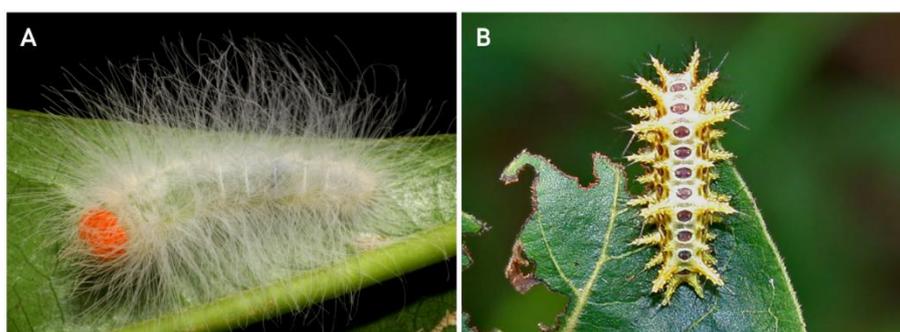


Figura 2. Exemplos de estratégias defensivas em lagartas: a) Lagarta de Riodinidae com o corpo coberto por cerdas longas; b) lagarta de Limacodidae com o corpo coberto por escolos. Fotos: a) Daniel H. Janzen/Área de Conservación Guanacaste; b) J. M. Garg/Wikimedia Commons.

Ainda que as formigas sejam reconhecidas como importantes predadoras de lagartas, controlando a herbivoria e estabelecendo mutualismos protetivos com vários táxons de plantas (Rico-Gray e Oliveira 2007), muitas espécies das famílias Lycaenidae e Riodinidae, chamadas de “borboletas formigueiras”, estabelecem durante o período como lagartas associações com esses himenópteros (Fiedler 1991, Pierce et al. 2002). Geralmente, essa relação é considerada mutualística, pois, em troca da proteção, as lagartas ofertam às formigas uma recompensa nutritiva (trofobiose). O grau de intensidade da interação entre lagarta e formiga pode variar de obrigatória, que envolve uma espécie ou gênero particulares de formiga, a facultativa, onde

a associação é ocasional e não específica com baixas especialidades taxonômica, espacial e temporal (Pierce et al. 2002, Kaminski 2008b, Kaminski et al. 2013).

A simbiose entre lagartas e formigas é obtida através do domínio da comunicação em contextos multimodais (DeVries 1990, Fiedler et al. 1996, Casacci et al. 2019). As estratégias químicas podem ser variáveis, da camuflagem ao mimetismo agressivo ou de recompensa (Akino et al. 1999, Inui et al. 2015, Lima et al. 2021). Atributos morfológicos e comportamentais das lagartas também estão relacionadas com a convivência com as formigas. Além disso, seu corpo possui uma cutícula mais espessa, supostamente funcionando como uma proteção, caso algum ataque inesperado das formigas ocorra (Malicky 1970). Contudo, a característica que mais se destaca nessas lagartas é sem dúvida a presença dos órgãos mirmecofílicos, estruturas especializadas na interação com as formigas (Pierce et al. 2002).



Figura 3. Lagarta mirmecófila de *Synargis mycone* (Hewitson, 1865) (Riodinidae) sendo atendida por formigas. Em destaque está o órgão nectarífero da lagarta, responsável pela produção da recompensa nutritiva ofertada às formigas atendentes. Fotos: Daniel H. Janzen/Área de Conservación Guanacaste.

Os órgãos mirmecofílicos estão envolvidos desde a comunicação sonora entre a lagarta e as formigas, até a produção de recompensas calóricas e de substâncias usadas na comunicação química (DeVries 1988b, 1991b). Três tipos são bem conhecidos. O primeiro é o órgão nectarífero (Fig. 3), cuja função é produzir a recompensa nutritiva oferecida às formigas para manter o interesse delas na associação (Hojo et al. 2015). Os dois outros órgãos produzem

substâncias voláteis usadas na comunicação química (Henning 1983; Axén et al. 1996, mas veja Gnatzy et al. 2017). Enquanto, os órgãos perfurados em forma de cúpula são supostamente responsáveis pelo apaziguamento das formigas, os órgãos tentaculares podem induzir comportamento de alarme em algumas espécies (DeVries 1988b, Fiedler 1991, Pierce et al. 2002). Em lagartas de Riodinidae, outros tipos de órgãos com funções homólogas de comunicação com as formigas podem ocorrer, tais como a glândula cervical e as aberturas glandulares anteriores (AGOs) (ver DeVries et al. 2004, Kaminski et al. 2013).

A partir de interações comensais, as lagartas mirmecófilas evoluíram todos esses estímulos que persuadem suas aliadas a protegê-las contra potenciais inimigos naturais (Pierce e Mead 1981, Fiedler et al. 1996; Kaminski e Talavera em preparação). O constante patrulhamento das formigas cria um tipo de “espaço livre de inimigos” ao redor da parceira (Atsatt 1981, Jeffries e Lawton 1984). A eficácia dessa proteção contra os parasitoides já foi demonstrada experimentalmente, sendo observado que lagartas mirmecófilas sofreram menor parasitismo quando estavam acompanhadas pelas formigas (Pierce e Mead 1981, Pierce e Easteal 1986, Weeks 2003, Kaminski et al. 2010).

Mas um “espaço livre de inimigos” infalível é extremamente raro na natureza. Essa é a explicação para os casos em que a presença das formigas não atrapalhou o sucesso dos parasitoides ao atacarem lagartas mirmecófilas (DeVries 1991b, Fiedler et al. 1992, Scholl et al. 2014). Essa habilidade de “driblar” as defesas de suas “vítimas” também oferece algumas vantagens. Uma delas é a conquista de um “espaço livre de inimigos” para a prole em desenvolvimento (Völkl 1992, Murphy et al. 2014). É o que pode acontecer com os parasitoides que atacam pulgões, insetos mirmecófilos que vivem em colônias se alimentando da seiva de plantas.

Os pulgões, assim como as lagartas, podem estabelecer trofobiose com formigas, ofertando alimento açucarado em troca de proteção (Stadler e Dixon 2008). Quando eles são parasitados, continuam produzindo a recompensa por algum tempo e isso mantém o atendimento das parceiras (Völkl 1992). Dessa forma, o patrulhamento das formigas continua afastando os inimigos, o que beneficia os parasitoides, pois diminui as chances das suas larvas ou pupas serem atacadas junto a colônia de pulgões (Völkl 1992, Kaneko 2003).

Se os parasitoides exploram a associação dos pulgões com as formigas, será que o mesmo ocorre quando o hospedeiro é uma borboleta formigueira? Já foi observado que lagartas de algumas espécies, assim como nos pulgões, podem continuar produzindo a recompensa nutritiva, mesmo quando parasitadas (Fiedler et al. 1992, Baumgarten e Fiedler 1998). Também

já foi observado que o parasitismo pode aumentar com a intensidade da interação entre a lagarta e a formiga (Seufert e Fiedler 1999). Portanto, é uma hipótese plausível imaginar que lagartas com mais atributos funcionais relacionados com a mirmecofilia sejam mais atacadas pelos parasitoides, pois podem oferecer um “espaço livre de inimigos” com maior eficiência.

Inventário de lagartas, seus parasitoides e suas plantas hospedeiras da Área de Conservación Guanacaste

Os dados utilizados neste estudo são o inventário de lagartas, seus parasitoides e suas plantas hospedeiras da Área de Conservación Guanacaste (ACG), situada no noroeste da Costa Rica (Fig. 4). Este projeto de longo prazo foi criado em 1978 por Daniel H. Janzen e Winifred Hallwachs e suas informações estão disponíveis para acesso público em uma base de dados *online* (Janzen e Hallwachs 2021). Atualmente, o principal objetivo do projeto é coletar as 15.000 espécies de lepidópteros estimadas para o local, conectar os estágios imaturos aos seus adultos e obter registros de suas plantas hospedeiras e de seus parasitoides (Janzen e Hallwachs 2011, 2016). Após cerca de 40 anos de trabalho contínuo, o banco de dados do inventário já tem cerca de 11.000 espécies de lepidópteros registradas (Janzen e Hallwachs 2016).

A Área de Conservación Guanacaste é um bloco geográfico contínuo de área natural e protegida (Fig. 5), que abrange um mosaico de ecossistemas: marinho, floresta tropical, floresta seca e floresta nublada (a 2.000 m de altitude) (ACG 2019, Janzen e Hallwachs 2020). Em 1999 a unidade foi declarada pela Organização das Nações Unidas para a Educação, a Ciência e a Cultura (UNESCO) como Patrimônio Mundial Natural (UNESCO, 2019). A história da ACG iniciou em 1968 com a criação do Monumento Nacional de Santa Rosa. A iniciativa ocorreu após a expropriação da Fazenda Santa Rosa e sua conversão (1000 hectares - ha) em monumento nacional. Ao longo dos anos, a unidade passou por muitas ampliações (marítima e terrestre) através da compra e expropriação de áreas adjacentes ao local e atualmente ela possui 163.000 ha de território (ACG 2015, Janzen 2000).

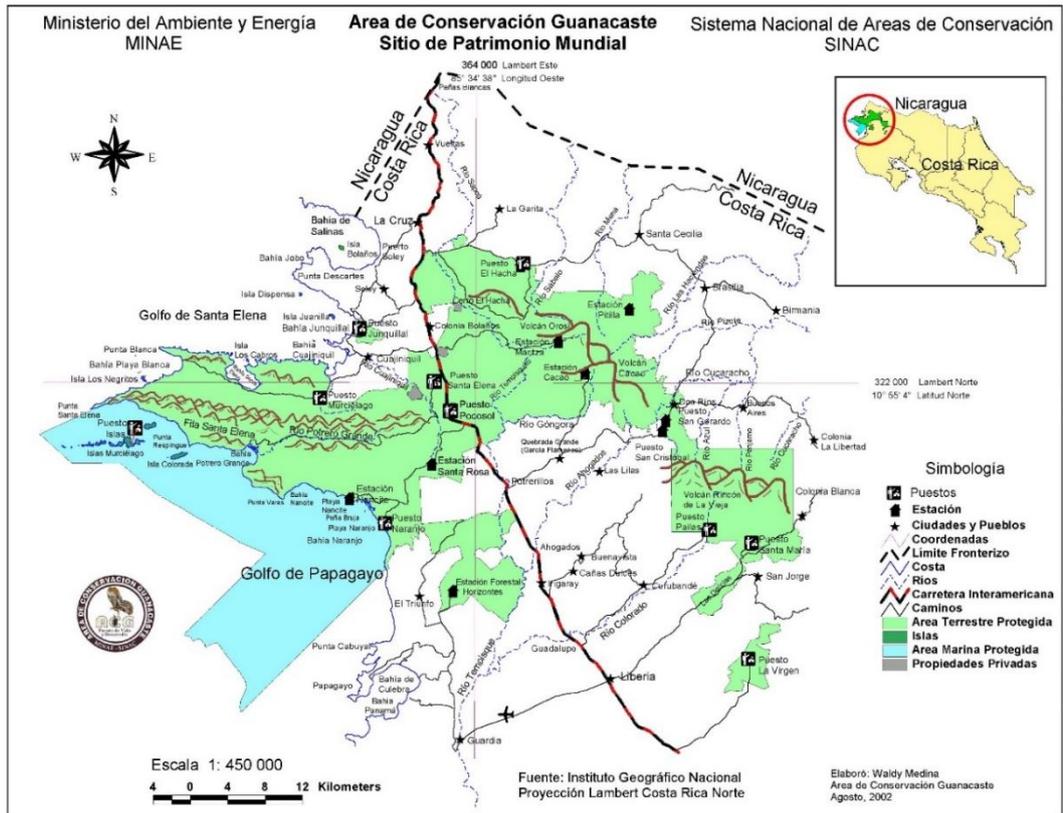


Figura 4. Mapa geral da Área de Conservación Guanacaste que está situada no noroeste da Costa Rica. Imagem modificada de Área de Conservación Guanacaste (2011).



Figura 5. Praia Naranjo localizada no Setor Santa Rosa, um exemplo dos tipos de paisagens observadas na Área de Conservación Guanacaste (Foto: Luciano Capelli/ Área de Conservación Guanacaste).

A ACG é um exemplo de conservação inclusiva, pois apresenta ações e projetos que tem como objetivo demonstrar à comunidade local, nacional e internacional a importância e a valorização da biodiversidade de uma forma integrada (ACG 2020). Um dos projetos é o Programa de Investigação Científica que estimula a pesquisa dentro da ACG. Através da parceria com pesquisadores e instituições nacionais e internacionais, são desenvolvidos, em média, pelo menos 20 projetos de pesquisa envolvendo diferentes tipos de organismos, além dos 10 projetos de longo prazo já realizados na unidade (Blanco 2020), como o inventário de lagartas, seus parasitoides e suas plantas hospedeiras coordenado por D. H. Janzen e W. Hallwachs (Janzen e Hallwachs, 2021).

O inventário começou quando a unidade ainda era conhecida como Parque Nacional Santa Rosa. Atualmente, o projeto é conduzido por quatro taxonomistas e, principalmente, por uma equipe de parataxonomistas do “Programa de Parataxónomos” da ACG (Janzen e Hallwachs 2016). A equipe é financiada por diferentes fontes: ACG, Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), *Guanacaste Dry Forest Conservation Fund* (GDFCF) e Universidade da Pensilvânia (Janzen 2014). O “Programa de Parataxónomos” é uma entre as várias ações da ACG que objetivam integrar as comunidades local, nacional e internacional na conservação da biodiversidade (Blanco 2020). Sua proposta é que residentes das comunidades adjacentes à unidade aprendam na prática a trabalhar em inventários. Portanto, eles são responsáveis por coletar organismos, fazer registros fotográficos, inserir informações de amostragem em bancos de dados e aprender a preservar espécimes e distinguir espécies (Janzen 2018, Janzen e Hallwachs 2011).

Na rotina do inventário, as lagartas coletadas pelos parataxonomistas recebem um nome provisório com base em sua morfologia, são fotografadas e todas as informações de amostragem são colocadas no banco de dados do projeto (Janzen e Hallwachs 2011). Essas informações são mantidas como um registro único por amostragem e a cada um é atribuído um código *voucher* alfanumérico exclusivo (por exemplo: 89-SRNP-343 para lagartas e DHJPAR0058285 para parasitoides) (Janzen e Hallwachs 2016). Todas as informações de cada registro são colocadas na base de dados *online* do inventário e podem ser acessadas através do seu *voucher* (Janzen e Hallwachs 2021). Os lepidópteros e parasitoides adultos são mortos por congelamento, com exceção dos microhimenópteros que são colocados em álcool 95%. Os espécimes são levados em lotes para a “câmara de compensação” onde a identificação taxonômica de cada registro é revisada e é decidido quais organismos devem ser descartados ou preservados para identificação,

através da técnica do *DNA barcoding*, e colocados como amostra de *voucher* para registro no inventário (Janzen et al. 2009, Janzen e Hallwachs 2016).

O *DNA barcode* corresponde a uma sequência genética padronizada do *DNA* mitocondrial de um organismo, funcionando como um código de barras para cada espécie, e é utilizado para a identificação e distinção de espécies crípticas (Hebert et al. 2003, 2004, Smith et al. 2008, Janzen et al. 2017). Durante os primeiros 25 anos do inventário, a identificação dos insetos era baseada na morfologia, entretanto, em 2003 o uso de *DNA barcoding* foi adicionado ao processo taxonômico (Janzen et al. 2005). A aplicação da técnica só é possível devido a colaboração de pesquisadores do Biodiversity Institute of Ontario e do Canadian Centre for DNA Barcoding da Universidade de Guelph no Canadá (Janzen et al. 2009). O uso dessa tecnologia facilita o processo de identificação e descoberta de espécies por taxonomistas, e a resolução de problemas como a distinção de espécies crípticas de lepidópteros e de parasitoides (Hebert et al. 2004; Smith et al. 2008, Janzen et al. 2017). A utilização dessa técnica no inventário de lepidópteros da ACG só foi possível devido a colaboração de pesquisadores do *Biodiversity Institute of Ontario* (BIO) e do *Canadian Centre for DNA Barcoding* (CCDB) da Universidade de Guelph no Canadá (Janzen et al. 2009).

Os espécimes adultos selecionados para serem submetidos ao *DNA barcoding* são transportados para a Universidade da Pensilvânia, onde são fotografados e submetidos a remoção de uma ou duas pernas para a análise molecular (Janzen e Hallwachs 2016). Após o processo de identificação molecular, a sequência genética do espécime é publicada no BOLD (The Barcode of Life Data System, Ratnasingham e Hebert 2007) e no GenBank (Janzen et al. 2009). As informações obtidas a partir do processo molecular são utilizadas para identificar ou separar espécies por taxonomistas. As novas informações taxonômicas são atualizadas na base de dados do inventário (Janzen e Hallwachs 2016). Em seguida, os espécimes são depositados em coleções de instituições públicas como o Museu Nacional da Costa Rica e o Museu Nacional de História Natural do Smithsonian (Washington, D.C., Estados Unidos) no caso dos lepidópteros, enquanto os parasitoides são colocados na coleção da instituição de pesquisa da qual o taxonomista colaborador do táxon pertence (Miller et al. 2016).

Diante do exposto, a proposta desta Dissertação é estudar como o grau de mirmecofilia influencia a interação entre parasitoides e lagartas em uma floresta tropical na Costa Rica. Taxas de parasitismo, composição de espécies de parasitoides e algumas métricas de redes ecológicas (vulnerabilidade, densidade de links e especialização) foram analisados e comparados entre

diferentes graus de mirmecofilia apresentados por espécies de Lycaenidae e de Riodinidae. Os graus foram definidos através de um índice que considerou como critério de classificação a presença de adaptações larvais morfológicas e comportamentais associadas com a interação com as formigas. Os resultados foram apresentados no formato de um único manuscrito (Capítulo II) que será submetido inicialmente ao periódico *Ecology*.

Referências

(Formatadas de acordo com as normas de submissão do periódico *Ecology*, disponíveis no link <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/19399170/resources/author-uidelines-ecy>).

Akino, T., J. J. Knapp, J. A. Thomas, and G. W. Elmes. 1999. Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 1419-1426.

Área de Conservación Guanacaste (ACG). 2015. Official web site of Area de Conservacion Guanacaste, northwestern Costa Rica. Historia del Área de Conservación Guanacaste, Guanacaste Province, Costa Rica. <https://www.acguanacaste.ac.cr/acg/historia>.

Área de Conservación Guanacaste (ACG). 2019. Official web site of Area de Conservacion Guanacaste, northwestern Costa Rica. ¿Qué es el Área de Conservación Guanacaste?, Guanacaste Province, Costa Rica. <https://www.acguanacaste.ac.cr>. <https://www.acguanacaste.ac.cr/acg/que-es-el-acg>.

Área de Conservación Guanacaste (ACG). 2020. Official web site of Area de Conservacion Guanacaste, northwestern Costa Rica. Biodesarrollo, Guanacaste Province, Costa Rica. <https://www.acguanacaste.ac.cr/biodesarrollo>.

Askew, R. R. 1971. *Parasitic Insects*. Heinemann, London.

Atsatt, P. R. 1981. Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy-free space. *The American Naturalist* 118: 638-654.

Axén, A. H., O. Leimar, and V. Hoffman. 1996. Signalling in a mutualistic interaction. *Animal Behaviour* 52: 321-333.

Baumgarten, H. T., and K. Fiedler. 1998. Parasitoids of lycaenid butterfly caterpillars: different patterns in resource use and their impact on the hosts' symbiosis with ants. *Zoologischer Anzeiger* 236: 167-180.

Blanco, R. 2020. Official web site of Área de Conservación Guanacaste, northwestern Costa Rica. Programa de Investigación, Guanacaste Province, Costa Rica. <https://www.acguanacaste.ac.cr/investigacion>.

Casacci, L. P., S. Bonelli, E. Balletto, and F. Barbero. 2019. Multimodal signaling in myrmecophilous butterflies. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 454.

Dáttilo, W., A. Aguirre, P. L. De la Torre, L. A. Kaminski, J. García-Chávez, and V. Rico-Gray. 2016. Trait-mediated indirect interactions of ant shape on the attack of caterpillars and fruits. *Biology Letters* 12: 20160401.

DeVries, P. J. 1988a. The use of epiphylls as larval hostplants by the neotropical riordinid butterfly, *Sarota gyas*. *Journal of Natural History* 22: 1447-1450.

DeVries, P. J. 1988b. The larval ant-organs of *Thisbe irenea* (Lepidoptera: Riordinidae) and their effects upon attending ants. *Zoological Journal of the Linnean Society* 94: 379-393.

DeVries, P. J. 1990. Enhancement of symbioses between butterfly caterpillars and ants by vibrational communication. *Science* 248: 1104-1106.

DeVries, P. J. 1991a. Call production by myrmecophilous riordinid and lycaenid butterfly caterpillars (Lepidoptera): morphological, acoustical, functional, and evolutionary patterns. *American Museum Novitates* 3025: 1-23.

DeVries, P. J. 1991b. Mutualism between *Thisbe irenea* butterflies and ants, and the role of ant ecology in the evolution of larval-ant associations. *Biological Journal of the Linnean Society* 43: 179-195.

- DeVries, P. J., B. C. Cabral, and C. M. Penz. 2004. The early stages of *Apodemia paucipuncta* (Riodinidae): Myrmecophily, a new ant-organ and consequences for classification. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology* 102: 1–13.
- Fiedler, K. 1991. Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). *Bonner Zoologische Monographien* 31: 1-201.
- Fiedler, K., P. Seufert, N. E. Pierce, J. G. Pearson, and H. T. Baumgarten. 1992. Exploitation of lycaenid-ant mutualisms by braconid parasitoids. *Journal of Research on the Lepidoptera* 31: 153-168.
- Fiedler, K., B. Hölldobler, and P. Seufert. 1996. Butterflies and ants: the communicative domain. *Experientia* 52: 14-24.
- Gnatzy, W., M. Jatho, T. Kleinteich, S. N. Gorb, and R. Hustert. 2017. The eversible tentacle organs of *Polyommatus* caterpillars (Lepidoptera, Lycaenidae): Morphology, fine structure, sensory supply and functional aspects. *Arthropod structure & development* 46: 788-804.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Godfray, H. C. J., and M. Shimada. 1999. Parasitoids as model organisms for ecologists. *Population Ecology* 41: 3-10.
- Greeney, H. F., L. A. Dyer, and A. M. Smilanich 2012. Feeding by lepidopteran larvae is dangerous: a review of caterpillars' chemical, physiological, morphological, and behavioral defenses against natural enemies. *Invertebrate Survival Journal* 9: 7-34.
- Gross, P. 1993. Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annual review of entomology* 38: 251-273.

Hajek, A. 2004. Natural enemies: an introduction to biological control. Cambridge University Press, New York.

Hawkins, B. A., H. V. Cornell, and M. E. Hochberg. 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology* 78: 2145-2152.

Hebert P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball, and J. R. de Waard. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270: 313–321.

Hebert P. D. N., E. H. Penton, J. M. Burns, D. H. Janzen, W. Hallwachs. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 14812–14817.

Henning, S. F. 1983. Chemical communication between Lycaenid larvae (Lepidoptera: Lycaenidae) and ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 46: 341-366.

Hojo, M. K., N. E. Pierce, and K. Tsuji. 2015. Lycaenid caterpillar secretions manipulate attendant ant behavior. *Current Biology* 25: 2260-2264.

Inui, Y., U. Shimizu-Kaya, T. Okubo, E. Yamsaki, and T. Itioka. 2015. Various chemical strategies to deceive ants in three *Arhopala* species (Lepidoptera: Lycaenidae) exploiting *Macaranga* myrmecophytes. *PloS One* 10: e0120652.

Janzen, D. H. 2000. Costa Rica's Area de Conservación Guanacaste: a long march to survival through non-damaging biodevelopment. *Biodiversity* 1: 7-20.

Janzen, D.H. 2014. Official web site of Area de Conservacion Guanacaste, northwestern Costa Rica. Investigaciones actuales de Daniel Janzen en ACG, Guanacaste Province, Costa Rica. <https://www.acguanacaste.ac.cr/investigacion/investigaciones-de-largo-plazo/94-investigaciones-actuales-de-daniel-janzen-en-acg-agosto-2012>.

Janzen, D.H. 2018. Official web site of Area de Conservacion Guanacaste, northwestern Costa Rica. Programa de Parataxónomos y Parataxónomas, Guanacaste Province, Costa Rica. <https://www.acguanacaste.ac.cr/programa-de-parataxonomos>.

Janzen, D. H., and W. Hallwachs. 2011. Joining inventory by parataxonomists with DNA barcoding of a large complex tropical conserved wildland in northwestern Costa Rica. *PLoS One* 6: e18123.

Janzen, D. H., and W. Hallwachs. 2016. DNA barcoding the Lepidoptera inventory of a large complex tropical conserved wildland, Area de Conservacion Guanacaste, northwestern Costa Rica. *Genome* 59: 641-660.

Janzen, D. H., and W. Hallwachs. 2020. Área de Conservación Guanacaste, northwestern Costa Rica: Converting a tropical national park to conservation via biodevelopment. *Biotropica* 52: 1017-1029.

Janzen, D. H., and W. Hallwachs. 2021. Dynamic database for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids, of Area de Conservacion Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica. <http://janzen.sas.upenn.edu>.

Janzen, D. H., M. Hajibabaei, J. M. Burns, W. Hallwachs, E. Remigio, and P. D. Hebert. 2005. Wedding biodiversity inventory of a large and complex Lepidoptera fauna with DNA barcoding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360: 1835-1845.

Janzen, D. H., W. Hallwachs, P. Blandin, J. M. Burns, J. M. Cadiou, I. Chacon, ... and J. J. Wilson, J. J. 2009. Integration of DNA barcoding into an ongoing inventory of complex tropical biodiversity. *Molecular Ecology Resources* 9: 1-26.

Janzen, D. H., J. M. Burns, Q. Cong, W. Hallwachs, T. Dapkey, R. Manjunath, ... and, N. V. Grishin. 2017. Nuclear genomes distinguish cryptic species suggested by their DNA barcodes and ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 8313-8318.

Jeffries, M. J., and J. H. Lawton. 1984. Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological journal of the Linnean Society* 23: 269-286.

Kaminski, L. A. 2008a. Immature stages of *Caria plutargus* (Lepidoptera: Riodinidae), with discussion on the behavioral and morphological defensive traits in nonmyrmecophilous riodinid butterflies. *Annals of the Entomological Society of America* 101: 906-914.

Kaminski, L. A. 2008b. Polyphagy and obligate myrmecophily in the butterfly *Hallonympha paucipuncta* (Lepidoptera: Riodinidae) in the Neotropical Cerrado savanna. *Biotropica* 40: 390-394.

Kaminski, L. A., S. F. Sendoya, A. V. Freitas, and P. S. Oliveira. 2009. Ecologia comportamental na interface formiga-planta-herbívoro: interações entre formigas e lepidópteros. *Oecologia Brasiliensis* 13: 27-44.

Kaminski, L. A., A. V. Freitas, and P. S. Oliveira. 2010. Interaction between mutualisms: ant-tended butterflies exploit enemy-free space provided by ant-treehopper associations. *The American Naturalist* 176: 322-334.

Kaminski, L. A., L. L. Mota, A. V. Freitas, and G. R. Moreira. 2013. Two ways to be a myrmecophilous butterfly: natural history and comparative immature-stage morphology of two species of *Theope* (Lepidoptera: Riodinidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 108: 844-870.

Kaneko, S. 2003. Impacts of two ants, *Lasius niger* and *Pristomyrmex pungens* (Hymenoptera: Formicidae), attending the brown citrus aphid, *Toxoptera citricidus* (Homoptera: Aphididae), on the parasitism of the aphid by the primary parasitoid, *Lysiphlebus japonicus* (Hymenoptera: Aphidiidae), and its larval survival. *Applied entomology and zoology* 38: 347-357.

Lima, L. D., J. Trigo, and L. A. Kaminski. 2021. Chemical convergence between a guild of facultative myrmecophilous caterpillars and host plants. *Ecological Entomology* 46: 66-75.

- Malicky, H. 1970. New aspects of the association between lycaenid larvae (Lycaenidae) and ants (Formicidae, Hymenoptera). *Journal of the Lepidopterists' Society* 24: 190-202.
- Miller, S. E., A. Hausmann, W. Hallwachs, and D. H. Janzen. 2016. Advancing taxonomy and bioinventories with DNA barcodes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371: 20150339.
- Murphy, S. M., S. M. Leahy, L. S. Williams, and J. T. Lill. 2010. Stinging spines protect slug caterpillars (Limacodidae) from multiple generalist predators. *Behavioral Ecology* 21: 153-160.
- Murphy, S. M., J. T. Lill, M. D. Bowers, and M. S. Singer. 2014. Enemy-free space for parasitoids. *Environmental Entomology* 43: 1465-1474.
- Pierce, N. E., and P. S. Mead. 1981. Parasitoids as selective agents in the symbiosis between lycaenid butterfly larvae and ants. *Science* 211: 1185-1187.
- Pierce, N. E., and S. Eastal .1986. The selective advantage of attendant ants for the larvae of a lycaenid butterfly, *Glaucopsyche lygdamus*. *Journal of Animal Ecology* 451-462.
- Pierce, N. E., M. F. Braby, A. Heath, D. J. Lohman, J. Mathew, D. B. Rand, and M. A. Travassos. 2002. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual review of entomology* 47: 733-771.
- Quicke, D. L. 1997. Parasitic wasps. Chapman & Hall. London.
- Ratnasingham, S., and P.D.N. Hebert. 2007. BOLD: The barcode of life system (<http://www.barcodinglife.org>). *Molecular Ecology Resources* 7: 355–364.
- Rico-Gray, V., and P. S. Oliveira. 2007. *The Ecology and Evolution of Ant-plant Interactions*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

- Scholl, C. F., K. J. Burls, J. L. Newton, B. Young, and M. L. Forister. 2014. Temporal and geographic variation in parasitoid attack with no evidence for ant protection of the Melissa blue butterfly, *Lycaeides melissa*. *Ecological Entomology* 39: 168-176.
- Sendoya, S. F., and P. S. Oliveira. 2017. Behavioural ecology of defence in a risky environment: caterpillars versus ants in a Neotropical savanna. *Ecological Entomology* 42: 553-564.
- Seufert, P., and K. Fiedler. 1999. Myrmecophily and parasitoid infestation of South-East Asian lycaenid butterfly larvae. *Ecotropica* 5: 59-64.
- Smith, M.A., J. J. Rodriguez, J. B. Whitfield, A. R. Deans, D. H. Janzen, W. Hallwachs, and P. D. N. Hebert. 2008. Extreme diversity of tropical parasitoid wasps exposed by iterative integration of natural history, DNA barcoding, morphology, and collections. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 12359-12364.
- Stadler, B., and A. F. G. Dixon. 2008. *Mutualism: ants and their insect partners*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stireman III, J. O., J. E. O'Hara, and D. M. Wood. 2006. Tachinidae: evolution, behavior, and ecology. *Annual Review of Entomology* 51: 525-555.
- United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). 2019. Area de Conservación Guanacaste, Paris, France. <https://whc.unesco.org/en/list/928/>.
- Vidal, M. C., and S. M. Murphy. 2018. Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: A meta-analysis. *Ecology Letters* 21: 138-150.
- Völkl, W. 1992. Aphids or their parasitoids: who actually benefits from ant-attendance?. *Journal of Animal Ecology* 273-281.
- Weeks, J. A. 2003. Parasitism and ant protection alter the survival of the lycaenid *Hemiargus isola*. *Ecological Entomology* 28: 228-232.

CAPÍTULO II

Alien versus **Predador: o paradoxo do parasitismo em lagartas mirmecófilas***

Ana P. M. Goetz¹; Fernando A. Luz²; Winifred Hallwachs³, Daniel H. Janzen³ & Lucas A. Kaminski¹

*Artigo a ser submetido ao periódico *Ecology*.

1 - Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

2 - Instituto de Saúde e Biotecnologia, Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Coari, Amazonas, Brasil.

3 - Department of Biology, University of Pennsylvania, Philadelphia, PA 19104, USA.

CAPÍTULO III

Considerações Finais

Para muitas espécies de lagartas de Lycaenidae e de Riodinidae (Lepidoptera) a associação simbiótica com formigas representa uma proteção contra inimigos naturais, incluindo moscas e vespas parasitoides (Atsatt 1981, Pierce e Mead 1981). No entanto, a eficiência da proteção dessas “guarda-costas” contra parasitoides foi estabelecida para poucas espécies de lagartas em algumas populações (Pierce et al. 1987, Fiedler e Maschwitz, 1989, Weeks 2003), portanto, muitos aspectos sobre a relação entre mirmecofilia e a pressão seletiva por diferentes tipos de inimigos naturais permanecem inexplorados.

Este estudo foi o primeiro a investigar o efeito da mirmecofilia na interação entre insetos parasitoides e lagartas hospedeiras na perspectiva de uma assembleia Neotropical, a partir da análise dos dados de um inventário de longo prazo em uma floresta tropical megadiversa na Costa Rica (Janzen e Hallwachs 2021). Também foi o primeiro a avaliar e classificar a intensidade da associação entre lepidópteros e formigas a partir das especializações das lagartas para manter a interação.

Os resultados revelaram que tanto a composição de espécies de parasitoides, quanto a incidência de parasitismo, são influenciadas pela intensidade da associação da lagarta com a formiga. A composição de espécies da assembleia de parasitoides associada às lagartas mirmecófilas especializadas (grau 4) diferiu da que interagiu com hospedeiros sem atendimento por formigas (grau 0) e com associação fraca (grau 1 – mirmecófilos comensais). Mirmecófilos obrigatórios (grau 3) e comensais também diferiram em relação a composição de parasitoides. Esses resultados podem ter relação com o pequeno número de espécies compartilhadas entre os graus de mirmecofilia, mas também pela dominância de certos grupos taxonômicos de parasitoides em determinados níveis de intensidade da associação das lagartas com formigas.

A incidência de parasitismo variou entre os graus de mirmecofilia. A categoria que sofreu maior mortalidade por parasitismo correspondeu ao grau três, enquanto os graus um (mirmecófilos comensais) e quatro (mirmecófilos especializados) foram os menos parasitados. Taquinídeos também parasitaram com maior frequência os níveis mais altos de mirmecofilia (graus 3 e 4), enquanto, os himenópteros, os níveis intermediários (graus 2 e 3). Ainda que o grupo de lagartas mais especializadas na interação (grau 4) tenha sofrido a menor mortalidade no parasitismo total, lagartas mirmecófilas de níveis intermediários (graus 2 e 3) sofreram maior

mortalidade quando comparadas às espécies sem atendimento por formigas (grau 0) ou com associação fraca (grau 1). Esse resultado sugere que mutualismos facultativos podem estar relacionados com mais oportunidades ecológicas para diferentes tipos de parasitoides.

Este estudo ressaltou a importância de investigar interações ecológicas ao analisar a relação entre mirmecofilia em lagartas e inimigos naturais. Portanto, é esperado que os resultados desta Dissertação contribuam para a discussão sobre a influência da mirmecofilia (e do papel da proteção das formigas) nos padrões de parasitismo sobre lepidópteros mirmecófilos imaturos.

Referências

(Formatadas de acordo com as normas de submissão do periódico *Ecology*, disponíveis no link <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/19399170/resources/author-uidelines-ecology>).

Atsatt, P. R. 1981. Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy-free space. *The American Naturalist* 118: 638-654.

Fiedler, K., and U. Maschwitz. 1989. The symbiosis between the weaver ant, *Oecophylla smaragdina*, and *Anthene emolus*, an obligate myrmecophilous lycaenid butterfly. *Journal of Natural History* 23: 833-846.

Janzen, D. H., and W. Hallwachs. 2021. Dynamic database for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids, of Area de Conservacion Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica. <http://janzen.sas.upenn.edu>.

Pierce, N. E., and P. S. Mead. 1981. Parasitoids as selective agents in the symbiosis between lycaenid butterfly larvae and ants. *Science* 211: 1185-1187.

Pierce, N. E., R. L. Kitching, R. C. Buckley, M. F. J. Taylor, and K. F. Benbow. 1987. The costs and benefits of cooperation between the Australian lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*, and its attendant ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21: 237-248.

Weeks, J. A. 2003. Parasitism and ant protection alter the survival of the lycaenid *Hemiargus isola*. *Ecological Entomology* 28: 228-232.