



**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 PARASITOIDES 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 .....	5
Abstract.....	6
<b>CAPÍTULO I</b> .....	7
Introdução Geral .....	7
Referências.....	17
<b>CAPÍTULO II</b> .....	25
<i>Alien versus</i> Predador: o paradoxo do parasitismo em lagartas mirmecófilas .....	25
Resumo .....	26
Abstract.....	27
Introdução .....	28
Material e métodos.....	30
<i>Área de estudo e fonte dos dados</i> .....	30
<i>Compilação dos dados</i> .....	31
<i>Índice de mirmecofilia</i> .....	31
<i>Análise dos dados</i> .....	32
Resultados .....	33
Discussão .....	36
Agradecimentos .....	40
Referências.....	41
Figuras .....	49
Tabelas .....	51
Material Suplementar.....	56
<b>CAPÍTULO III</b> .....	76
Considerações Finais .....	76
Referências.....	78

## 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

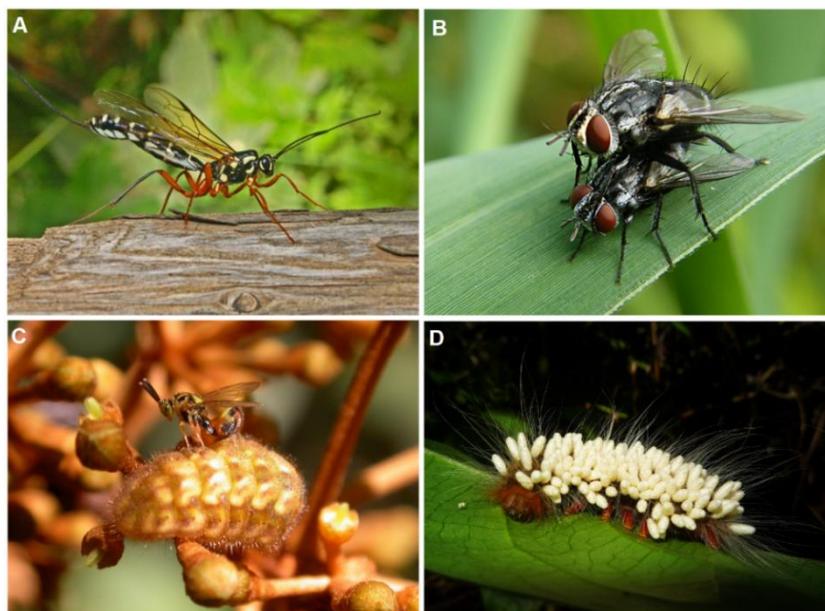
A sobrevivência e o desempenho dos insetos herbívoros na natureza são influenciados por vários fatores, abióticos e bióticos, incluindo a ação de inimigos naturais, como os parasitoides, importantes agentes reguladores das populações desses insetos (Hawkins et al. 1997; Vidal e Muphy 2018). Os parasitoides 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

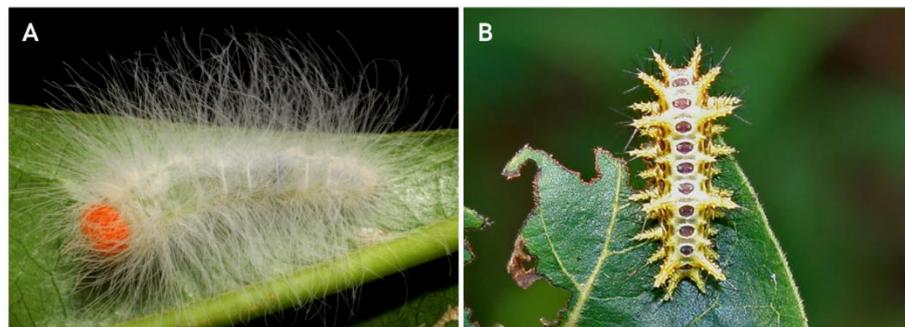
por substâncias químicas liberadas pelas plantas danificadas devido a atividade alimentar dos hospedeiros (Godfray 1994, Hajek 2004).

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).

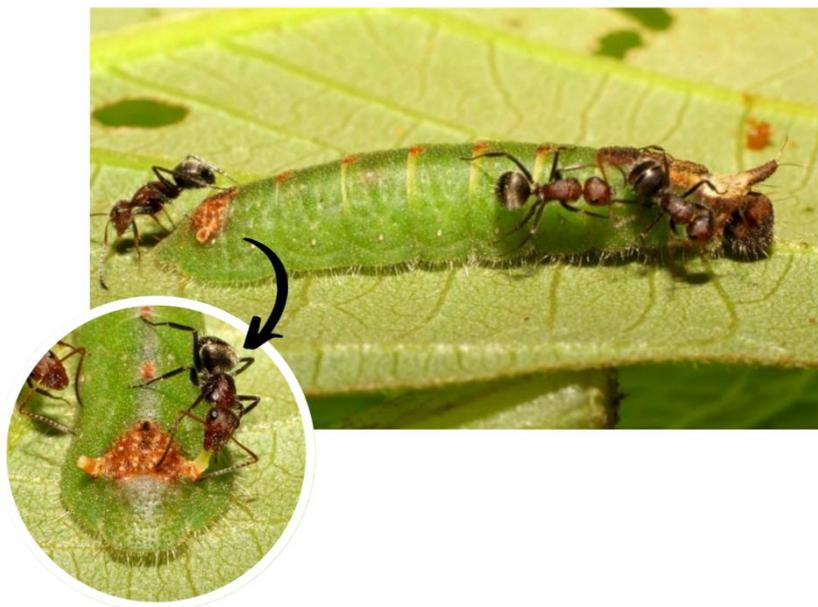


**Figura 2.** Exemplos de estratégias defensivas em lagartas: a) Lagarta de Riodinidae com o corpo coberto por cerdas longas; b) lagarta de Limacodidae com o corpo coberto por escolos. Fotos: a) Daniel H. Janzen/Área de Conservación Guanacaste; b) J. M. Garg/Wikimedia Commons.

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).

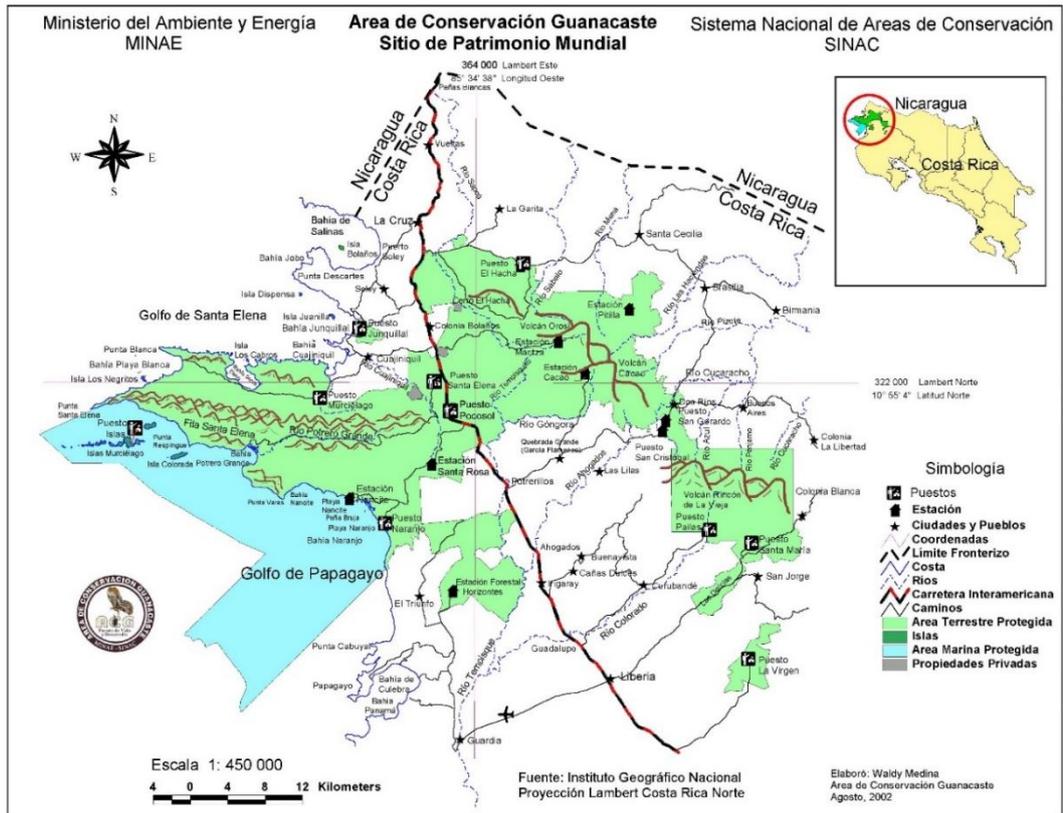
Se os parasitoides exploram a associação dos pulgões com as formigas, será que o mesmo ocorre quando o hospedeiro é uma borboleta formigueira? Já foi observado que lagartas de algumas espécies, assim como nos pulgões, podem continuar produzindo a recompensa nutritiva, mesmo quando parasitadas (Fiedler 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. Goetz<sup>1</sup>; Fernando A. Luz<sup>2</sup>; Winifred Hallwachs<sup>3</sup>, Daniel H. Janzen<sup>3</sup> & Lucas A. Kaminski<sup>1</sup>

\*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.

## RESUMO

Populações de insetos herbívoros são controladas por inimigos naturais, entretanto, algumas estratégias, como mutualismos protetivos com formigas (mirmecofilia) podem dificultar o ataque de inimigos, incluindo insetos parasitoides. Este estudo investigou o efeito da intensidade da mirmecofilia em lagartas de borboletas (Lepidoptera: Lycaenidae e Riodinidae) sobre a interação com parasitoides em uma floresta tropical. A intensidade de mirmecofilia das lagartas foi medida através da presença de atributos morfológicos e comportamentais relacionados a mirmecofilia e classificada em graus (0, espécies não mirmecófilas; 1, mirmecófilas comensais; 2, mirmecófilas facultativas; 3, mirmecófilas obrigatórias; 4, mirmecófilas especializadas). Foram analisados dados do inventário de lagartas e seus parasitoides da Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica. A intensidade da mirmecofilia influenciou a composição de espécies de parasitoides e a incidência do parasitismo. Moscas Tachinidae tiveram maior sucesso em relação aos himenópteros ao explorar diferentes graus de mirmecofilia, e suas espécies foram dominantes nos graus mais altos (3 e 4). As lagartas de grau três sofreram a maior mortalidade entre todos os níveis e, assim como as mirmecófilas de grau dois, foram mais parasitadas em relação às espécies de grau zero, um e quatro. As menores taxas de parasitismo foram associadas às lagartas de grau um (mirmecófilas comensais) e às de grau quatro (mirmecófilas especializadas). Os graus de mirmecofilia parecem exibir padrões de suscetibilidade ao parasitismo por taquinídeos e himenópteros. Tachinidae parasitou com maior frequência os níveis mais altos de mirmecofilia, enquanto, os himenópteros, os graus dois e três. Os resultados demonstram que a eficiência da proteção das formigas não é universal e variam com a intensidade da mirmecofilia e com o grupo taxonômico do parasitoide.

**Palavras-chave:** Lepidoptera, Lycaenidae, Riodinidae, mirmecofilia, parasitoide, inimigos naturais, espaço livre de inimigos.

## ABSTRACT

Populations of herbivorous insects are controlled by natural enemies, however, some strategies, such as protective mutualisms with ants (myrmecophily), can hinder the attack of enemies, including parasitoid insects. This study investigated the effect of myrmecophily intensity in butterfly caterpillars (Lepidoptera: Lycaenidae and Riodinidae) on their interaction with parasitoids in a tropical forest. The intensity of myrmecophily in caterpillars was measured by the presence of larval morphological and behavioral attributes related to myrmecophily levels (0, non-myrmecophilous species; 1, commensal myrmecophilous; 2, facultative myrmecophilous; 3, obligate myrmecophilous; 4, specialized myrmecophilous). The data analyzed are from the inventory of caterpillars and their parasitoids from the Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica. The intensity of myrmecophily influenced the species composition of parasitoids and the incidence of parasitism. Tachinidae flies had greater success relative to Hymenoptera when exploring different degrees of myrmecophily, and its species were dominant at the highest degrees (3 and 4). Level three caterpillars suffered the highest mortality among all levels and, like level two myrmecophiles, were more parasitized relative to levels zero, one and four species. The lowest parasitism rates were associated with level one (commensal myrmecophilous) and level four (specialized myrmecophilous) caterpillars. The degrees of myrmecophily appear to exhibit patterns of susceptibility to parasitism by tachinids and hymenopterans. Tachinidae parasitized the highest levels of myrmecophily more frequently, while, Hymenoptera, levels two and three. The results show that the efficiency of ant protection is not universal and varies with the intensity of myrmecophily and the taxonomic group of the parasitoid.

**Key words:** Lepidoptera, Lycaenidae, Riodinidae, myrmecophily, parasitoid, natural enemies, Enemy-free space.

## INTRODUÇÃO

Os predadores afetam os ecossistemas através de interações diretas e indiretas (Ohgushi et al. 2012). Sobre a vegetação, as formigas limitam a ocorrência de insetos herbívoros com consequências positivas para a planta em mutualismos protetivos planta-formiga (Janzen 1966, Sendoya e Oliveira 2015). No entanto, às vezes, a presença de formigas não representa uma ameaça. Alguns insetos herbívoros podem obter benefícios das formigas durante parte do seu ciclo de vida e, em certos casos, são aceitos como membros da colônia, uma interação denominada mirmecofilia (Hölldobler e Wilson 1990, Kronauer e Pierce 2011).

Esse é o caso de várias lagartas de Lycaenidae e de Riodinidae, duas linhagens irmãs que se destacam entre os lepidópteros por apresentarem espécies que vivem em associação simbiótica com formigas (Fiedler 1991, DeVries 1991a). A intensidade dessa interação pode variar ao longo da ontogenia e espacialmente, sendo classificada geralmente como obrigatória ou facultativa (Pierce et al. 2002). O primeiro caso ocorre quando a lagarta é dependente de uma espécie ou gênero específicos de formiga para sobreviver, enquanto, no segundo, que representa grande parte das ocorrências, a associação é ocasional e não específica em relação ao táxon da formiga (Pierce et al. 2002, Kaminski et al. 2013).

As lagartas mirmecófilas conseguem conviver pacificamente com as formigas por meio de uma variedade de adaptações comportamentais e morfológicas. Geralmente elas possuem um corpo com tegumento liso e cerdas curtas (Kaminski et al. 2009), mas a característica mais notável é a presença dos órgãos mirmecofílicos (DeVries 1988). Esses órgãos especializados exibem diferentes funções na interação como, por exemplo, a secreção de recompensa nutritiva (órgãos nectaríferos) para as formigas atendentes (Malicky 1970, Hojo et al. 2015). E ainda a produção de semioquímicos que supostamente atuam no apaziguamento (órgãos perfurados em forma de cúpula) e/ou indução de comportamentos de alerta e de agressividade (órgãos tentaculares) nas formigas parceiras (DeVries 1988, Fiedler 1991).

A mirmecofilia evoluiu como uma estratégia que proporciona defesa contra inimigos naturais, incluindo formigas agressivas, aranhas e parasitoides (Pierce e Mead 1981, DeVries 1991b, Kaminski et al. 2010). Em troca da recompensa calórica e através dos estímulos químicos, as formigas atendentes podem atuar como guarda-costas das lagartas e afastar seus inimigos (Pierce e Mead 1981, Pierce et al. 1987; Axén et al. 1996, Agrawal e Fordyce 2000). Logo, o constante patrulhamento delas gera um “espaço livre de inimigos” em torno da lagarta atendida (Atsatt 1981, DeVries 1988). A eficiência dessa proteção contra insetos parasitoides

já foi demonstrada em estudos envolvendo espécies obrigatórias (Pierce et al. 1987) e facultativas (e.g., Fiedler e Maschwitz, 1989, Pierce e Easteal 1986; Savignano 1994, Weeks 2003). Entretanto, ela não é uma regra e em alguns sistemas estudados, a presença das formigas não afetou a taxa de parasitismo (DeVries 1991b, Fiedler et al. 1992, Peterson 1993, Scholl et al. 2014; Seufert e Fiedler 1999).

A especialização em hospedeiros mirmecófilos pode conceder certas vantagens aos parasitoides. Por exemplo, quando pulgões mirmecófilos são parasitados por vespas Braconidae, eles aumentam a produção da recompensa líquida ofertada às formigas, intensificando o patrulhamento delas (Völkl 1992). Os parasitoides imaturos dos pulgões se beneficiam dessa situação, pois a presença das formigas diminui o ataque de parasitoides secundários (hiperparasitoides) e de predadores, proporcionando um “espaço livre de inimigos” para os parasitoides (Völkl 1992, Kaneko 2003a). A importância de características do hospedeiro que propiciam escape a predação em parasitoides também foi proposto para lagartas de Lepidoptera (Murphy et al. 2014).

Assim como os pulgões, algumas lagartas mirmecófilas quando parasitadas por vespas podem conservar suas propriedades mirmecófilas por um longo período (Fiedler 1992, Fiedler et al. 1992, Baumgarten e Fiedler 1998). Portanto, o uso dessas hospedeiras como um “espaço livre de inimigos” por parasitoides é uma hipótese plausível (Fiedler et al. 1992). Esse efeito questiona a eficiência da proteção proporcionada pelas formigas, principalmente quando já foi observado que as larvas dessas vespas não são atacadas pelas formigas quando saem da carcaça hospedeira para empupar (Fiedler et al. 1992). Ou que a taxa de parasitismo pode aumentar conforme o grau de mirmecofilia, sendo maior em espécies obrigatórias (Seufert e Fiedler 1999).

Desta forma, existe um paradoxo entre o parasitismo e a mirmecofilia. Entretanto, o conhecimento sobre a interação entre parasitoides e lagartas mirmecófilas ainda é bastante limitado, exceto por Seufert e Fiedler (1999) que analisaram a relação entre parasitismo e níveis de mirmecofilia em uma assembleia de licenídeos no Sudeste asiático. Nesse contexto, este estudo investigou o efeito da mirmecofilia na interação entre insetos parasitoides e lagartas hospedeiras em uma floresta tropical megadiversa na Costa Rica, contribuindo para a discussão de padrões na interação a partir da perspectiva da fauna Neotropical em uma abordagem multiespecífica.

As hipóteses do estudo foram (i) que o atendimento das formigas representa uma barreira seletiva contra parasitoides (DeVries et al. 1991b, Fraser et al. 2001). Portanto, é esperado que a composição de espécies desses inimigos seja diferente entre os níveis de mirmecofilia. Entretanto, (ii) após a especialização nesse tipo de recurso, os parasitoides imaturos podem obter um “espaço livre de inimigos” para se desenvolver (Völkl 1992, Murphy et al. 2014). Assim, é esperado que quanto maior o grau de mirmecofilia, maior a taxa de parasitismo, já que níveis de mirmecofilia mais altos provavelmente oferecem um “espaço livre de inimigos” de melhor qualidade para os parasitoides imaturos.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### *Área de estudo e fonte dos dados*

Os dados utilizados nas análises foram compilados do inventário de longo prazo de lagartas e seus parasitoides da Área de Conservación Guanacaste (ACG) situada no noroeste da Costa Rica (Janzen e Hallwachs 2021). A ACG foi criada em 1968 a partir da expropriação da Fazenda Santa Rosa (1.000 hectares - ha) (Janzen 2000). Ao longo dos anos, a unidade passou por várias ampliações através da compra e expropriação de áreas adjacentes ao local (Janzen 2000, ACG 2015). Atualmente a ACG possui 163.000 ha de território, um bloco geográfico contínuo de área natural e protegida 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).

O inventário de lagartas, suas plantas hospedeiras e seus parasitoides da ACG foi criado em 1978 por Daniel H. Janzen e Winifred Hallwachs (Janzen et al. 2005). 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, de acesso livre, a partir do endereço <http://janzen.sas.upenn.edu/>, e podem ser acessadas através do seu *voucher* (Janzen e Hallwachs 2021).

## *Compilação dos dados*

A busca pelas informações das espécies de Lycaenidae e Riodinidae foi realizada na base de dados *online* do projeto (Janzen e Hallwachs 2021), entre os meses de dezembro de 2019 e 2020. Os dados foram acessados através da lista de registros de planta hospedeiras (campo de busca “*Food plants*”), a partir da busca por registros de cada família de Lepidoptera. Foram compilados 2.995 registros para Lycaenidae (amostrados entre 1982-2018) e 14.660 para Riodinidae (1990-2018). Também foram compilados os dados taxonômicos relacionados às plantas hospedeiras, como espécie e família.

Como o inventário está em constante atualização, alguns organismos ainda não apresentam identificação completa, pois estão em processo taxonômico. Em alguns casos, a abundância dos parasitoides também não estava presente, portanto, apenas os registros com informações completas foram considerados. As espécies crípticas de lepidópteros e de parasitoides registradas no inventário, reconhecidas pelo nome da espécie combinado com um código alfanumérico (ex. *Theope virgilius*DHJ01; *Apanteles leucostigmus*DHJ05), foram agrupadas como uma única espécie nas análises, já que sua situação ainda não está definida taxonomicamente.

## *Índice de mirmecofilia*

Os graus de mirmecofilia apresentados pelas espécies de Lycaenidae e de Riodinidae foram definidos através de um índice organizado em cinco categorias (Tab. I), cuja elaboração foi inspirada em classificações tradicionais para a interação (Fiedler 1991, Pierce et al. 2002), mas com modificações que incluíram a presença de algumas adaptações larvais para a mirmecofilia. Esse é o primeiro sistema de classificação na literatura que usa explicitamente atributos larvais morfológicos e comportamentais relacionados a simbiose (Fiedler 1991, Eastwood e Fraser 1999, Seufert e Fiedler 1999, Pierce et al. 2002). O uso dessas características permitiu criar mais categorias de mirmecofilia, já que abrangem mais variações nas interações, além de serem facilmente observáveis e quantificados nos registros fotográficos das lagartas e literatura de história natural.

O grau de mirmecofilia das espécies foi classificado considerando a presença das seguintes características nos imaturos de lepidópteros: (a) tegumento liso com cerdas curtas e sem escolos (estruturas em forma de espinho); (b) produção de recompensa calórica através dos

órgão nectaríferos dorsal (DNO) em Lycaenidae ou tentacular (TNOs) em Riodinidae; (c) órgãos de comunicação especializados como os órgãos tentaculares (TOs) em Lycaenidae ou anteriores (ATOs) ou aberturas glandulares anteriores (AGOs) em Riodinidae e (d) especialização na formiga atendente (uma única espécie ou gênero de formiga). Quanto mais atributos a espécie de lagarta apresentar, maior será o grau da associação com a formiga (Fig. 1; Tab. I e SI).

Vale ressaltar que apesar de Lycaenidae e de Riodinidae apresentarem diferenças em relação a posição e a anatomia dos órgãos nectaríferos e tentaculares, essas estruturas desempenham as mesmas funções ecológicas nos dois grupos de lepidópteros (DeVries 1988). Contudo, as aberturas glandulares anteriores (AGO) são exclusivas do gênero *Theope* (Riodinidae) e conhecidas até o momento para apenas uma espécie, cuja função provavelmente está relacionada à comunicação química entre lagarta e formigas atendentes (Kaminski et al. 2013). Quando as informações sobre as espécies eram desconhecidas, elas foram obtidas da literatura (ex. DeVries et al. 1992, DeVries 1997) ou generalizada a partir do conhecido para outras espécies próximas do mesmo gênero.

### *Análise dos dados*

As características da interação entre parasitoides e lagartas analisadas e comparadas entre os graus de mirmecofilia foram: taxa de parasitismo; vulnerabilidade (número médio de parasitoides por espécie de lagarta); densidade de ligações (número médio de interações por espécie de lagarta) e especialização. Ainda foi testado se houve diferença na composição taxonômica de parasitoides entre os graus de mirmecofilia, e também se os grupos de parasitoides (Hymenoptera e Diptera) diferiram quanto as taxas de parasitismo.

A taxa de parasitismo para cada nível de mirmecofilia foi calculada através do número de lagartas parasitadas dividido pelo total de indivíduos no nível. É importante destacar que, apesar da amostragem concentrar, principalmente, lagartas dos últimos ínstaes (penúltimo e último), e assim maximizar a oportunidade de parasitismo em campo, as taxas obtidas correm o risco de representarem uma subestimativa do parasitismo nessas populações, já que a lagarta foi retirada do seu habitat, o que evita o risco de ataque do inimigo, caso ela não tenha sido parasitada (Stireman et al. 2005).

A diferença na taxa de parasitismo entre os graus de mirmecofilia foi avaliada em nível de comunidade, mas também em nível de espécie hospedeira. Para a análise em nível comunidade foi utilizado o teste qui-quadrado ( $\chi^2$ ), e em nível de hospedeiro foi usado o teste

de Kruskal-Wallis. A correlação entre a abundância das espécies de lagartas hospedeiras e suas taxas de parasitismo foi verificada através do teste de correlação de Spearman. Para testar se houve diferença na composição de espécies de parasitoides entre os graus de mirmecofilia, foi utilizada PERMANOVA usando 9999 permutações com o índice Jaccard como similaridade. Todas as análises mencionadas foram realizadas no programa PAST v.3.25 (Hammer et al. 2001).

Algumas das características da interação entre lagartas e parasitoides foram analisadas através de métricas de redes de interação. Foram utilizadas nessas análises matrizes quantitativas de interação que foram elaboradas a partir dos dados amostrados para parasitoides e lepidópteros. As interações foram quantificadas contando o número de parasitoides associados a cada espécie de lagarta, em seguida, foram construídas cinco matrizes, uma para cada grau de mirmecofilia. As métricas selecionadas para caracterizar a interação parasitoide-hospedeiro foram: (1) densidade de ligações, número médio de ligações (interações) (Bersier et al. 2002), (2) vulnerabilidade, número médio de espécies de parasitoides por espécie hospedeira (Bersier et al. 2002) e (3) especialização ( $H_2'$ ), nível médio de especialização das espécies que interagem na rede, cujo valor varia de zero (alta generalização) a um (alta especialização) (Blüthgen et al. 2006).

O cálculo das métricas de rede foi realizado usando o pacote bipartite v.2.15 (Dormann et al. 2008) do R v.4.0.3 (R Development Core Team 2020). Para analisar se as métricas de rede variam entre os níveis de mirmecofilia, elas foram comparadas entre pares de categorias de larvas. Após o cálculo das diferenças entre os pares, a significância dos valores foi estimada por meio de procedimentos de Monte Carlo, com base em comparações com distribuições aleatórias geradas com modelos nulos. Foi utilizado o mesmo método para testar a significância das métricas individualmente.

## **RESULTADOS**

Foram compilados dados de 16.179 lagartas distribuídas em 175 espécies (Tab. SII). Riodinidae registrou valores mais altos de riqueza de espécies (108) e de abundância ( $n = 13.433$ ) em relação a Lycaenidae (67 espécies;  $n = 2.746$ ). Parasitoides interagiram com 71 espécies (40,57%) dos lepidópteros amostrados (Tab. II). A taxa de parasitismo geral foi de 5,91% ( $n = 956$ ), sendo 3,54% ( $n = 573$ ) por dípteros e 2,37% ( $n = 383$ ) por himenópteros.

A riqueza e abundância de lagartas variaram entre os graus de mirmecofilia (Tab. II). Hospedeiros sem atendimento por formigas (grau 0) contribuíram com os maiores números de espécies (90; 51,43%) e de indivíduos ( $n = 10.273$ ; 63,50%). Hospedeiros mirmecófilos obrigatórios (grau 3) e especializados (grau 4) registraram as menores riquezas (10 e 9 espécies, respectivamente), enquanto, mirmecófilos facultativos (grau 2) foram os menos abundantes ( $n = 805$ ; 4, 97%).

No total, 3.786 parasitoides de 125 espécies emergiram das lagartas (Tab. III). Hymenoptera contribuiu com maior abundância ( $n = 3.106$ ) e riqueza (91 espécies) do que Diptera, que apresentou 680 moscas de 34 espécies. Das quatro famílias de himenópteros, Braconidae teve a maior riqueza (53 espécies), seguida por Ichneumonidae (22), Chalcididae (15) e Eulophidae (1). Braconidae também foi a mais abundante e representou 91,72% ( $n = 2.849$ ) do total de vespas. Diptera registrou apenas duas famílias: Tachinidae, com 679 moscas de 33 espécies, e Sarcophagidae com um único indivíduo de uma espécie.

Lagartas não mirmecófilas (grau 0) foram atacadas pelas seis famílias de parasitoides, sendo que Eulophidae e Sarcophagidae foram registradas somente com esse tipo de hospedeiro (Tab. III). Os demais graus foram parasitados por quatro famílias, com exceção das mirmecófilas especializadas (grau 4) que não foram atacadas por Ichneumonidae. Lagartas não mirmecófilas foram parasitadas por 71 espécies, cuja maior parte (37) foi classificada como Braconidae. Mirmecófilas comensais (grau 1) e facultativas (grau 2) interagiram com, respectivamente, 34 e 22 espécies de parasitoides (Fig. 2A). As menores riquezas foram associadas às mirmecófilas obrigatórias (16 espécies) e especializadas (12), atacadas principalmente por taquinídeos. Cerca de 90% ( $n = 3.401$ ) da abundância total de parasitoides foi associada à apenas dois níveis de mirmecofilia (graus 0 e 3) (Fig. 2B). Braconidae foi o grupo mais abundante em todos os níveis, com exceção do grau dois (mirmecófilos facultativos), onde houve predominância de Tachinidae.

A análise de similaridade (PERMANOVA), utilizando o índice de Jaccard, indicou diferença significativa entre alguns graus de mirmecofilia ( $F = 1.111$ ,  $p = 0.0264$ ). Sendo assim, a composição de espécies de parasitoides associada às lagartas mirmecófilas especializadas (grau 4) diferiu em relação às lagartas não mirmecófilas (grau 0) ( $p = 0.0349$ ) e às mirmecófilas comensais (grau 1) ( $p = 0.035$ ). Enquanto, a composição relacionada às lagartas mirmecófilas obrigatórias (grau 3) também diferiu quanto às mirmecófilas comensais (grau 1) ( $p = 0.045$ ).

Apenas vinte espécies de parasitoides interagiram com hospedeiros de diferentes níveis de mirmecofilia. Onze delas foram taquinídeos que parasitaram hospedeiros de dois a quatro

graus de mirmecofilia diferentes, enquanto, Braconidae e Ichneumonidae interagiram com espécies de apenas dois graus distintos. Somente uma espécie de parasitoide (Chalcididae) interagiu com lagartas de todos os graus. Os maiores números de espécies compartilhadas entre os graus envolveram lagartas mirmecófilas comensais (grau 1). A categoria teve em comum cinco espécies com não mirmecófilas (grau 0) e quatro com mirmecófilas facultativas (grau 2).

Foi observada uma relação moderada entre a abundância de espécies de lagartas hospedeiras e as taxas de parasitismo geral ( $r_s = 0.59$ ,  $p < 0,001$ ), por Diptera ( $r_s = 0.54$ ,  $p < 0,001$ ) e por Hymenoptera ( $r_s = 0.50$ ,  $p < 0,001$ ). Embora algumas espécies tenham contribuído mais com o número de lagartas parasitadas (Tab. SII), não houve diferença na incidência de parasitismo entre os níveis de mirmecofilia, tanto no parasitismo geral ( $H = 2.49$ ,  $p = 0.53$ ) como por grupo taxonômico de parasitoides entre os graus de mirmecofilia (Diptera:  $H = 1.67$ ,  $p = 0.48$ ; Hymenoptera:  $H = 0.56$ ,  $p = 0.94$ ).

A análise da taxa de parasitismo em nível de comunidade mostrou que hospedeiros mirmecófilos obrigatórios (grau 3) foram os mais parasitados tanto na taxa total ( $\chi^2 = 73.13$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0,001$ ) quanto na por moscas e vespas (Diptera:  $\chi^2 = 46.29$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0,001$ ; Hymenoptera:  $\chi^2 = 84.44$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0,001$ ) (Fig. 3; Tab. II). Mirmecófilos comensais (grau 1) e especializados (grau 4) sofreram as menores mortalidades no parasitismo geral e por moscas. Himenópteros também atacaram com maior frequência as lagartas mirmecófilas facultativas, e menos intensamente mirmecófilos especializados, embora esse tenha sido o segundo grau mais atacado pelas moscas.

O número médio de parasitoides por espécie de lagarta hospedeira (vulnerabilidade) foi semelhante entre os níveis de mirmecofilia, com exceção do grau três, cujo valor (1.7) foi significativamente mais baixo que dos graus zero (1.85) e um (2.14) (Tab. IV e V). Em relação ao número médio de interações por espécies (densidade de ligações), os graus três e quatro apresentaram valores significativamente mais baixos (1.45 e 1.54, respectivamente) em relação aos graus zero e um (1.56 e 1.60, respectivamente). Os valores de especialização foram altos (0.84 – 0.98) em todos os graus de mirmecofilia, mas o grau três apresentou valor significativamente menor em relação aos outros.

## DISCUSSÃO

As análises desse estudo mostraram que a mirmecofilia afeta o parasitismo em lagartas, pois o grau da associação influenciou tanto a composição de espécies de parasitoides quanto as taxas de parasitismo. A incidência total de parasitismo (5,91%) para Lycaenidae e Riodinidae foi baixa considerando outros estudos com lepidópteros na região Neotropical (31%; Gentry e Dyer 2002, 28,2%; Stireman et al. 2017) ou com assembleias Paleotropicais de borboletas formigueiras no Sudeste asiático (27,1%; Seufert e Fiedler 1999). Contudo, é importante observar as diferenças entre os estudos e que podem interferir em comparações diretas como, por exemplo, os táxons de lepidópteros amostrados nas comunidades e sua biologia, as escalas de tempo e espaço amostradas e a região biogeográfica.

A primeira hipótese do estudo, que considera a mirmecofilia como uma barreira seletiva contra parasitoides, foi corroborada, devido a dissimilaridade na composição de espécies das assembleias de parasitoides entre certos graus de mirmecofilia. As diferenças foram observadas para mirmecófilas especializadas (grau 4) em relação às espécies sem atendimento (grau 0) e às mirmecófilas comensais (grau 1), assim como para mirmecófilas obrigatórias (grau 3) em comparação às comensais. Esses resultados podem ter relação com a dominância de espécies de certos grupos taxonômicos de parasitoides em determinados níveis de mirmecofilia. Mas também com o baixo número de espécies compartilhadas entre os graus, já que apenas vinte das 125 espécies de parasitoides registradas interagiram com hospedeiros com graus de mirmecofilia diferentes.

Tachinidae teve maior sucesso, em relação aos himenópteros, ao explorar diferentes graus de mirmecofilia, já que 11 das 20 espécies associadas a mais de um grau pertence a essa família. Várias espécies de Tachinidae são conhecidas por atacarem uma ampla gama de hospedeiros (Stireman e Singer 2003, Stireman et al. 2006), capacidade geralmente associada a uma combinação de adaptações (desenvolvimento larval rápido, evolução de mecanismos para superar defesas fisiológicas dos hospedeiros e diferentes tipos de oviposição e de ovos) (Stireman et al. 2006, Dindo 2011). Embora a polifagia não deva ser generalizada para o grupo (Smith et al. 2007), ela pode explicar por que certas espécies como, por exemplo, *Calolydella virginiajamesae* Fleming & Wood, 2018 e *Lespesia parviteres* (Aldrich & Webber, 1924) conseguiram explorar de três a quatro graus diferentes de mirmecofilia, enquanto, grande parte das espécies das demais famílias ficaram restritas a um ou dois graus, geralmente aos níveis mais baixos de mirmecofilia.

Os taquinídeos também foram dominantes nas assembleias associadas às lagartas mirmecófilas obrigatórias e especializadas. Possivelmente, a oviposição indireta presente em certas linhagens de taquinídeos e que estiveram associadas a esses hospedeiros como, por exemplo, Goniini, Blondeliini e Polideini (Stireman et al. 2006), pode ter contribuído para o sucesso nesses dois graus. Sendo assim, a oviposição indireta pode ter facilitado o acesso a esses hospedeiros, porque os ovos são colocados próximos à lagarta e não diretamente no seu corpo, o que reduz o confronto com as formigas nesses dois níveis mais altos de mirmecofilia (DeVries 1991b). Entretanto, mesmo nos casos em que a oviposição é direta, já foi observado que as moscas podem ser ignoradas pelas formigas (DeVries 1991b).

A única espécie que interagiu com hospedeiros de todos os níveis de mirmecofilia pertence a Chalcididae (chalJanzen01 Janzen01), um grupo de vespas parasitoides conhecido por ovipositar em instares tardios e pupas de lepidópteros (Delvare e Boucek 1992). O hiperparasitismo é o uso de outra espécie de parasitoide como hospedeira (Godfray 1994) e pode ocorrer entre as espécies de Chalcididae de forma obrigatória ou facultativa (parasitoide atua como primário ou hiperparasitoide) (Delvare e Boucek 1992, Macedo et al. 2014). Pupas de Braconidae, Ichneumonidae e Tachinidae estão os hospedeiros desses hiperparasitoides (Aquino et al. 2015).

Como o inventário da ACG ainda está sendo atualizado, essa espécie de Chalcididae ainda não apresenta uma identificação completa, além disso, informações sobre hiperparasitismo no inventário sobre essa família são escassas. Contudo, já foi observado em lagartas de *Rekoa marius* (Lucas, 1857) (grau 2) um caso de hiperparasitismo de Chalcididae em Tachinidae (L.A. Kaminski, dados não publicados). Portanto, é plausível que o hiperparasitismo possa ter influenciado o sucesso da espécie de Chalcididae em todos os graus de mirmecofilia nesse estudo, pois ela pode ter atacado tanto lagartas de lepidópteros quanto parasitoides primários.

As taxas totais de parasitismo foram diferentes entre os graus de mirmecofilia e, apesar da variabilidade de mortalidade entre as espécies de lagartas, o teste em nível de espécies não mostrou diferenças no parasitismo geral e por grupo de parasitoides. A abundância das espécies de lepidópteros teve um efeito moderado sobre as taxas de parasitismo total e por grupo taxonômico. Provavelmente isso ocorreu porque hospedeiros abundantes são mais fáceis de serem localizados e, portanto, estão sujeitos ao ataque de parasitoides especialistas e de generalistas, principalmente daqueles capazes de focar o ataque em hospedeiros abundantes através de reforço comportamental, como alguns taquinídeos (Stireman et al. 2003).

A categoria de mirmecofilia que sofreu maior incidência de parasitismo correspondeu ao grau três (mirmecófilos obrigatórios), enquanto, os graus um (mirmecófilos comensais) e quatro (mirmecófilos especializados) foram os menos parasitados. Embora o parasitismo não tenha aumentado com a intensidade da associação de lagartas com formigas, conforme era esperado, lagartas mirmecófilas facultativas (grau 2) e obrigatórias sofreram maiores mortalidades quando comparadas aos níveis sem atendimento (grau 0) e com associação fraca (grau 1). Esse resultado é semelhante ao encontrado por Seufert e Fiedler (1999) ao analisarem a relação entre parasitismo e mirmecofilia em uma assembleia de Lycaenidae no Sudeste asiático. Apesar dos autores terem usado outros parâmetros para definir o grau de associação de lagartas com formigas e considerarem apenas uma das famílias de “borboletas formigueiras”, eles também encontraram classes de lagartas intensamente associadas com formigas sendo mais parasitadas que categorias de espécies não atendidas e com associação mais fraca. Contudo, diferente do observado neste estudo, a classe de espécies obrigatoriamente atendidas por táxons específicos de formigas sofreu a maior incidência de parasitismo.

Hospedeiros mirmecófilos obrigatórios (grau 3) foram os mais parasitados, porque tanto Hymenoptera quanto Tachinidae (Diptera) atacaram esse nível com intensidades similares, enquanto nos demais graus as taxas de parasitismo dos dois grupos variaram entre si (Fig.3). Himenópteros também interagiram com maior frequência com lagartas mirmecófilas facultativas (grau 2), enquanto, o segundo grupo mais atacado pelos dípteros foram os mirmecófilos especializados, indicando que os níveis de mirmecofilia parecem exibir padrões de suscetibilidade diferentes ao parasitismo por moscas e vespas.

Algumas estratégias podem ter facilitado o sucesso dos himenópteros nos graus dois e três de mirmecofilia. Já foi observado que certas vespas utilizam as formigas atendentes como pista para localizar sua hospedeira e assim otimizam sua oviposição (Pierce et al. 1987, Elgar et al. 2016). Enquanto, outras também apresentam estratégias para atacar hospedeiros mirmecófilos, mesmo na presença das formigas (Völkl 2001, Thomas et al. 2002). Além disso, a ontogenia é um fator determinante na seleção de hospedeiros e himenópteros parasitoides podem atacar preferencialmente lagartas dos estágios iniciais de desenvolvimento (Murphy et al. 2014). Isso pode ser uma vantagem ao parasitar lagartas mirmecófilas, pois o órgão nectarífero, responsável pela produção da recompensa nutritiva, geralmente é funcional a partir do terceiro ínstar nessas larvas, embora possam existir variações entre as espécies (Fiedler 1991). A vantagem é que a ausência da associação com as formigas nos estágios iniciais, provavelmente deixa as lagartas mirmecófilas mais vulneráveis ao ataque das vespas

parasitoides. Ainda que essas estratégias possam ter facilitado o acesso aos hospedeiros atendidos por formigas, não foi suficiente para as vespas terem êxito entre os mirmecófilos especializados, o que contribuiu para que esse nível fosse um dos menos parasitados no geral.

Embora as informações sobre as formigas associadas a Lycaenidae e Riodinidae no inventário da ACG sejam desconhecidas, a influência da espécie atendente não pode ser descartada, já que a eficiência da proteção contra inimigos também depende da espécie de formiga, pois certas características, importantes para a defesa, como tamanho e agressividade, variam entre os táxons (DeVries 1991b, Fraser et al. 2001, Kaneko 2003b). Isso pode ter refletido no parasitismo dos himenópteros sobre as mirmecófilas especializadas, pois, como a associação entre lagarta e formiga é específica nesse nível, a proteção pode ter sido mais eficaz contra as vespas (Pierce et al. 1987, Seufert e Fiedler 1996). Entretanto, o atendimento não teve o mesmo efeito sobre os taquinídeos, já que foi o segundo nível mais parasitado por essas moscas, o que talvez seja reflexo de algumas características do grupo já discutidas anteriormente, como a oviposição indireta, por exemplo.

Se explorar hospedeiros mirmecófilos é um mecanismo para obter um “espaço livre de inimigos” por parasitoides (Völkl 1992, Murphy et al. 2014), então, provavelmente, o grau de mirmecofilia que oferece a melhor qualidade dessa estratégia é o das lagartas mirmecófilas especializadas. Embora os resultados obtidos tenham diferido do que era esperado, a possibilidade do uso de lagartas mirmecófilas como “espaço livre de inimigos” por parasitoides (segunda hipótese do estudo) não pode ser totalmente descartada. Ainda que mirmecófilas especializadas tenham sido um dos níveis com a menor mortalidade no parasitismo geral, esse grau não deixa de ser um “espaço livre de inimigos” para Tachinidae, já que foi o segundo nível mais parasitado por essas moscas. A mesma lógica pode ser estendida para os himenópteros em relação aos mirmecófilos facultativos (grau 2), contudo, os taquinídeos tem o melhor desempenho já que tiveram sucesso maior nos dois níveis mais altos.

Com as análises das métricas de redes ecológicas foi possível caracterizar ainda mais a interação dos lepidópteros imaturos com os parasitoides nos graus de mirmecofilia, e as lagartas mirmecófilas obrigatórias também se destacaram nesses resultados. O valor de densidade de ligações (número médio de interações por espécie) para mirmecófilos obrigatórios e especializados foram baixos quando comparados aos graus com interação fraca (graus 0 e 1). Lagartas mirmecófilas obrigatórias também apresentaram a menor estimativa de vulnerabilidade (número médio de espécies de parasitoides por espécie hospedeira) indicando que esse grupo suportou complexos menores de parasitoides em relação aos outros graus de

mirmecofilia. Apesar dos valores baixos de densidade de ligações e de vulnerabilidade, lagartas mirmecófilas obrigatórias apresentaram o menor valor de especialização entre todos os graus. Esse conflito pode ser devido a influência de um pequeno número de espécies de parasitoides altamente monófagas nas estimativas de distribuição média de interações, o que ofuscou o menor número de parasitoides polífagos.

De modo geral, este estudo mostra que o grau de mirmecofilia tem efeito sobre a composição de espécies de parasitoides e a incidência de parasitismo em imaturos de lepidópteros. Trabalhos futuros sobre esse tipo de interação podem considerar outros fatores, não testados neste estudo, que também podem influenciar o padrão do uso de hospedeiros por parasitoides como, por exemplo, plantas hospedeiras e a presença de atrativos para formigas como nectários extraflorais ou hemípteros trofobiontes, e gregarismo nas lagartas. Concluindo, os resultados refletem, parcialmente, a ideia de que a proteção gerada pelo atendimento das formigas não é universal, já que o nível mais especializado de mirmecofilia foi o menos parasitado. No entanto, os níveis intermediários de mirmecofilia sofreram maior mortalidade que as espécies sem atendimento ou com interação fraca, contribuindo para o paradoxo entre o parasitismo e a mirmecofilia.

## **AGRADECIMENTOS**

Os autores agradecem a todos os envolvidos por disponibilizarem as informações do inventário de lagartas, seus parasitoides e suas plantas hospedeiras da Area de Conservación Guanacaste na Costa Rica, de forma acessível e gratuita, em especial a equipe de parataxonomistas responsáveis por coletar e criar os organismos e auxiliarem na curadoria dos dados e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

## 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>).

Agrawal, A. A., and J. A. Fordyce. 2000. Induced indirect defence in a lycaenid-ant association: the regulation of a resource in a mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267: 1857-1861.

Aquino, D. A., M. T. Tavares, E. Balducci, V. Baca, and S. Q. De Quinteros. 2015. The microlepidopterous natural enemy *Brachymeria subrugosa* Blanchard, 1942 (Hymenoptera, Chalcididae): identity, hosts and geographic distribution. *Zootaxa* 4013: 293-300.

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>.

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.

- Bersier, L. F., C. Banašek-Richter, and M. F. Cattin. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology* 83: 2394-2407.
- Blüthgen, N., F. Menzel, and N. Blüthgen. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6: 1–12.
- Delvare, G., and Z. Boucek. 1992. On the new world Chalcididae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute*, Gainesville.
- DeVries, P. J. 1988. The larval ant-organs of *Thisbe irenea* (Lepidoptera: Riodinidae) and their effects upon attending ants. *Zoological Journal of the Linnean Society* 94: 379-393.
- DeVries, P.J. 1991a. Evolutionary and ecological patterns in myrmecophilous riodinid butterflies. Pp. 143-156. *In*: C. R. Huxley, and & D.F. Cutler (eds.). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- 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. 1997. *The butterflies of Costa Rica and their natural history. Volume II. Riodinidae*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- DeVries, P. J., I. A. Chacon, and D. Murray. 1992. Toward a better understanding of host use and biodiversity in riodinid butterflies (Lepidoptera). *Journal of Research on the Lepidoptera* 31: 103-126.
- Dindo, M. L. 2011. Tachinid parasitoids: are they to be considered as koinobionts? *BioControl* 56: 249-255.
- Dormann, C.F., B. Gruber, and J. Fründ. 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News*, 8: 8–11.

- Eastwood, R., and A. M. Fraser. 1999. Associations between lycaenid butterflies and ants in Australia. *Australian Journal of Ecology* 24: 503-537.
- Elgar, M. A., D. R. Nash, and N. E. Pierce. 2016. Eavesdropping on cooperative communication within an ant-butterfly mutualism. *The Science of Nature* 103: 1-8.
- Fiedler, K. 1991. Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). *Bonner Zoologische Monographien* 31: 1-210.
- Fiedler, K. 1992. The life-history of *Surendra florimel* Doherty 1889 (Lepidoptera: Lycaenidae) in West Malaysia. *Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo* 113: 107-35.
- 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.
- 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.
- Fraser, A. M., A. H. Axén, and N. E. Pierce, N. E. 2001. Assessing the quality of different ant species as partners of a myrmecophilous butterfly. *Oecologia* 129: 452-460.
- Gentry, G. L., and L. A. Dyer. 2002. On the conditional nature of neotropical caterpillar defenses against their natural enemies. *Ecology* 83: 3108-3119.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9.

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

Hölldobler, B., and E. O. Wilson .1990. *The ants*. Belknap Press/Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.

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., 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.

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. 2003a. 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.

Kaneko, S. 2003b. Different impacts of two species of aphid-attending ants with different aggressiveness on the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoid and hyperparasitoids. *Ecological Research* 18: 199-212.

Kronauer, D. J., and N. E. Pierce. 2011. Myrmecophiles. *Current Biology* 21: 208-209.

Macedo, M. V., R. F. Monteiro, A. M. da Fonseca, and P. J. Mayhew. 2014. A chalcid wasp acts chiefly as a hyperparasitoid by mostly using small uncommon hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 150: 149-156.

Malicky, H. 1970. New aspects of the association between lycaenid larvae (Lycaenidae) and ants (Formicidae, Hymenoptera). *Journal of the Lepidopterists' Society* 24: 190-202.

Murphy, S. M., J. T. Lill, M. D. Bowers, and M. S. Singer. 2014. Enemy-free space for parasitoids. *Environmental entomology* 43: 1465-1474.

Ohgushi, T., O. J. Schmitz, and R. D. Holt. 2012. *Trait-Mediated Indirect Interactions: Ecological and Evolutionary Perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge, New York.

- Peterson, M. A. 1993. The nature of ant attendance and the survival of larval *Icaricia acmon* (Lycaenidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 47: 8.
- 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. Easteal. 1986. The selective advantage of attendant ants for the larvae of a lycaenid butterfly, *Glaucopsyche lygdamus*. *The Journal of Animal Ecology* 451-462.
- 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.
- 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.
- R Development Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Savignano, D. A. 1994. Benefits to Karner Blue butterfly larvae from association with ants. *Karner blue butterfly: a symbol of a vanishing landscape* 84: 37-46.
- 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, P. S. 2015. Ant–caterpillar antagonism at the community level: interhabitat variation of tritrophic interactions in a neotropical savanna. *Journal of Animal Ecology* 84: 442-452.

Seufert, P., and K. Fiedler. 1996. Life-history diversity and local co-existence of three closely related lycaenid butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae) in Malaysian rainforests. *Zoologischer Anzeiger* 234: 229-240.

Seufert, P., and K. Fiedler. 1999. Myrmecophily and parasitoid infestation of South-East Asian lycaenid butterfly larvae. *Ecotropica* 5: 59-64.

Smith, M. A., D. M. Wood, D. H. Janzen, W. Hallwachs, and P. D. Hebert. 2007. DNA barcodes affirm that 16 species of apparently generalist tropical parasitoid flies (Diptera, Tachinidae) are not all generalists. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 4967-4972.

Stireman III, J. O., and M. S. Singer. 2003. Determinants of parasitoid–host associations: insights from a natural tachinid–lepidopteran community. *Ecology* 84: 296-310.

Stireman, J. O., L. A. Dyer, D. H. Janzen, M. S. Singer, J. T. Lill, R. J. Marquis, ... and I. R. Diniz. 2005. Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 17384-17387.

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.

Stireman III, J. O., L. A. Dyer, and H. F. Greeney III. 2017. Specialised generalists? Food web structure of a tropical tachinid-caterpillar community. *Insect Conservation and Diversity* 10: 367-384.

Thomas, J. A., J. J. Knapp, T. Akino, S. Gerty, S. Wakamura, D. J. Simcox, ... and G. W. Elmes. 2002. Parasitoid secretions provoke ant warfare. *Nature* 417: 505-506.

Völkl, W. 1992. Aphids or their parasitoids: who actually benefits from ant-attendance?. *Journal of Animal ecology*: 273-281.

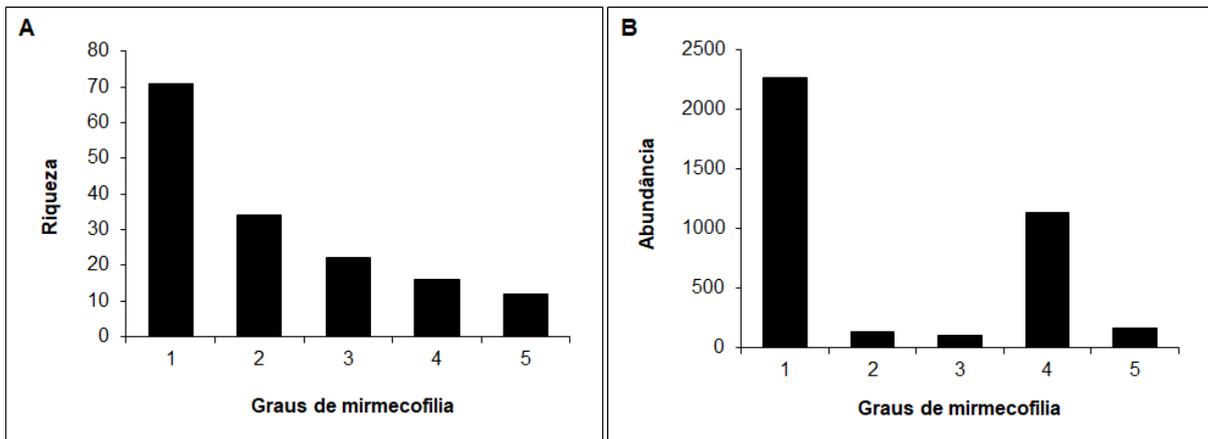
Völkl, W. 2001. Parasitoid learning during interactions with ants: how to deal with an aggressive antagonist. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 135-144.

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

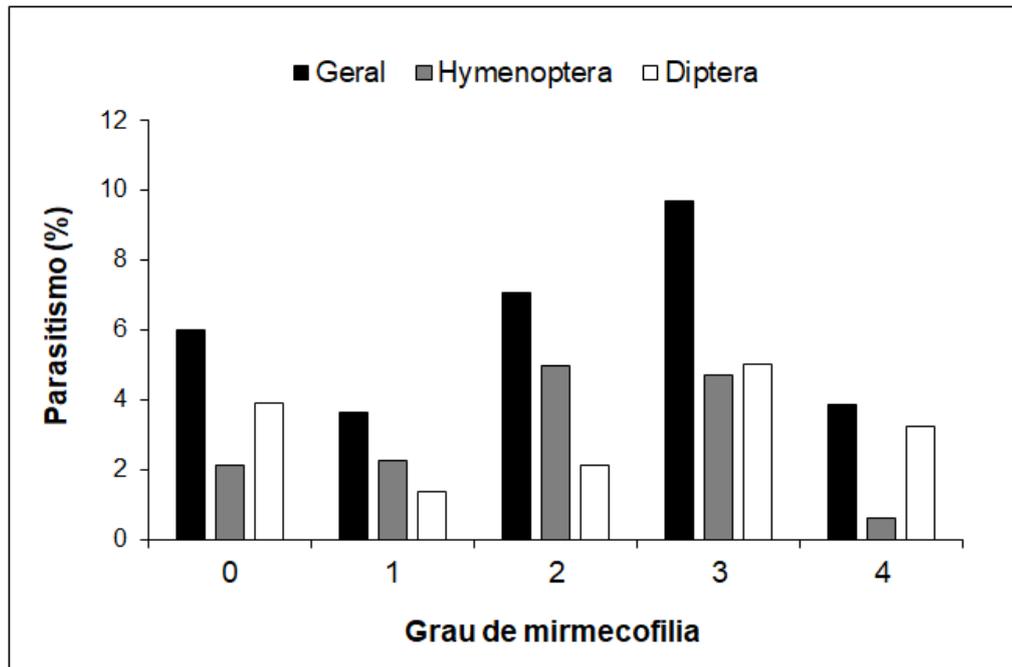
## FIGURAS



**Figura 1.** Esquema ilustrando as adaptações larvais presentes em cada grau do índice de mirmecofilia. Espécies de lepidópteros que exemplificaram cada grau de mirmecofilia na ilustração: grau 0 - *Anteros formosus* (Cramer, 1777) (Riodinidae); grau 1 - *Pseudolycaena damo* (H. Druce, 1875) (Lycaenidae); grau 2 - *Panthiades bitias* (Cramer, 1777) (Lycaenidae); grau 3 - *Synargis mycone* (Hewitson, 1865) (Riodinidae); grau 4 - *Juditha caucana* (Stichel, 1911) (Riodinidae). Fotos: D.H. Janzen/ Área de Coconservação Guanacaste.



**Figura 2.** a) Riqueza de espécies de parasitoides e b) abundância de parasitoides por grau de mirmecofilia: 0 = não mirmecófilo; 1 = mirmecófilo comensal; 2 = mirmecófilo facultativo; 3 = mirmecófilo obrigatório; 4 = mirmecófilo especializado.



**Figura 4.** Taxas de parasitismo geral, por Hymenoptera e por Diptera em cada grau de mirmeccofilia. . Grau de mirmeccofilia: 0 = não mirmeccófilo; 1 = mirmeccófilo comensal; 2 = mirmeccófilo facultativo; 3 = mirmeccófilo obrigatório; 4 = mirmeccófilo especializado.

## TABELAS

**Tabela I.** Índice de mirmecofilia: definição dos graus de mirmecofilia apresentados pelas espécies de Lycaenidae e de Riodinidae da Área de Conservación Guanacaste.

<b>Grau de mirmecofilia</b>	<b>Descrição</b>
0	<b>Espécies não mirmecófilas.</b> Não possuem atributos relacionados a simbiose com formigas.
1	<b>Mirmecófilos comensais.</b> São espécies com interação fraca, que apresentam tegumento liso com cerdas curtas e sem escolos, mas não produzem recompensa calórica.
2	<b>Mirmecófilos facultativos.</b> São espécies com interação ocasional, que apresentam tegumento liso com cerdas curtas e sem escolos e produzem recompensa calórica.
3	<b>Mirmecófilos obrigatórios.</b> Espécies com interação frequente. Apresentam tegumento liso com cerdas curtas e sem escolos, produzem recompensa calórica e semioquímicos.
4	<b>Mirmecófilos especializados.</b> Apresentam todos os atributos relacionados a simbiose e possuem interação dependente e alto grau de integração com um táxon (gênero ou espécie) de formigas.

**Tabela II.** Graus de mirmecofilia apresentados pelas espécies de Lycaenidae e de Riodinidae da Área de Conservación Guanacaste: riqueza de espécies, abundância de lagartas, número de espécies e de lagartas parasitadas e taxas de parasitismo total, por Diptera e por Hymenoptera. Riqueza de espécies e abundância das lagartas gregárias são mostradas separadamente para destacar sua predominância na assembleia. Graus de mirmecofilia: 0 = não mirmecófila; 1 = mirmecófila comensal; 2 = mirmecófila facultativa; 3 = mirmecófila obrigatória; 4 = mirmecófila especializada.

	<b>Grau de mirmecofilia</b>					Comunidade geral
	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	
Riqueza de espécies	90	39	27	10	9	175
Riqueza de espécies gregárias	17	1	-	-	-	18
Número de espécies parasitadas	40	16	7	5	3	71
Abundância de lagartas	10.273	1.936	805	1.555	1.610	16.179
Abundância de lagartas de espécies gregárias	6.220	543	-	-	-	6.763
Número de lagartas parasitadas	616	70	57	151	62	956
<b>Taxa de parasitismo (%)</b>						
Total	6,00	3,62	7,08	9,71	3,85	5,91
Diptera	3,89	1,34	2,11	5,02	3,23	3,54
Hymenoptera	2,10	2,27	4,97	4,69	0,62	2,37

**Tabela III.** Abundância (N) e riqueza de espécies (S) de parasitoides por grupo taxonômico registradas para os graus de mirmecofilia apresentados pelas espécies de Lycaenidae e de Riodinidae da Área de Conservación Guanacaste. Graus de mirmecofilia: 0 = não mirmecófilas; 1 = mirmecófilas comensais; 2 = mirmecófilas facultativas; 3 = mirmecófilas obrigatórias e 4 = mirmecófilas especializadas.

	Grau 0		Grau 1		Grau 2		Grau 3		Grau 4		Total	
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
Sarcophagidae	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Tachinidae	428	18	37	11	58	6	97	9	59	7	679	33
<b>Diptera</b>	<b>429</b>	<b>19</b>	<b>37</b>	<b>11</b>	<b>58</b>	<b>6</b>	<b>97</b>	<b>9</b>	<b>59</b>	<b>7</b>	<b>680</b>	<b>34</b>
Braconidae	1.678	37	62	8	10	5	1.006	3	93	2	2.849	53
Chalcididae	38	4	15	7	6	4	31	3	8	3	98	15
Eulophidae	92	1	0	0	0	0	0	0	0	0	92	1
Ichneumonidae	29	10	13	8	24	7	1	1	0	0	67	22
<b>Hymenoptera</b>	<b>1.837</b>	<b>52</b>	<b>90</b>	<b>23</b>	<b>40</b>	<b>16</b>	<b>1.038</b>	<b>7</b>	<b>101</b>	<b>5</b>	<b>3.106</b>	<b>91</b>
<b>Total</b>	<b>2.266</b>	<b>71</b>	<b>127</b>	<b>34</b>	<b>98</b>	<b>22</b>	<b>1.135</b>	<b>16</b>	<b>160</b>	<b>12</b>	<b>3.786</b>	<b>125</b>

**Tabela IV** – Valores de Densidade de links, Vulnerabilidade e Especialização ( $H^{2'}$ ) e suas respectivas significâncias para os graus de mirmecofilia apresentados pelas espécies de Lycaenidae e de Riodinidae da Área de Conservación Guanacaste. Graus de mirmecofilia: 0 = não mirmecófilas; 1 = mirmecófilas comensais; 2 = mirmecófilas facultativas; 3 = mirmecófilas obrigatórias e 4 = mirmecófilas especializadas.

Métricas de rede	Grau 0		Grau 1		Grau 2		Grau 3		Grau 4	
	Valor	P	Valor	P	Valor	P	Valor	P	Valor	P
Densidade de links	1.56	p<0,001	1.60	p<0,001	2.26	0.995	1.45	0.0185	1.54	0.002
Vulnerabilidade	1.85	p<0,001	2.14	p<0,001	3.44	0.9675	1.7	0.007	1.99	0.006
Especialização ( $H^{2'}$ )	0.98	p<0,001	0.97	p<0,001	0.95	0.017	0.84	p<0,001	0.91	0.002

**Tabela V.** Comparação dos valores das métricas de rede de interação entre os graus de mirmecofilia apresentados pelas espécies de Lycaenidae e de Riodinidae da Área de Conservación Guanacaste. Graus de mirmecofilia: 0 = não mirmecófilas; 1 = mirmecófilas comensais; 2 = mirmecófilas facultativas; 3 = mirmecófilas obrigatórias e 4 = mirmecófilas especializadas. \* indica diferença significativa ( $p < 0,05$ ).

Métricas	Valores observados para cada rede		Diferença entre as redes
	Grau 0	Grau 1	
Densidade de ligações	1.56	1.60	0.067
Vulnerabilidade	1.85	2.14	0.254
Especialização ( $H^{2'}$ )	0.98	0.97	0.043*
	Grau 0	Grau 2	
Densidade de ligações	1.56	2.26	0.713
Vulnerabilidade	1.85	3.44	0.420
Especialização ( $H^{2'}$ )	0.98	0.95	0.123
	Grau 0	Grau 3	
Densidade de ligações	1.56	1.45	0.01*
Vulnerabilidade	1.85	1.78	0.026*
Especialização ( $H^{2'}$ )	0.98	0.84	0.024*
	Grau 0	Grau 4	
Densidade de ligações	1.56	1.54	0.023*
Vulnerabilidade	1.85	1.99	0.176
Especialização ( $H^{2'}$ )	0.98	0.91	0.083
	Grau 1	Grau 2	
Densidade de ligações	1.60	2.26	0.741
Vulnerabilidade	2.14	3.44	0.364
Especialização ( $H^{2'}$ )	0.97	0.95	0.082
	Grau 1	Grau 3	
Densidade de ligações	1.60	1.45	0.01*
Vulnerabilidade	2.14	1.78	0.036*
Especialização ( $H^{2'}$ )	0.97	0.84	0.035*
	Grau 1	Grau 4	
Densidade de ligações	1.60	1.54	0.029*

Vulnerabilidade	2.14	1.99	0.065
Especialização (H <sup>2'</sup> )	0.97	0.91	0.089
	<b>Grau 2</b>	<b>Grau 3</b>	
Densidade de ligações	2.26	1.45	0.166
Vulnerabilidade	3.44	1.78	0.160
Especialização (H <sup>2'</sup> )	0.95	0.84	0.031*
	<b>Grau 2</b>	<b>Grau 4</b>	
Densidade de ligações	2.26	1.54	0.393
Vulnerabilidade	3.44	1.99	0.172
Especialização (H <sup>2'</sup> )	0.95	0.91	0.069
	<b>Grau 3</b>	<b>Grau 4</b>	
Densidade de ligações	1.45	1.54	0.097
Vulnerabilidade	1.78	1.99	0.149
Especialização (H <sup>2'</sup> )	0.84	0.91	0.04*

## MATERIAL SUPLEMENTAR

**Tabela SI.** Lista das espécies de Lycaenidae e Riodinidae da Área de Conservación Guanacaste. Para cada espécie foi determinado um grau de mirmecofilia (**índice de mirmecofilia – IM**) definido a partir da presença de atributos funcionais morfológicos e comportamentais: **a) Tegumento** (tegumento liso com cerdas curtas e sem escolos); **b) produção de Recompensa** calórica produzida através dos órgãos nectaríferos dorsal (**DNO**) em Lycaenidae ou tentacular (**TNO**) em Riodinidae; **c) produção de Semioquímicos** através dos órgãos tentaculares evertidos (**TO**) em Lycaenidae ou anteriores (**ATO**) em Riodinidae, ou aberturas glandulares anteriores (**AGO** exclusivos do gênero *Theope*) também em Riodinidae; **d) Especialização** na formiga atendente. Índice de mirmecofilia (IM): 0 = não mirmecófila; 1 = mirmecófila comensal; 2 = mirmecófila facultativa; 3 = mirmecófila obrigatória; 4 = mirmecófila especializada. S = riqueza de espécies na família de Lepidoptera. \* Espécies gregárias.

Espécies	Tegumento	Recompensa	Semioquímicos	Especialização	IM
<b>LYCAENIDAE (S = 67)</b>					
<b>Polyommatainae</b>					
<b>Polyommataini</b>					
<i>Leptotes cassius</i> (Cramer, 1775)	liso	DNO	TO	-	3
<b>Theclinae</b>					
<b>Eumaeini</b>					
<i>Allosmaitia strophius</i> (Godart, [1824])	liso	-	-	-	1
<i>Arawacus sito</i> (Boisduval, 1836)	liso	DNO	-	-	2

<i>Arawacus togarna</i> (Hewitson, 1867)	liso	DNO	-	-	2
<i>Arcas gozmanyi</i> (Bálint, 2006)	liso	-	-	-	1
<i>Arcas cypria</i> (Geyer, 1837)	liso	-	-	-	1
<i>Atlides polybe</i> (Linnaeus, 1763)	liso	-	-	-	1
<i>Brangas neora</i> (Hewitson, 1867)*	liso	-	-	-	1
<i>Calycopis demonassa</i> (Hewitson, 1868)	liso	-	-	-	1
<i>Camissecla charichlorus</i> (A. Butler & H. Druce, 1872)	liso	-	-	-	1
<i>Chalybs hassan</i> (Stoll, 1790)	liso	-	-	-	1
<i>Chlorostrymon telea</i> (Hewitson, 1868)	liso	-	-	-	1
<i>Cyanophrys amyntor</i> (Cramer, 1775)	liso	-	-	-	1
<i>Cyanophrys fusius</i> (Godman & Salvin, 1887)	liso	-	-	-	1
<i>Cyanophrys herodotus</i> (Fabricius, 1793)	liso	-	-	-	1
<i>Cyanophrys longula</i> (Hewitson, 1868)	-	-	-	-	0
<i>Denivia mavors</i>	liso	-	-	-	1
<i>Denivia augustula</i> (Kirby) Bálint, 1995	liso	-	-	-	1
<i>Denivia hemon</i> (Cramer) Johnson, 1992	liso	-	-	-	1
<i>Erora badeta</i> (Hewitson, 1873)	liso	-	-	-	1
<i>Erora carla</i> (Schaus, 1902)	liso	-	-	-	1
<i>Eumaeus godartii</i> (Boisduval, 1870) *	-	-	-	-	0
<i>Evenus regalis</i> (Cramer, 1775)	liso	-	-	-	1
<i>Gargina emessa</i> (Hewitson, 1867)	-	-	-	-	0

<i>Iaspis andersoni</i> Robbins, 2010	liso	DNO	-	-	2
<i>Janthecla cydonia</i> (H. Druce, 1890)	liso	-	-	-	1
<i>Kolana ligurina</i> (Hewitson, 1874)	-	-	-	-	0
<i>Laothus barajo</i> (Reakirt, [1867])	-	-	-	-	0
<i>Magnastigma hirsuta</i> (Prittwitz, 1865)	liso	-	-	-	1
<i>Michaelus jebus</i> (Godart, [1824])	liso	DNO	-	-	2
<i>Michaelus phoenissa</i> (Hewitson, 1867)	liso	DNO	-	-	2
<i>Ministrymon phrutus</i> (Geyer, 1832)	liso	DNO	-	-	2
<i>Ministrymon arola</i> (Hewitson, 1868)	liso	DNO	-	-	2
<i>Ministrymon clytie</i> (W. H. Edwards, 1877)	liso	DNO	-	-	2
<i>Nicolaea ophia</i> (Hewitson, 1868)	liso	DNO	-	-	2
<i>Ocaria ocrisia</i> (Hewitson, 1868)	-	-	-	-	0
<i>Oenomaus cyanovenata</i> (D'Abbrera, 1995)	liso	-	-	-	1
<i>Ostrinotes halciones</i> (A. Butler & H. Druce, 1872)	liso	DNO	-	-	2
<i>Paiwarria umbratus</i> (Geyer, 1837)	liso	-	-	-	1
<i>Panthiades bathildis</i> (C. Felder & R. Felder, 1865)	liso	DNO	-	-	2
<i>Panthiades bitias</i> (Cramer, 1777)	liso	DNO	-	-	2
<i>Panthiades phaleros</i> (Linnaeus, 1767)	liso	DNO	-	-	2
<i>Parrhasius polibetes</i> (Stoll, 1781)	liso	DNO	-	-	2
<i>Pseudolycaena damo</i> (H. Druce, 1875)	liso	-	-	-	1
<i>Rekoa marius</i> (Lucas, 1857)	liso	DNO	-	-	2

<i>Rekoa palegon</i> (Cramer, 1780)	liso	DNO	-	-	2
<i>Rubroserrata mathewi</i> (Hewitson, 1874)	liso	-	-	-	1
<i>Siderus gargophia</i> (Hewitson 1877)	liso	-	-	-	1
<i>Siderus philinna</i> (Hewitson, 1868)	liso	-	-	-	1
<i>Strymon albata</i> (C. Felder & R. Felder, 1865)	liso	DNO	-	-	2
<i>Strymon alea</i> (Godman & Salvin, 1887)	liso	DNO	-	-	2
<i>Strymon bazochii</i> (Godart, [1824])	liso				1
<i>Strymon istapa</i> (Reakirt, [1867])	liso	DNO	-	-	2
<i>Strymon megarus</i> (Godart, [1824])	liso	DNO	-	-	2
<i>Strymon melinus</i> (Hübner, [1813])	liso	DNO	-	-	2
<i>Strymon mulucha</i> (Hewitson, 1867)	liso	DNO	-	-	2
<i>Theclopsis leos</i> (Schaus, 1913)	liso	-	-	-	1
<i>Symbiopsis tanais</i> (Godman & Salvin, 1887)	liso	-	-	-	1
<i>Theclopsis mycon</i> (Godman & Salvin, 1887)	liso	-	-	-	1
<i>Theorema eumenia</i> Hewitson, 1865	liso	-	-	-	1
<i>Thepytus echelta</i> (Hewitson, 1867)	liso	DNO	-	-	2
<i>Thereus oppia</i> (Godman & Salvin, 1887)	liso	DNO	-	-	2
<i>Theritas augustula</i> (W. F. Kirby, 1877)	liso	-	-	-	1
<i>Theritas hemon</i> (Cramer, 1775)	liso	-	-	-	1
<i>Theritas lisus</i> (Stoll, 1790) *	-	-	-	-	0
<i>Tmolus echion</i> (Linnaeus, 1767)	liso	DNO	-	-	2

*Ziegleria hoffmani* K. Johnson, 1993

liso

-

-

-

1

**RIODINIDAE (S = 108)**

**Euselasiinae**

**Euselasiini**

*Euselasia amphidecta* (Godman & Salvin, 1878) \*

-

-

-

-

0

*Euselasia cheles* (Godman & Salvin, 1889) \*

-

-

-

-

0

*Euselasia chrysippe* (H. Bates, 1866) \*

-

-

-

-

0

*Euselasia eubule* (R. Felder, 1869) \*

-

-

-

-

0

*Euselasia hygenius* (Stoll, 1787) \*

-

-

-

-

0

*Euselasia inconspicua* (Godman & Salvin, 1878)

-

-

-

-

0

*Euselasia mystica* (Schaus, 1913) \*

-

-

-

-

0

*Euselasia pellonia* Stichel, 1919\*

-

-

-

-

0

*Euselasia procula* (Godman & Salvin, 1885) \*

-

-

-

-

0

*Euselasia regipennis* (A. Butler & H. Druce, 1872) \*

-

-

-

-

0

*Euselasia rhodogyne* (Godman, 1903) \*

-

-

-

-

0

*Hades noctula* Westwood, 1851\*

-

-

-

-

0

**Riodininae**

**Calydnini**

*Calydna sturnula* (Geyer, 1837)

liso

-

-

-

1

**Emesidini**

<i>Emesis aurimna</i> (Boisduval, 1870) *	-	-	-	-	0
<i>Emesis brimo</i> Godman & Salvin, 1889	-	-	-	-	0
<i>Emesis cypria</i> C. Felder & R. Felder, 1861*	-	-	-	-	0
<i>Emesis emesia</i> (Hewitson, 1867)	-	-	-	-	0
<i>Emesis lacrines</i> Hewitson, 1870	-	-	-	-	0
<i>Emesis mandana</i> (Cramer, 1780)	-	-	-	-	0
<i>Emesis ocypore</i> (Geyer, 1837)	-	-	-	-	0
<i>Emesis tegula</i> Godman & Salvin, 1886	-	-	-	-	0
<i>Emesis tenedia</i> C. Felder & R. Felder, 1861	-	-	-	-	0
<i>Emesis vulpina</i> Godman & Salvin, 1886	-	-	-	-	0

**Eurybiini**

<i>Eurybia elvina</i> Stichel, 1910	liso	TNO	-	-	2
<i>Eurybia lycisca</i> Westwood, 1851	liso	TNO	-	-	2
<i>Hyphilaria thasus</i> (Stoll, 1780) *	-	-	-	-	0
<i>Ithomiola calculosa</i> J. Hall & Harvey, 2005	-	-	-	-	0
<i>Leucochimona iphias</i> Stichel, 1909	-	-	-	-	0
<i>Leucochimona lepida</i> (Godman & Salvin, 1885)	-	-	-	-	0
<i>Leucochimona molina</i> (Godman & Salvin, 1885)	-	-	-	-	0
<i>Mesosemia albipuncta</i> Schaus, 1913	-	-	-	-	0

<i>Mesosemia asa</i> Hewitson, 1869	-	-	-	-	0
<i>Mesosemia cachiana</i> Schaus 1913	-	-	-	-	0
<i>Mesosemia carissima</i> H. Bates, 1866	-	-	-	-	0
<i>Mesosemia ceropia</i> H. Druce, 1874	-	-	-	-	0
<i>Mesosemia coelestis</i> Godman & Salvin, 1885	-	-	-	-	0
<i>Mesosemia grandis</i> H. Druce, 1874	-	-	-	-	0
<i>Mesosemia hesperina</i> A. Butler, 1874	-	-	-	-	0
<i>Mesosemia lamachus</i> Hewitson, 1857	-	-	-	-	0
<i>Napaea beltiana</i> (H. Bates, 1867)	-	-	-	-	0
<i>Napaea eucharila</i> (H. Bates, 1867)	-	-	-	-	0
<i>Napaea rufolimba</i> J. Hall, 2005	-	-	-	-	0
<i>Perophtalma lasus</i> Westwood, 1851	-	-	-	-	0
<i>Voltinia umbra</i> (Boisduval, 1870)	-	-	-	-	0
<b>Helicopini</b>					
<i>Anteros allectus</i> Westwood, 1851	-	-	-	-	0
<i>Anteros carausius</i> Westwood, 1851	-	-	-	-	0
<i>Anteros chrysoprasta</i> Hewitson, 1867	-	-	-	-	0
<i>Anteros formosus</i> (Cramer, 1777)	-	-	-	-	0
<i>Anteros renaldus</i> (Stoll, 1790)	-	-	-	-	0
<i>Sarota acantus</i> (Stoll, 1781)	-	-	-	-	0
<i>Sarota chrysus</i> (Stoll, 1781)	-	-	-	-	0

<i>Sarota myrtea</i> Godman & Salvin, 1886	-	-	-	-	0
<i>Sarota subtessellata</i> (Schaus, 1913)	-	-	-	-	0
<b>Nymphidiini</b>					
<i>Calospila cilissa</i> (Hewitson, 1863)	liso	TNO	ATO	-	3
<i>Juditha caucana</i> (Stichel, 1911)	liso	TNO	ATO	X	4
<i>Menander menander</i> (Stoll, 1780)	liso	TNO	ATO	-	3
<i>Menander pretus</i> (Cramer, 1777)	liso	TNO	ATO	-	3
<i>Nymphidium onaeum</i> Hewitson, 1869	liso	TNO	ATO	-	3
<i>Periplacis glaucoma</i> Geyer, 1837	liso	TNO	ATO	-	3
<i>Pachythone gigas</i> Godman & Salvin, 1878	liso	TNO	ATO	-	3
<i>Synargis mycone</i> (Hewitson, 1865)	liso	TNO	ATO	-	3
<i>Synargis nymphidioides</i> (A. Butler, 1872)	liso	TNO	ATO	-	3
<i>Theope acosma</i> Stichel, 1910	liso	TNO	AGO	X	4
<i>Theope devriesi</i> J. Hall & Willmott, 1996	liso	TNO	AGO	X	4
<i>Theope eudocia</i> Westwood, 1851	liso	TNO	AGO	X	4
<i>Theope matuta</i> Godman & Salvin, 1897	liso	TNO	AGO	X	4
<i>Theope pedias</i> Herrich-Schäffer, [1853]	liso	TNO	AGO	X	4
<i>Theope phaeo</i> Prittwitz, 1865	liso	TNO	AGO	X	4
<i>Theope publius</i> C. Felder & R. Felder, 1861	liso	TNO	AGO	X	4
<i>Theope virgilius</i> (Fabricius, 1793)	liso	TNO	AGO	X	4
<i>Thisbe irenea</i> (Stoll, 1780)	liso	TNO	ATO	-	3

**Riodinini**

<i>Ancyluris inca</i> (Saunders, 1850)	-	-	-	-	0
<i>Ancyluris jurgensenii</i> (Saunders, 1850)	-	-	-	-	0
<i>Brachyglenis dinora</i> (H. Bates, 1866)	-	-	-	-	0
<i>Calephelis iris</i> (Staudinger, 1876)	-	-	-	-	0
<i>Calephelis laverna</i> (Godman & Salvin, 1886)	-	-	-	-	0
<i>Calephelis sixola</i> McAlpine, 1971	-	-	-	-	0
<i>Caria lampeto</i> Godman & Salvin, 1886	-	-	-	-	0
<i>Caria rhacotis</i> (Godman & Salvin, 1878)	-	-	-	-	0
<i>Charis anius</i> (Cramer, 1776)	-	-	-	-	0
<i>Chorinea bogota</i> (Saunders, 1859)	-	-	-	-	0
<i>Lasaia agesilas</i> (Latreille, [1809])	liso	-	-	-	1
<i>Lasaia sula</i> Staudinger, 1888	-	-	-	-	0
<i>Lyropteryx lyra</i> Saunders, 1859	-	-	-	-	0
<i>Melanis sanguinea</i> (Stichel, 1910)*	-	-	-	-	0
<i>Metacharis victrix</i> (Hewitson, 1870)	-	-	-	-	0
<i>Metacharis umbrata</i> Stichel, 1929	-	-	-	-	0
<i>Necyria beltiana</i> Hewitson 1870	-	-	-	-	0
<i>Pheles strigosa</i> (Staudinger, 1876)	-	-	-	-	0
<i>Rhetus castigatus</i> (Stichel, 1909)	-	-	-	-	0
<i>Rhetus dysonii</i> (Saunders, 1850)	-	-	-	-	0

<i>Rhetus periander</i> (Cramer, 1777)	-	-	-	-	0
<b>Symmachiini</b>					
<i>Argyrogrammana leptographia</i> (Stichel, 1911)	-	-	-	-	0
<i>Argyrogrammana venilia crocea</i> (Godman & Salvin, 1878)	liso	-	-	-	1
<i>Esthemopsis pherephatte</i> (Godart, [1824])	-	-	-	-	0
<i>Mesene croceella</i> H. Bates, 1865	-	-	-	-	0
<i>Mesene margaretta</i> (A. White, 1843)	-	-	-	-	0
<i>Mesene phareus</i> (Cramer, 1777)	-	-	-	-	0
<i>Mesenopsis melanochlora</i> (Godman & Salvin, 1878)	-	-	-	-	0
<i>Phaenochitonia ignipicta</i> Schaus, 1913					0
<i>Pirascca arbuscula</i> (Möschler, 1883)	liso	-	-	-	1
<i>Pirascca tyriotes</i> (Godman & Salvin, 1878)	liso	-	-	-	1
<i>Symmachia accusatrix</i> Westwood, 1851	-	-	-	-	0
<i>Symmachia leena</i> Hewitson, 1870	-	-	-	-	0
<i>Symmachia probetor</i> (Stoll, 1782)	-	-	-	-	0
<i>Symmachia rubina</i> H. Bates, 1866	-	-	-	-	0
<i>Symmachia tricolor</i> Hewitson, 1867	-	-	-	-	0
<i>Symmachia xypete</i> (Hewitson, 1870)	-	-	-	-	0

**Tabela SII.** Espécies de Lycaenidae e Riodinidae da Área de Conservación Guanacaste: índice de mirmecofilia das espécies, número de lagartas coletadas, riqueza de famílias e espécies de plantas hospedeiras, número de lagartas parasitadas por família de parasitoide, número total e porcentagem de lagartas parasitadas. Índice de mirmecofilia: 0 = não mirmecófila; 1 = mirmecófila comensal; 2 = mirmecófila facultativa; 3 = mirmecófilas obrigatória; 4 = mirmecófilas especializada.

Família	Espécies	Planta Hospedeira		Número de lagartas parasitadas por									
		Índice de mirmecofilia	Número total de lagartas	Número de famílias	Número de espécies	Chalcididae	Eulophidae	Braconidae	Ichneumonidae	Tachinidae	Sarcophagidae	Número total	Parasitismo (%)
Riodinidae	<i>Juditha caucana</i> (Stichel, 1911)	4	771	14	30	1	0	1	0	43	0	45	5,84
Riodinidae	<i>Theope acosma</i> Stichel, 1910	4	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Theope devriesi</i> J. Hall & Willmott, 1996	4	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Theope eudocia</i> Westwood, 1851	4	153	13	29	0	0	1	0	2	0	3	1,96
Riodinidae	<i>Theope matuta</i> Godman & Salvin, 1897	4	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Theope pedias</i> Herrich-Schäffer, [1853]	4	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Riodinidae	<i>Theope phaeo</i> Prittwitz, 1865	4	19	5	12	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Theope publius</i> C. Felder & R. Felder, 1861	4	16	4	8	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Theope virgilius</i> (Fabricius, 1793)	4	646	24	60	7	0	0	0	7	0	14 2,17
Riodinidae	<i>Calospila cilissa</i> (Hewitson, 1863)	3	33	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Periplacis glaucoma</i> Geyer, 1837	3	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Pachythone gigas</i> Godman & Salvin, 1878	3	58	2	2	2	0	0	0	0	0	2 3,45
Riodinidae	<i>Thisbe irenea</i> (Stoll, 1780)	3	777	1	2	0	0	68	1	28	0	97 12,48
Riodinidae	<i>Menander menander</i> (Stoll, 1780)	3	47	1	3	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Menander pretus</i> (Cramer, 1777)	3	96	1	3	0	0	1	0	0	0	1 1,04
Riodinidae	<i>Nymphidium onaeum</i> Hewitson, 1869	3	194	1	6	0	0	0	0	42	0	42 21,65
Riodinidae	<i>Synargis mycone</i> (Hewitson, 1865)	3	346	10	16	1	0	0	0	8	0	9 2,60
Riodinidae	<i>Synargis nymphidioides</i> (A. Butler, 1872)	3	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Leptotes cassius</i> (Cramer, 1775)	3	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Eurybia elvina</i> Stichel, 1910	2	21	2	3	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Eurybia lycisca</i> Westwood, 1851	2	199	1	1	1	0	5	0	6	0	12 6,03
Lycaenidae	<i>Nicolaea ophia</i> (Hewitson, 1868)	2	45	1	3	0	0	0	3	0	0	3 6,67
Lycaenidae	<i>Arawacus sito</i> (Boisduval, 1836)	2	14	1	6	1	0	0	3	0	0	4 28,57
Lycaenidae	<i>Arawacus togarna</i> (Hewitson, 1867)	2	103	1	11	4	0	1	13	4	0	22 21,36
Lycaenidae	<i>Iaspis andersoni</i> Robbins, 2010	2	20	1	4	0	0	0	5	0	0	5 25,00
Lycaenidae	<i>Panthiades bitias</i> (Cramer, 1777)	2	287	6	14	0	0	3	0	7	0	10 3,48
Lycaenidae	<i>Strymon megarus</i> (Godart, [1824])	2	66	1	1	0	0	1	0	0	0	1 1,52

Lycaenidae	<i>Michaelus jebus</i> (Godart, [1824])	2	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Michaelus phoenissa</i> (Hewitson, 1867)	2	5	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Ministrymon phrutus</i> (Geyer, 1832)	2	3	1	2	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Ministrymon arola</i> (Hewitson, 1868)	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Ministrymon clytie</i> (W. H. Edwards, 1877)	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Ostrinotes halciones</i> (A. Butler & H. Druce, 1872)	2	12	6	6	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Thepytus echelta</i> (Hewitson, 1867)	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Tmolus echion</i> (Linnaeus, 1767)	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Panthiades bathildis</i> (C. Felder & R. Felder, 1865)	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Panthiades phaleros</i> (Linnaeus, 1767)	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Parrhasius polibetes</i> (Stoll, 1781)	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Rekoa palegon</i> (Cramer, 1780)	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Rekoa marius</i> (Lucas, 1857)	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Strymon albata</i> (C. Felder & R. Felder, 1865)	2	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Strymon alea</i> (Godman & Salvin, 1887)	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Strymon istapa</i> (Reakirt, [1867])	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Strymon melinus</i> (Hübner, [1813])	2	5	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Strymon mulucha</i> (Hewitson, 1867)	2	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Thereus oppia</i> (Godman & Salvin, 1887)	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0

Riodinidae	<i>Lasaia agesilas</i> (Latreille, [1809])	1	10	1	3	0	0	0	0	1	0	1	10,00
Riodinidae	<i>Argyrogrammana venilia crocea</i> (Godman & Salvin, 1878)	1	19	2	3	0	0	8	0	0	0	8	42,11
Riodinidae	<i>Pirascca arbuscula</i> (Möschler, 1883)	1	28	1	2	0	0	0	0	6	0	6	21,43
Riodinidae	<i>Pirascca tyriotes</i> (Godman & Salvin, 1878)	1	127	1	3	3	0	3	0	0	0	6	4,72
Lycaenidae	<i>Atlides polybe</i> (Linnaeus, 1763)	1	9	1	2	0	0	0	1	0	0	1	11,11
Lycaenidae	<i>Brangas neora</i> (Hewitson, 1867)	1	543	2	3	1	0	0	0	2	0	3	0,55
Lycaenidae	<i>Cyanophrys fusius</i> (Godman & Salvin, 1887)	1	46	6	10	1	0	2	0	0	0	3	6,52
Lycaenidae	<i>Evenus regalis</i> (Cramer, 1775)	1	247	1	4	0	0	1	4	3	0	8	3,24
Lycaenidae	<i>Paiwarria umbratus</i> (Geyer, 1837)	1	23	1	1	0	0	0	1	0	0	1	4,35
Lycaenidae	<i>Pseudolycaena damo</i> (H. Druce, 1875)	1	87	13	21	1	0	0	5	0	0	6	6,90
Lycaenidae	<i>Rubroserrata mathewi</i> (Hewitson, 1874)	1	6	2	2	0	0	1	1	0	0	2	33,33
Lycaenidae	<i>Siderus philinna</i> (Hewitson, 1868)	1	2	1	1	0	0	0	1	0	0	1	50,00
Lycaenidae	<i>Theritas hemon</i> (Cramer, 1775)	1	119	5	13	0	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Chlorostrymon telea</i> (Hewitson, 1868)	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Arcas gozmanyi</i> (Bálint, 2006)	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Arcas cypria</i> (Geyer, 1837)	1	7	3	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Allosmaitia strophius</i> (Godart, [1824])	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Calycopis demonassa</i> (Hewitson, 1868)	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Chalybs hassan</i> (Stoll, 1790)	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Lycaenidae	<i>Camissecla charichlorus</i> A. Butler & H. Druce, 1872)	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Erora carla</i> (Schaus, 1902)	1	8	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Erora badeta</i> (Hewitson, 1873)	1	7	1	2	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Janthecla cydonia</i> (H. Druce, 1890)	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Magnastigma hirsuta</i> (Prittwitz, 1865)	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Oenomaus cyanovenata</i> (D'Abrera, 1995)	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Theorema eumenia</i> Hewitson, 1865	1	25	5	8	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Ziegleria hoffmani</i> K. Johnson, 1993	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Cyanophrys amyntor</i> (Cramer, 1775)	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Cyanophrys herodotus</i> (Fabricius, 1793)	1	4	2	3	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Symbiopsis tanais</i> (Godman & Salvin, 1887)	1	71	1	2	1	0	0	0	0	1	1,41
Lycaenidae	<i>Theclopsis mycon</i> (Godman & Salvin, 1887)	1	7	1	2	1	0	0	0	0	1	14,29
Lycaenidae	<i>Siderus gargophia</i> (Hewitson 1877)	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Theritas augustula</i> (W. F. Kirby, 1877)	1	19	7	7	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Denivia mavors</i>	1	85	1	10	0	0	0	0	10	0	11,76
Lycaenidae	<i>Denivia augustula</i> (Kirby) Bálint, 1995	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Denivia hemon</i> (Cramer) Johnson, 1992	1	29	2	4	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Strymon bazochii</i> (Godart, [1824])	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Calydna sturnula</i>	1	383	1	1	1	0	7	0	4	0	3,13
Lycaenidae	<i>Theclopsis leos</i> (Schaus, 1913)	1	8	1	3	0	0	0	0	0	0	0

Riodinidae	<i>Anteros allectus</i> Westwood, 1851	0	3	1	2	0	0	1	0	0	0	1	33,33
Riodinidae	<i>Anteros carausius</i> Westwood, 1851	0	36	13	24	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Anteros chrysoprasta</i> Hewitson, 1867	0	5	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Anteros formosus</i> (Cramer, 1777)	0	221	2	12	0	0	5	1	0	0	6	2,71
Riodinidae	<i>Anteros renaldus</i> (Stoll, 1790)	0	42	14	22	0	0	1	0	0	0	1	2,38
Riodinidae	<i>Sarota acantus</i> (Stoll, 1781)	0	8	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Sarota chrysus</i> (Stoll, 1781)	0	4	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Sarota myrtea</i> Godman & Salvin, 1886	0	6	4	6	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Sarota subtesselata</i> (Schaus, 1913)	0	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Rhetus castigatus</i> (Stichel, 1909)	0	8	5	5	0	0	1	1	0	0	2	25,00
Riodinidae	<i>Rhetus dysonii</i> (Saunders, 1850)	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Rhetus periander</i> (Cramer, 1777)	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Calephelis laverna</i> (Godman & Salvin, 1886)	0	13	2	7	0	0	0	0	1	0	1	7,69
Riodinidae	<i>Calephelis iris</i> (Staudinger, 1876)	0	7	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Calephelis sixola</i> McAlpine, 1971	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Ancyluris inca</i> (Saunders, 1850)	0	323	1	8	0	0	5	1	0	0	6	1,86
Riodinidae	<i>Ancyluris jurgensenii</i> (Saunders, 1850)	0	25	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Caria rhacotis</i> (Godman & Salvin, 1878)	0	597	1	1	0	0	5	0	15	0	20	3,35
Riodinidae	<i>Caria lampeto</i> Godman & Salvin, 1886	0	82	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1,22
Riodinidae	<i>Melanis sanguinea</i> (Stichel, 1910)	0	132	1	2	3	0	2	0	12	0	17	12,88
Riodinidae	<i>Metacharis victrix</i> (Hewitson, 1870)	0	52	2	4	0	0	2	0	0	0	2	3,85

Riodinidae	<i>Metacharis umbrata</i> Stichel, 1929	0	15	1	2	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Necyria beltiana</i> Hewitson 1870	0	46	2	3	0	0	1	0	0	0	2,17
Riodinidae	<i>Brachyglenis dinora</i> (H. Bates, 1866)	0	12	4	5	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Charis anius</i> (Cramer, 1776)	0	5	2	4	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Chorinea bogota</i> (Saunders, 1859)	0	11	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Lyropteryx lyra</i> Saunders, 1859	0	14	2	3	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Pheles strigosa</i> (Staudinger, 1876)	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Lasaia sula</i> Staudinger, 1888	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Emesis aurimna</i> (Boisduval, 1870)	0	829	1	2	11	0	0	0	56	0	8,08
Riodinidae	<i>Emesis brimo</i> Godman & Salvin, 1889	0	11	3	5	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Emesis cypria</i> C. Felder & R. Felder, 1861	0	217	1	3	0	0	8	0	0	0	3,69
Riodinidae	<i>Emesis emesia</i> (Hewitson, 1867)	0	63	4	4	0	0	1	0	0	0	1,59
Riodinidae	<i>Emesis lacrines</i> Hewitson, 1870	0	12	5	6	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Emesis mandana</i> (Cramer, 1780)	0	131	27	56	0	0	8	0	2	0	7,63
Riodinidae	<i>Emesis ocypore</i> (Geyer, 1837)	0	68	1	3	0	0	8	0	0	0	11,76
Riodinidae	<i>Emesis tegula</i> Godman & Salvin, 1886	0	20	1	1	0	0	0	0	4	0	20,00
Riodinidae	<i>Emesis tenedia</i> C. Felder & R. Felder, 1861	0	10	1	2	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Emesis vulpina</i> Godman & Salvin, 1886	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Euselasia amphidecta</i> (Godman & Salvin, 1878)	0	225	1	1	0	0	5	0	0	0	2,22
Riodinidae	<i>Euselasia cheles</i> (Godman & Salvin, 1889)	0	256	1	4	0	0	0	0	0	0	0

Riodinidae	<i>Euselasia chrysippe</i> (H. Bates, 1866)	0	901	1	3	0	0	0	0	84	0	84	9,32
Riodinidae	<i>Euselasia eubule</i> (R. Felder, 1869)	0	55	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Euselasia hygenius</i> (Stoll, 1787)	0	161	2	3	0	0	0	0	1	0	1	0,62
Riodinidae	<i>Euselasia mystica</i> (Schaus, 1913)	0	1963	1	9	4	0	0	7	62	0	73	3,72
Riodinidae	<i>Euselasia inconspicua</i> (Godman & Salvin, 1878)	0	535	2	2	0	0	0	0	37	0	37	6,92
Riodinidae	<i>Euselasia pellonia</i> Stichel, 1919	0	121	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Euselasia procula</i> (Godman & Salvin, 1885)	0	24	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Euselasia regipennis</i> (A. Butler & H. Druce, 1872)	0	79	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Euselasia rhodogyne</i> (Godman, 1903)	0	219	1	5	0	0	0	0	1	0	1	0,46
Riodinidae	<i>Hades noctula</i> Westwood, 1851	0	330	3	5	0	0	0	0	2	1	3	0,91
Riodinidae	<i>Symmachia accusatrix</i> Westwood, 1851	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Symmachia leena</i> Hewitson, 1870	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Symmachia probetor</i> (Stoll, 1782)	0	36	1	6	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Symmachia tricolor</i> Hewitson, 1867	0	204	1	6	18	0	19	0	0	0	37	18,14
Riodinidae	<i>Symmachia rubina</i> H. Bates, 1866	0	62	4	7	1	0	5	1	0	0	7	11,29
Riodinidae	<i>Symmachia xypete</i> (Hewitson, 1870)	0	40	1	2	0	0	3	0	0	0	3	7,50
Riodinidae	<i>Argyrogrammana leptographia</i> (Stichel, 1911)	0	8	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Phaenochitonina ignipicta</i> Schaus, 1913	0	7	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Riodinidae	<i>Mesene croceella</i> H. Bates, 1865	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Mesene margaretta</i> (A. White, 1843)	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Mesene phareus</i> (Cramer, 1777)	0	8	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Mesenopsis melanochlora</i> (Godman & Salvin, 1878)	0	19	1	6	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Esthemopsis pherephatte</i> (Godart, [1824])	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Leucochimona iphias</i> Stichel, 1909	0	101	1	9	0	0	2	0	0	2	1,98
Riodinidae	<i>Leucochimona lepida</i> (Godman & Salvin, 1885)	0	27	1	14	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Leucochimona molina</i> (Godman & Salvin, 1885)	0	54	2	9	0	0	0	0	3	3	5,56
Riodinidae	<i>Mesosemia albipuncta</i> Schaus, 1913	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Mesosemia asa</i> Hewitson, 1869	0	10	1	2	0	0	0	1	2	3	30,00
Riodinidae	<i>Mesosemia cachiana</i> Schaus 1913	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Mesosemia carissima</i> H. Bates, 1866	0	153	1	8	0	0	6	0	10	16	10,46
Riodinidae	<i>Mesosemia ceropia</i> H. Druce, 1874	0	3	1	2	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Mesosemia coelestis</i> Godman & Salvin, 1885	0	14	1	3	0	0	0	0	1	1	7,14
Riodinidae	<i>Mesosemia grandis</i> H. Druce, 1874	0	121	1	16	0	0	10	4	6	20	16,53
Riodinidae	<i>Mesosemia hesperina</i> A. Butler, 1874	0	9	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Mesosemia lamachus</i> Hewitson, 1857	0	72	1	5	0	0	0	0	6	6	8,33
Riodinidae	<i>Napaea beltiana</i> (H. Bates, 1867)	0	89	1	5	0	0	17	12	0	29	32,58

Riodinidae	<i>Napaea eucharila</i> (H. Bates, 1867)	0	358	1	9	1	2	23	0	94	0	120	33,52
Riodinidae	<i>Napaea rufolimba</i> J. Hall, 2005	0	9	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Voltinia umbra</i> (Boisduval, 1870)	0	144	1	1	0	0	3	0	0	0	3	2,08
Riodinidae	<i>Ithomiola calculosa</i> J. Hall & Harvey, 2005	0	2	1	3	0	0	1	0	0	0	1	50,00
Riodinidae	<i>Hyphilaria thasus</i> (Stoll, 1780)	0	16	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Riodinidae	<i>Perophtalma lasus</i> Westwood, 1851	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Laothus barajo</i> (Reakirt, [1867])	0	24	1	4	0	0	0	1	0	0	1	4,17
Lycaenidae	<i>Ocaria ocrisia</i> (Hewitson, 1868)	0	19	4	4	0	0	4	0	0	0	4	21,05
Lycaenidae	<i>Eumaeus godartii</i> (Boisduval, 1870)	0	661	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Gargina emessa</i> (Hewitson, 1867)	0	6	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Kolana ligurina</i> (Hewitson, 1874)	0	6	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Cyanophrys longula</i> (Hewitson, 1868)	0	4	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Lycaenidae	<i>Theritas lisus</i> (Stoll, 1790)	0	71	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Total</b>			<b>16.179</b>			<b>64</b>	<b>2</b>	<b>250</b>	<b>67</b>	<b>572</b>	<b>1</b>	<b>956</b>	<b>5,91</b>

## 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-guidelines-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.