

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Instituto de Biociências

Curso de Ciências Biológicas

Flora Dresch

História natural e morfologia dos estágios imaturos da borboleta formigueira-zebrada *Arawacus separata* (Lathy, 1926) (Lepidoptera: Lycaenidae)

Porto Alegre

2021

Flora Dresch

História natural e morfologia dos estágios imaturos da borboleta formigueira-zebrada *Arawacus separata* (Lathy, 1926) (Lepidoptera: Lycaenidae)

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado como requisito parcial à
obtenção do título de bacharel em Ciências
Biológicas do Instituto de Biociências da
Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
Orientador: Dr. Lucas Augusto Kaminski.

Porto Alegre

2021

CIP - Catalogação na Publicação

Dresch, Flora

História natural e morfologia dos estágios imaturos da borboleta formigueira-zebrada *Arawacus separata* (Lathy, 1926) (Lepidoptera: Lycaenidae). / Flora Dresch. -- 2021.

40 f.

Orientador: Lucas Augusto Kaminski.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Bacharelado em Ciências Biológicas, Porto Alegre, BR-RS, 2021.

1. Morfologia. 2. Lepidoptera (Lycaenidae). 3. História Natural. 4. Estágios Imaturos. I. Kaminski, Lucas Augusto, orient. II. Título.

Flora Dresch

História natural e morfologia dos estágios imaturos da borboleta formigueira-zebrada *Arawacus separata* (Lathy, 1926) (Lepidoptera: Lycaenidae)

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado como requisito parcial à
obtenção do título de bacharel em Ciências
Biológicas do Instituto de Biociências da
Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
Orientador: Dr. Lucas Augusto Kaminski.

Aprovada em:

BANCA EXAMINADORA:

Dr. Lucas Augusto Kaminski
UFRGS

Prof. Dr. Marcelo Duarte da Silva
Museu de Zoologia da USP

Dra. Rosângela Brito
Embrapa Cerrados

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos que contribuíram e me apoiaram neste trabalho:

Ao meu orientador Lucas Augusto Kaminski, à prof. Helena Piccoli Romanowski e ao Luan Dias Lima. A Ana Paula M. Goetz pela identificação dos parasitoides. A todos os outros integrantes do Laboratório de Ecologia de Insetos.

Ao CNPq, à FAPERGS e à UFRGS, que me concederam as bolsas de Iniciação Científica.

À minha família, em especial, à minha mãe, Márcia Dresch, e ao meu pai, Pio Giovanni Dresch.

Às minhas amigas e amigos.

E à universidade pública brasileira.

Manuscrito formatado de acordo com as normas da revista Journal of Natural History.

História natural e morfologia dos estágios imaturos da borboleta formigueira-zebrada *Arawacus separata* (Lathy, 1926) (Lepidoptera: Lycaenidae)

Flora Dresch, Luan Dias Lima, Helena Piccoli Romanowski e Lucas Augusto Kaminski.

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

História natural e morfologia dos estágios imaturos da borboleta formigueira-zebrada *Arawacus separata* (Lathy, 1926) (Lepidoptera: Lycaenidae)

A história natural e a morfologia dos estágios imaturos da borboleta formigueira-zebrada *Arawacus separata* são descritas pela primeira vez por microscopia óptica e eletrônica de varredura. As lagartas se alimentam de folhas jovens do arbusto coerana, *Cestrum strigilatum* Ruiz & Pav. (Solanaceae). O tempo de desenvolvimento do ovo até adulto é de ~30 dias. Estágio larval é composto por quatro ínstaras com coloração e textura crípticas. Tegumento larval com órgãos perfurados em forma de cúpula (PCOs) e órgão nectário dorsal (DNO) a partir do segundo ínstar. Os registros disponíveis indicam que as larvas são oligófagas especialistas em solanáceas. Foram observadas interações mirmecófilas facultativas com sete espécies de formigas dos gêneros *Camponotus*, *Crematogaster*, *Pheidole* e *Solenopsis*. A diversidade de interações com formigas na coerana pode estar relacionada com a presença de agregações de hemípteros mirmecófilos e seiva atrativas nos danos foliares produzidos pelas lagartas. Devido ao padrão de coloração alar típico de falsa-cabeça e mirmecofilia, propõe-se a formigueira-zebrada como um organismo modelo em ecologia e evolução.

Palavras-chave: Theclinae; Eumaeini; parasitoides; quetotaxia; oligofagia; folivoria.

Introdução

O conhecimento sobre os estágios imaturos de borboletas é fundamental para entender a sua ecologia, evolução e conservação. A pesquisa sobre história natural de borboletas fornece informações ecológicas de interações bióticas que são valiosas para promover a conservação da espécie, pois podem determinar a sua distribuição de acordo com as condições para a sua permanência na natureza (ver Thomas 1991; Araújo & Luoto 2007; Bächtold et al. 2016). O estudo de imaturos também pode ser usado para resolver problemas de taxonomia (Freitas & Brown 2004; Duarte et al. 2005; Lin et al. 2019), para entender padrões evolutivos e estabelecer filogenia, pois evidencia diferenças ontogenéticas entre espécies (Downey & Allyn 1984a, b; Ballmer & Wright 2008; Cancela et al. 2014).

A família Lycaenidae é uma das mais ricas dentro de Lepidoptera, compreendendo mais de 30% das espécies de borboletas (New 1993). Dentro desta família é comum os adultos apresentarem um padrão de coloração nas asas posteriores que se assemelha a uma cabeça falsa, criando uma impressão de que a cabeça se encontra na parte posterior da borboleta, evitando ataques à cabeça real (Robbins 1980; Robbins 1981; López-Palafox et al. 2015). Os padrões de falsa-cabeça são classificados conforme alguns atributos, como a presença de linhas convergentes, pontos que lembram olhos e prolongações similares a antenas. Quanto mais desses atributos uma espécie apresenta, mais especializado é considerado o padrão de falsa-cabeça (Robbins 1981; López-Palafox et al. 2015).

Outra característica marcante dos licenídeos é a capacidade de estabelecer interações simbióticas com formigas (mirmecofilia) nos estágios larvais, podendo ser de natureza facultativa ou obrigatória (Eastwood et al. 2006), e variar do comensalismo ao mutualismo ou até mesmo parasitismo (Fiedler 1991; Eastwood & Fraser 1999). A mirmecofilia é normalmente associada com os benefícios protetivos contra inimigos naturais nos estágios imaturos, em especial parasitoides, podendo a presença de formigas formar um espaço livre de inimigos (Atsatt 1981; Kaminski et al. 2010). Enquanto isso, no caso de mutualismo, as formigas se beneficiam se alimentando de uma secreção nutritiva oferecida pela lagarta, secretada pelo órgão nectário dorsal (DNO) (Malicky 1970; Fiedler & Saam 1995; Pierce et al. 2002). A mirmecofilia afeta diversos aspectos da história evolutiva dessas borboletas, influenciando o comportamento, a morfologia, a anatomia e a fisiologia dos imaturos (Malicky 1970), bem como o uso de plantas hospedeiras pelas diferentes espécies, visto que licenídeos utilizam formigas como pistas para a oviposição (Atsatt 1981; Pierce 1984; Kaminski et al. 2010; Bächtold et al. 2014). Devido a esses aspectos, a retenção dessas interações pode ser um ponto decisivo para a preservação de licenídeos mirmecófilos (Bächtold et al. 2016), considerando que a mirmecofilia, mesmo quando de natureza facultativa, pode aumentar significativamente a sobrevivência dos imaturos (Savignano 1994; Weeks 2003; Thomas 2020).

A tribo Eumaeini compreende a maioria das espécies de licenídeos na região Neotropical, contendo mais de 1200 espécies (Brown 1993a; Robbins 2004). Dentre os Eumaeini, a mirmecofilia obrigatória é desconhecida (Fiedler 1991), todas as espécies já estudadas são mirmecófilas facultativas ou perderam completamente a interação com formigas. As lagartas de Eumaeini apresentam uma grande variedade de hábitos alimentares, sendo, na maior parte das vezes, florívoras, mas podem se alimentar também

de folhas, frutos, fungos e detritos (Robbins & Aiello 1982; Beccaloni et al. 2008; Duarte et al. 2005; Silva et al. 2014; Nishida & Robbins 2020). Não são facilmente encontradas em campo, por terem, frequentemente, coloração críptica associada à planta hospedeira (Monteiro 1991; Silva et al. 2014; Vargas et al. 2016), o que dificulta o estudo dos imaturos desta tribo.

Arawacus Kaye é um gênero exclusivo da região Neotropical, contendo 17 espécies. A taxonomia foi revisada por Robbins (2000), que propôs a monofilia baseada na morfologia das papilas anais e padrões de uso de planta hospedeira. A maioria das espécies de *Arawacus* se alimentam de folhas de Solanaceae, sendo o único gênero de Eumaeini com esse hábito alimentar (Robbins & Aiello 1982; Robbins 2000; Beccaloni et al. 2008). A única descrição de morfologia de imaturos de *Arawacus* é do ovo de *Arawacus jada* Hewitson (Downey & Allyn 1984a). A borboleta formigueira-zebrada *Arawacus separata* (Lathy, 1926) possui ampla distribuição geográfica, ocorrendo desde o Equador até o sul do Brasil. O único registro de planta hospedeira é de *Solanum stramoniiifolium* Jacq. (Solanaceae) no Equador (Robbins & Aiello 1982), não existindo registros de história natural para as populações da Floresta Atlântica ao leste e sul da América do Sul. O adulto de *A. separata* apresenta uma coloração zebrada preta e branca nas asas ventralmente, com um padrão de falsa-cabeça altamente especializado (Fig. 1).

Os objetivos deste trabalho foram: 1) fornecer informações sobre a história natural de *A. separata*, incluindo dados sobre a planta hospedeira, comportamento, tempo de desenvolvimento, interação com formigas e inimigos naturais; e, 2) descrever a morfologia externa dos estágios imaturos de *A. separata* através da microscopia ótica e eletrônica de varredura, tendo como ênfase a ultraestrutura do ovo, identificação morfométrica dos ínstars, quetotaxia larval, identificação de órgãos mirmecofílicos, morfologia externa genérica e ultraestrutural das lagartas e pupas.

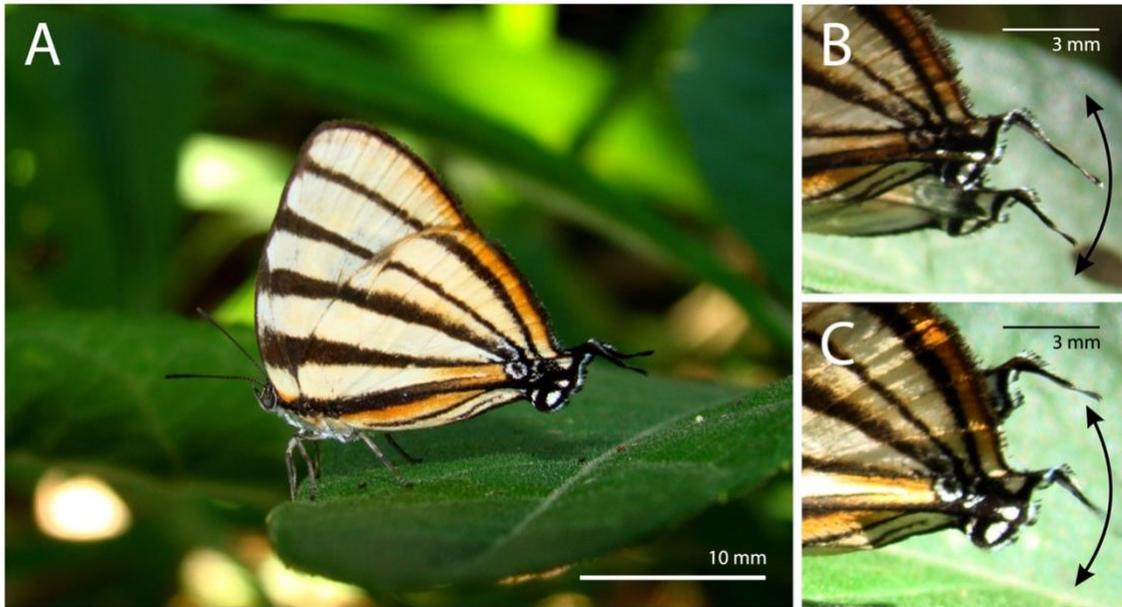


Figura 1. Adulto da borboleta formigueira-zebrada *Arawacus separata* (A) e detalhe da asa posterior (B-C), setas indicam a direção do movimento dorsoventral das asas simulando uma falsa-cabeça.

Metodologia

Área de estudo, coleta e história natural

Foram realizadas 45 saídas para amostragens entre dezembro de 2018 e junho de 2019 no Campus do Vale da Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS (30°4'23" S; 51°7'33" O), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. Nessas amostragens foram buscados e coletados ovos, larvas de todos os instares e pupas de *A. separata* encontradas em *Cestrum strigilatum* Ruiz & Pav. (Solanaceae), planta vulgarmente conhecida como coerana. As amostragens foram feitas através do método de varredura visual da vegetação (ver Bodner et al. 2010). Além disso, foram realizadas coletas das formigas que estavam presentes nas folhas jovens das plantas em interação simbiótica com as larvas de *A. separata*. Foram feitas observações de comportamento e interações entre formigas e larvas durante as saídas e em laboratório *ad libitum* (*sensu* Altmann 1974). As formigas coletadas foram conservadas em álcool a 96% para serem identificadas.

Após coletados, os ovos, as lagartas e as pupas foram levados ao Laboratório de Ecologia de Insetos (LEI), Departamento de Zoologia - UFRGS, onde os indivíduos foram criados separadamente dentro de potes plásticos transparentes de 250 ml com tampa, em incubadora (BOD) com a luminosidade e a temperatura controladas (12h claro: 12h escuro, 25°C) conforme Kaminski et al. (2012). A umidade não foi controlada. As larvas foram observadas diariamente e os potes foram limpos regularmente com auxílio de pincel para a retirada de fezes e pinças entomológicas para a retirada de folhas secas. Folhas jovens de *C. strigilatum* foram oferecidas para alimentação dos indivíduos. Ramos contendo as folhas jovens foram colocados em microtubos de plástico de 1,5 ml com água para evitar o seu ressecamento.

Foram registradas as datas de coleta e de troca de estágio imaturo de todos os indivíduos, assim como o tamanho dos indivíduos em cada instar. Além disso, foram coletadas as cápsulas cefálicas dos indivíduos que foram observados durante a troca de instar. Em caso de ocorrência de parasitoidismo nos espécimes, os parasitoides foram coletados e conservados em álcool a 96% para identificação posterior.

Os registros de plantas hospedeiras para o gênero *Arawacus* foram revisados e compilados a partir da consulta de dados da literatura.

Morfologia

Espécimes de cada estágio imaturo e cápsulas cefálicas foram medidos com uma ocular micrométrica e fotografados utilizando um microscópio Nikon AZ100 acoplado a uma câmera digital DS-Fi2. Alguns espécimes adultos provenientes da criação foram montados e depositados na Coleção de Lepidoptera do Departamento de Zoologia da UFRGS (CLDZ – UFRGS), demais indivíduos adultos foram liberados próximo aos locais de amostragem no campus vale da UFRGS.

As medidas e tempos de desenvolvimento dos indivíduos coletados foram tabelados e analisados. Foram calculadas as médias e desvio padrão dos tamanhos das cápsulas cefálicas e tempos de desenvolvimento, para serem apresentadas nos resultados como média \pm desvio padrão. Os comprimentos de cada ínstar e da pupa, bem como o diâmetro do ovo foram mostrados nos resultados como a amplitude do tamanho mínimo ao máximo.

Dois espécimes de cada estágio imaturo, totalizando 12 indivíduos, foram fixados em fluido de Dietrich para a realização da microscopia eletrônica de varredura. Análises foram feitas com o uso do microscópio eletrônico de varredura Jeol JSM-6060. As amostras foram desidratadas com ponto crítico Bal-Tec CPD 030, em seguida foram fixadas com fita dupla face em porta-amostras (stubs) de alumínio. Após a secagem, as amostras foram metalizadas com ouro e recobertas com carbono para a análise no microscópio eletrônico de varredura (MEV) com o uso do metalizador Bal-Tec SCD 050. A quetotaxia primária foi realizada a partir das imagens de MEV de uma larva de primeiro ínstar. A terminologia seguida na descrição da morfologia dos imaturos teve como referência Downey & Allyn (1984a) para ovos, Downey & Allyn (1984b), Ballmer & Wright (2008) para a quetotaxia primária e Stehr (1987), Moscher (1916) para morfologia geral da larva e pupa.

Plantas hospedeiras de Arawacus

Foi construída uma tabela das plantas hospedeiras do gênero *Arawacus* de acordo com registros compilados a partir da consulta de dados da literatura.

Resultados

História Natural

Adultos de *A. separata* são avistados em bordas de floresta entre às 9h e 17h. Machos defendem territórios ao longo dos caminhos, ao pousar, movem as asas posteriores alternadamente para cima e para baixo (Fig. 1B,C). As fêmeas ovipositam isoladamente de 1- 5 ovos por planta (n = 60). A oviposição ocorre normalmente no caule ou no pecíolo da folha, próximo da extremidade do galho, onde se encontram as folhas mais jovens. Na área de estudo, os imaturos foram encontrados apenas em folhas jovens da planta hospedeira *Cestrum strigilatum*. Esta planta é frequentemente encontrada com agregações de cochonilhas (Hemiptera: Coccoidea) e soldadinhos (Hemiptera: Membracidae) em associações trofobióticas com formigas. O tempo de desenvolvimento do ovo até o adulto foi de aproximadamente 30 dias. O estágio larval é composto por quatro instares (Fig. 2). Após a eclosão do ovo, as larvas de primeiro ínstar não comem o exocório do ovo e se alimentam imediatamente da planta hospedeira. As larvas apresentam comportamento solitário em todos os instares. As larvas de todos os instares permanecem normalmente na face adaxial das folhas ao se alimentarem. Pupas foram encontradas com pouca frequência na planta hospedeira (n=4), no caule ou na face adaxial de folhas.

As lagartas de todos os instares podem ser encontradas em plantas com formigas. Os danos provocados pela alimentação das lagartas liberam seiva, sendo as formigas frequentemente avistadas se alimentando desta seiva da planta (Fig. 3). A partir do segundo ínstar, o órgão nectário dorsal (DNO) está presente. Foram observadas interações com sete espécies de formigas: *Crematogaster* sp., *Pheidole* sp. 1, *Pheidole* sp. 2, *Solenopsis invicta* Buren (Myrmicinae), *Camponotus melanoticus* Emery, *Camponotus mus* Roger e *Camponotus* sp. (Formicinae) (Fig. 3). A partir do segundo ínstar as formigas antenam intensamente as lagartas. A partir do terceiro ínstar as formigas foram avistadas se alimentando da secreção do DNO. Não foram observadas interação de formigas com as pupas.

A mortalidade dos imaturos coletados foi de 33,7%, sendo 52% destes devido a ataques de parasitoides e 48% por causas desconhecidas. Dentre os inimigos naturais, nos ovos foram identificados parasitoides micro-himenópteros de uma espécie de Platygastriidae (Fig. 4A). Em lagartas de terceiro e quarto ínstar emergiram larvas de uma espécie de Tachinidae (Fig. 4E), que empupa após deixar o corpo da lagarta. No estágio

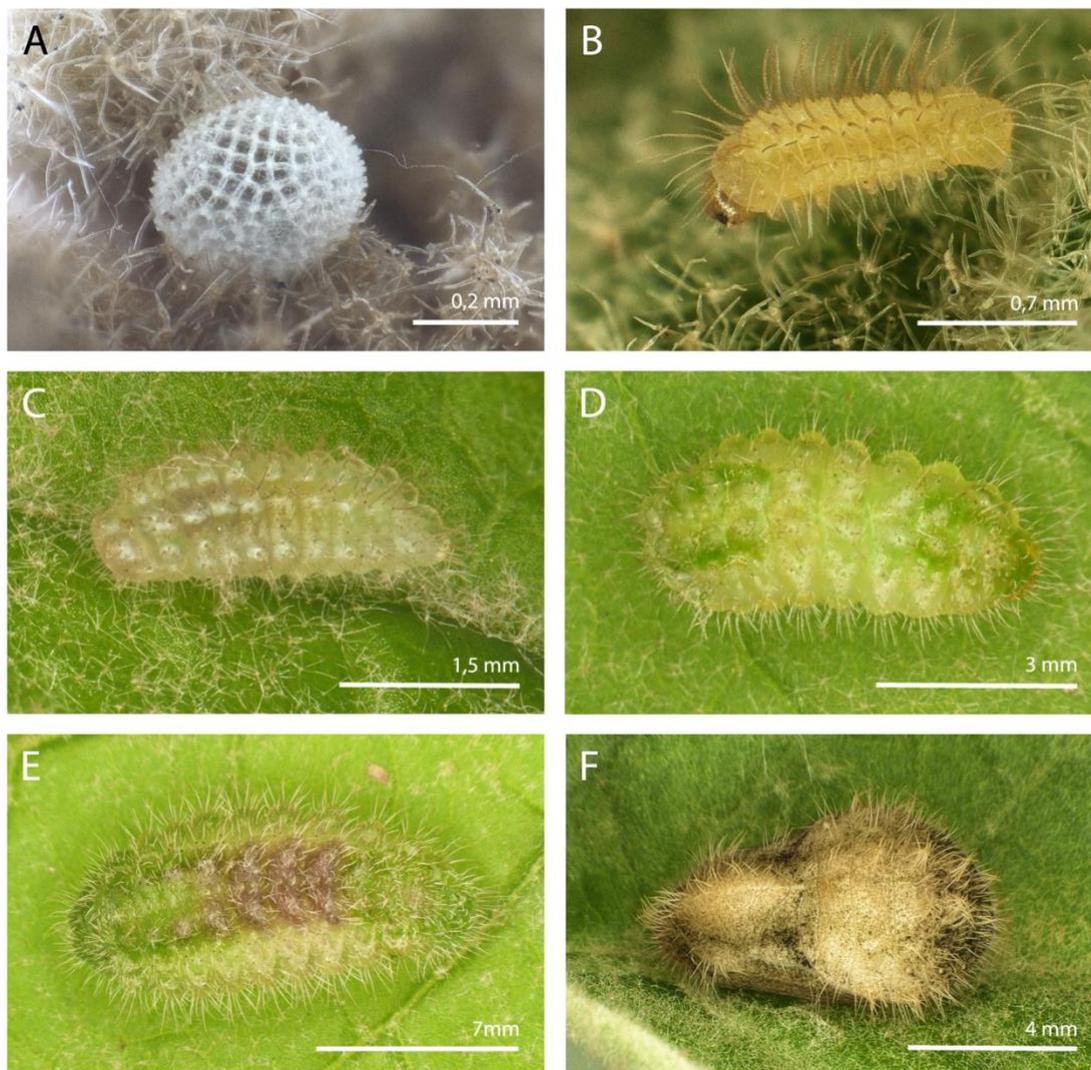


Figura 2. Estágios imaturos de *Arawacus separata*. (A) Ovo. (B) Primeiro ínstar. (C) Segundo ínstar. (D) Terceiro ínstar. (E) Quarto ínstar. (F) Pupa.

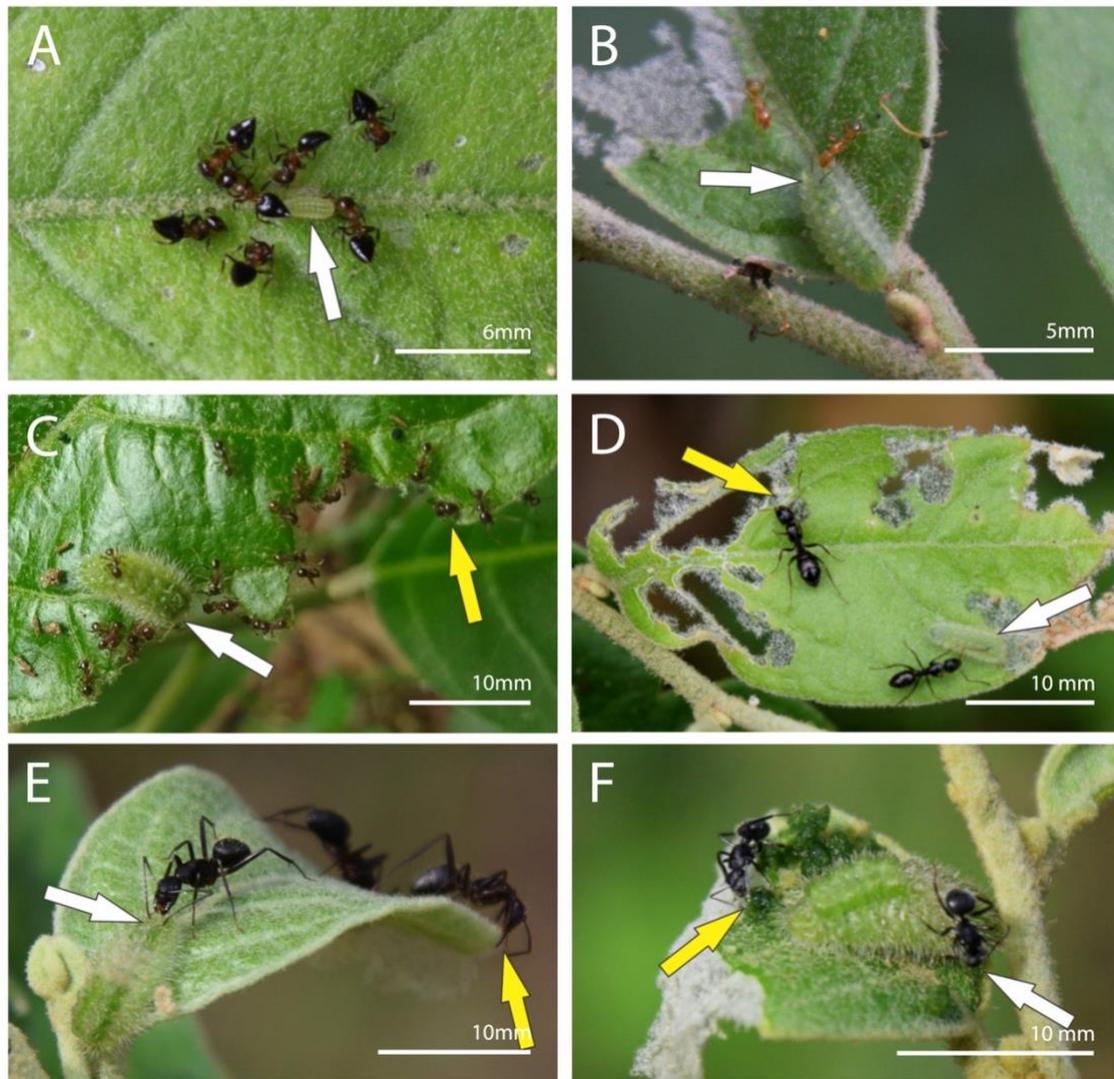


Figura 3. Interações entre lagartas de *Arawacus separata* e formigas (setas brancas) e interações das formigas com os danos produzidos pelas lagartas em *C. strigilatum* (setas amarelas). (A) segundo instar com *Crematogaster* sp.; (B) terceiro instar com *Pheidole* sp1.; (C) quarto instar com *Pheidole* sp2.; (D) terceiro instar com *Camponotus* sp.1; (E) quarto instar com *Camponotus melanoticus*; (F) quarto instar com *Camponotus mus*.



Figura 4. Parasitoides de *Arawacus separata*. (A) Platygasteridae sp. (B) *Conura* sp. morfotipo 1 (C) *Conura* sp. morfotipo 2. (D) Ichneumonidae sp. (E) Tachinidae sp1. (F) Tachinidae sp2.

pupal emergiram dois morfotipos de Chalcididae (Hymenoptera) (Fig. 4B,C), do gênero *Conura*, possivelmente machos e fêmeas de uma mesma espécie com dimorfismo sexual; uma espécie de Ichneumonidae (Hymenoptera) (Fig. 4D); e outra espécie de Tachinidae (Diptera) (Fig. 4F).

Descrição dos estágios imaturos

Ovo

Tempo médio de duração: $4,3 \pm 0,81$ dias (n=6). Diâmetro médio 0,42 - 0,44 mm (n=3). Coloração verde-clara logo após a oviposição, que se torna branca conforme o passar dos dias (Fig. 2A). Ovo esculpido com formato equinoide esférico levemente achatado e circular na vista superior. O exocório é formado de células quadrangulares, pentagonais e hexagonais delimitadas por carenas elevadas (Fig. 5A,B). As intersecções das carenas formam protuberâncias onde se encontram as aerópilas (Fig. 5C). A região micropilar (Fig. 5D) em depressão, localizada no ápice da região anterior do ovo, apresenta borda pouco delimitada, células lisas (suaves) de formatos irregulares, roseta pouco conspícua formada por quatro células (Figura 5E). Não foi registrado o número de micrópilas.

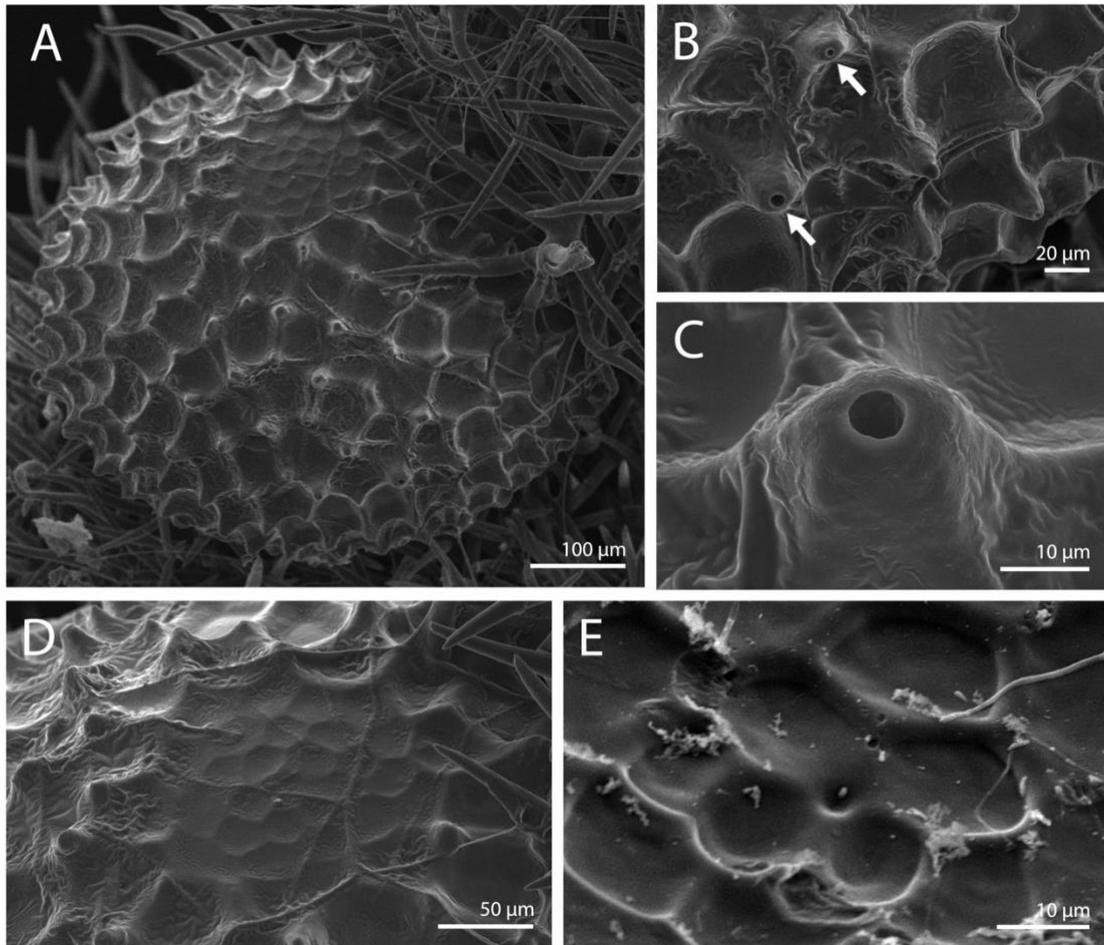


Figura 5. Microscopia eletrônica de varredura do ovo de *Arawacus separata*, nota-se a presença de tricomas estelares na folha. (A) ovo em vista laterodorsal; (B) carenas delimitando células do exocório com aerópilas nas intersecções (setas); (C) Detalhe da aerópila; (D) região micropilar; (E) detalhe da roseta com quatro células.

Primeiro ínstar

Tempo médio de duração: $3,5 \pm 0,65$ dias (n=26). Largura máxima da cápsula cefálica: $0,18 \pm 0,007$ mm (n=3). Comprimento do corpo: 1,2 - 2,5 mm (n=6). Cabeça hipognata proeminente com cápsula cefálica de coloração bege. Corpo onisciforme de coloração amarelo-esverdeada (Figs. 2B,6A). Quetotaxia da cabeça (Figs. 6B, 7A,B): 16 pares de cerdas (SS1, SS2, SS3, S1, S2, A1, A2, A3, AF1, MD1, MD2, MD3, M1, M2, C1, C2) e poros não identificados.

Quetotaxia do corpo (Figs. 6A,D,E, 7C) com pelo menos 119 pares de cerdas e 27 pares de PCOs. Protórax com 12 pares de cerdas: cinco na placa protorácica (XD1, XD2, D1, D2, SD1) com um par de PCOs (DL), três anteriores (F1, F2, F3), dois laterais localizadas na altura do espiráculo (L1, L2) e dois subventrais (SV1, SV2). Mesotórax com 10 pares de cerdas (SD3, D1, D2, SD2, L1, L2, L3, L4, SV1 e SV2) e um par de PCOs (DL). Metatórax semelhante ao mesotórax com os mesmos pares de cerdas e um par de PCOs (SD1).

Segmentos abdominais A1 e A2 com nove pares de cerdas cada (D1, D2, SD3, MSD1, L1, L2, L3, L4, SV1) e dois pares de PCOs (SDL1 e SDL2). Segmentos abdominais de A3 até A6 com 10 pares de cerdas cada (D1, D2, SD3, MSD1, L1, L2, L3, L4, SV1, SV2) e três pares de PCOs (SDL1, SDL2 e SVL). Segmento abdominal A7 com nove pares de cerdas (D1, D2, MSD1, L1, L2, L3, L4, SV1, SV2) e quatro pares de PCOs (DL1, DL2, SV1, SV2) (Fig. 6C,D). Segmento abdominal A8 com cinco pares de cerdas (L1, L2, L3, SV1 e SV2) e dois pares de PCOs (DL1, DL2). Segmentos abdominais A9 e A10 com quinze pares de cerdas de homologia incerta.

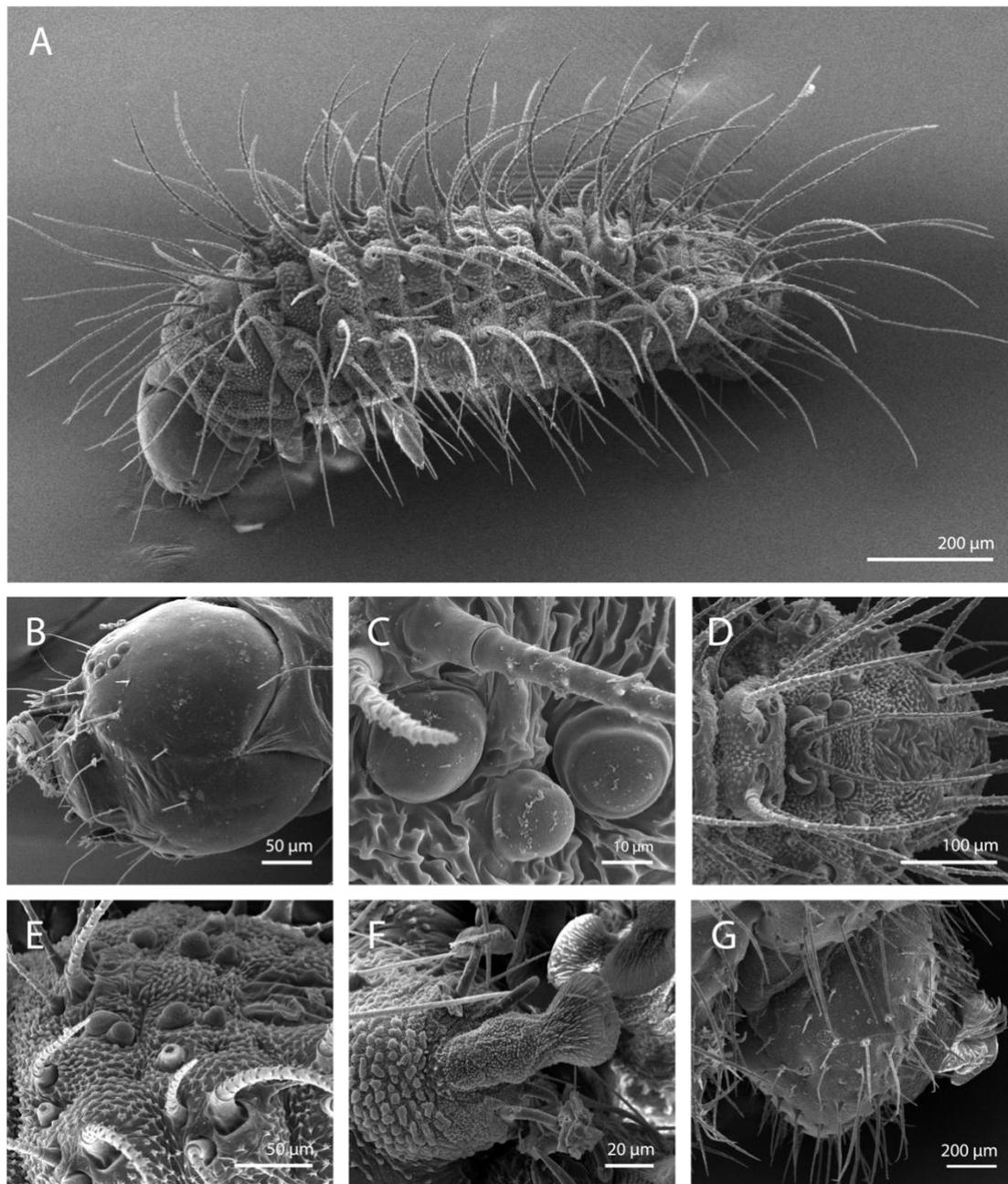


Figura 6. Microscopia eletrônica de varredura de larvas de primeiro (A-F) e quarto (último) (G) ínstar de *Arawacus separata*. (A) Vista lateral da larva de primeiro ínstar. (B) Cabeça em vista superior. (C) Órgãos perfurados em forma de cúpula (PCOs) dorsais dos segmentos abdominais A7 e A8. (D) Segmentos abdominais A6 a A10 em vista dorsal. (E) Tegumento com cerdas, espiráculos e PCOs. (F) Larvópodo do primeiro ínstar. (G) Larvópodo do quarto ínstar.

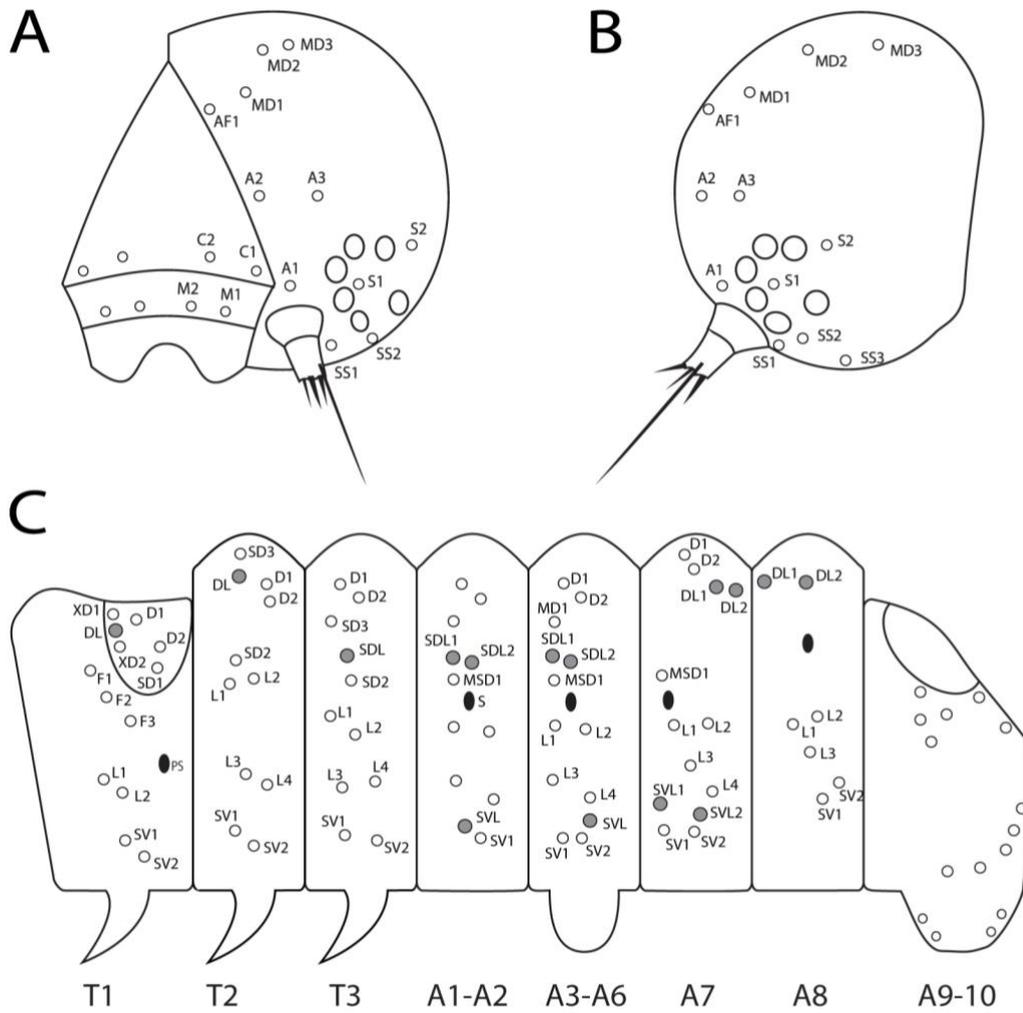


Figura 7. Quetotaxia do primeiro ínstar de *Arawacus separata*, ilustrando a posição das cerdas (círculos brancos), órgãos perfurados em forma de cúpula (círculos cinzas) e espiráculos (círculos pretos). (A,B) Cabeça em vista frontal e lateral; (C) diagrama do corpo em vista lateral.

Segundo ínstar

Tempo médio de duração: $3,91 \pm 0,83$ dias (n= 59). Largura máxima da cápsula cefálica: $0,29 \pm 0,013$ mm (n=5). Comprimento do corpo: 2,5 – 5 mm (n=16). Cabeça retrátil com cápsula cefálica de coloração bege. Corpo de coloração verde-clara um pouco amarelada, visualmente similar à folha da planta hospedeira (Figura 2C). Espiráculos marrons. Há um aumento no número e tamanho de cerdas em relação à larva de primeiro ínstar. Órgão nectário dorsal (DNO) presente na parte dorsal do segmento abdominal A7 (Figura 8C), com a presença de cinco PCOs no entorno.

Terceiro ínstar

Tempo médio de duração: $3,59 \pm 0,74$ dias (n=87). Largura máxima da cápsula cefálica: $0,51 \pm 0,018$ mm (n=6). Comprimento do corpo: 5 – 8 mm (n=25). Cabeça retrátil com cápsula cefálica de coloração castanho-clara. Coloração do corpo verde clara, semelhante a cor da planta hospedeira (Figura 2D). Aumento no número de cerdas em relação ao segundo ínstar. Espiráculos beges com borda castanha. DNO no segmento abdominal A7 com 12 PCOs no entorno (Figura 8D).

Quarto ínstar

Tempo médio de duração: $4,52 \pm 0,99$ dias (n=122). Largura máxima da cápsula cefálica: $0,85 \pm 0,03$ mm (n=6). Comprimento do corpo: 8 – 15 mm (n=28). Coloração verde críptica semelhante à folha da planta hospedeira (Fig. 2E). Cápsula cefálica de coloração castanho-clara. Com o passar dos dias começa a surgir uma mancha castanha no dorso do abdômen. Grande aumento no número e tamanho das cerdas, que passam a recobrir todo o tegumento. Espiráculos de coloração bege com borda castanha. DNO no segmento abdominal A7 com cerdas dendríticas especializadas e pelo menos 20 PCOs associados no entorno (Fig. 8E, F).

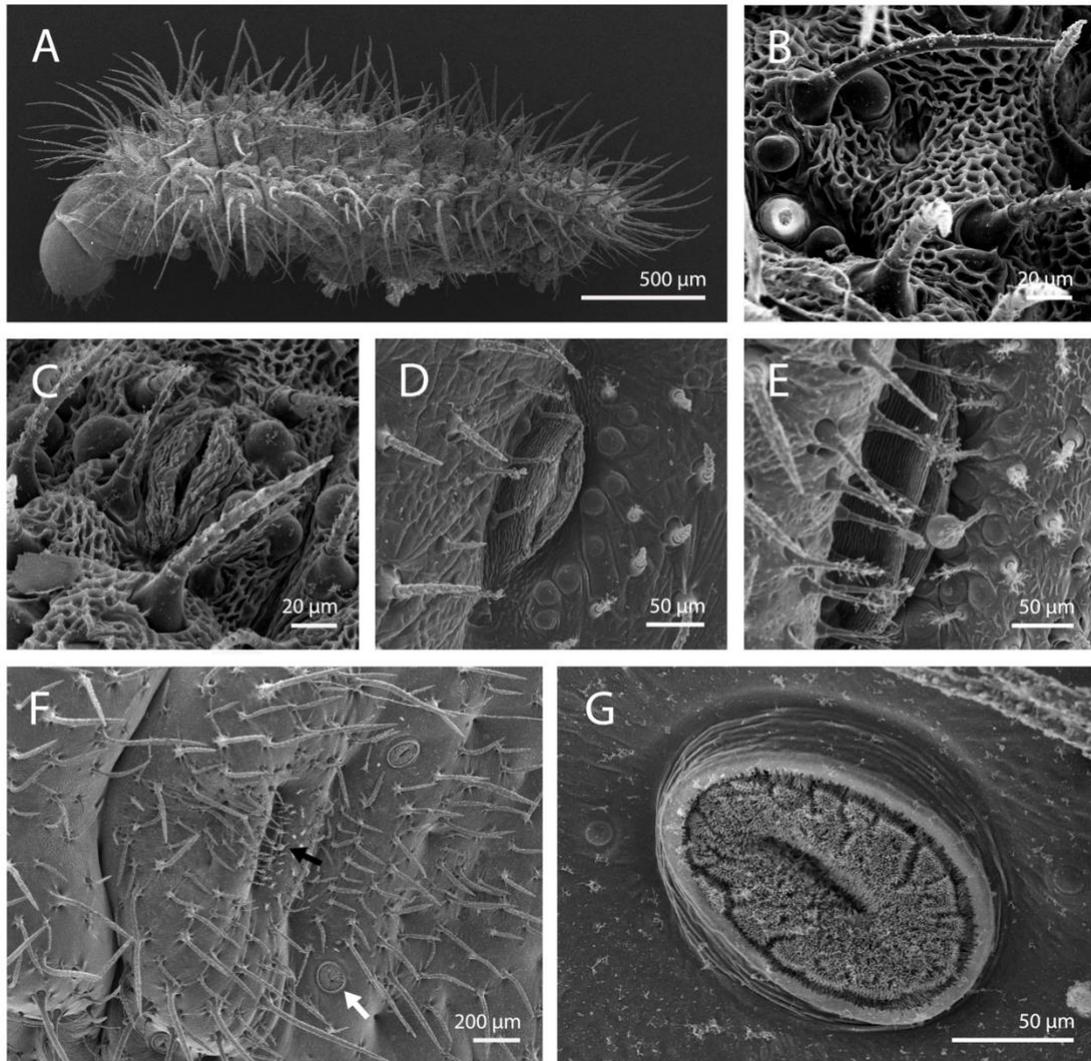


Figura 8. Microscopia eletrônica de varredura de larvas de segundo (A - C), terceiro (D) e quarto (último) (E - G) ínstaes de *Arawacus separata*. (A) Vista lateral. (B) Detalhe do tegumento com cerdas, espiráculo e órgãos perfurados em forma de cúpula (PCOs). (C) Órgão nectário dorsal com PCOs associados. (D) DNO com PCOs associados. (E) DNO com PCOs e cerdas dendríticas associados. (F) Segmentos abdominais A6 a A10, DNO (seta preta) e espiráculo do segmento abdominal A8(seta branca). (G) Detalhe do espiráculo do segmento abdominal A8.

Pupa

Tempo médio de duração: $9,95 \pm 1,16$ dias (n = 127). Comprimento do corpo: 6 – 9 mm (n=12). Coloração bege-esverdeada dorsalmente, tornando-se mais escura próximo a emergência, e castanho-clara ventralmente (Fig. 2F). Tegumento coberto dorsalmente por numerosas cerdas longas espiculadas de coloração bege-claro e numerosos PCOs (Fig. 9B). Cerdas dendríticas no segmento abdominal A6 em torno do espiráculo (Fig. 9C-D). A área intersegmental entre os segmentos abdominais A5 e A6 (Fig. 9E) pode apresentar função estridulatória. O segmento abdominal A10 apresenta em sua parte ventral o cremaster com formato achatado (Fig. 9F).

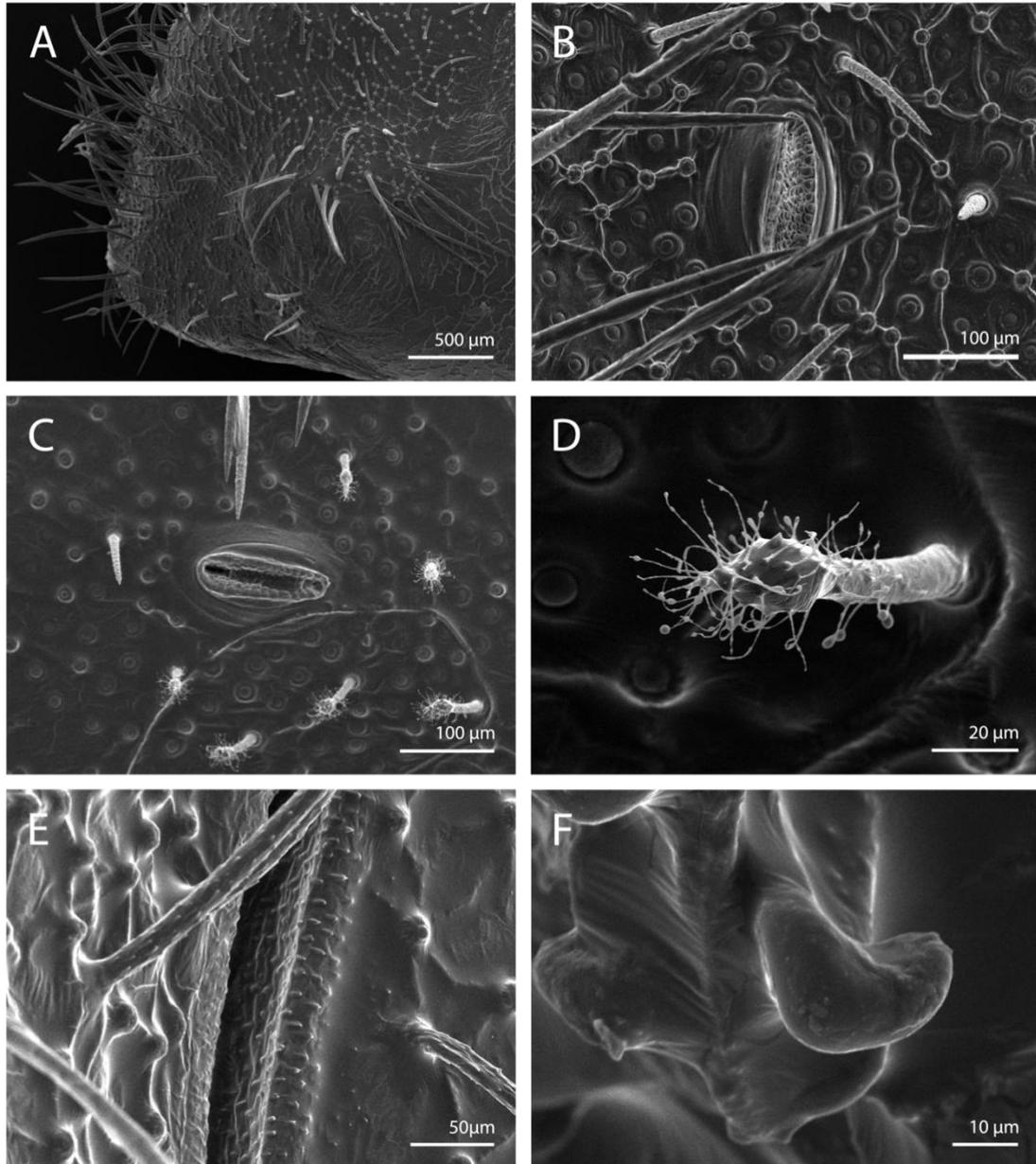


Figura 7. Microscopia eletrônica de varredura da pupa de *Arawacus separata*. (A) Cabeça em vista lateral. (B) Espiráculo do segmento abdominal A4 com órgãos perfurados em forma de cúpula (PCOs) e cerdas no entorno. (C) Espiráculo do segmento abdominal A6 com cerdas dendríticas e PCOs no entorno. (D) Detalhe da cerda dendrítica do segmento abdominal A6. (E) Área intersegmental entre segmentos abdominais A5 e A6. (F) Gancho do cremaster.

Discussão

Uso de planta hospedeira e mirmecofilia

Em contraste com a maior parte dos Eumaeini, que apresentam hábitos florívoros (Robbins & Aiello 1982; Beccaloni et al. 2008; Silva et al. 2014), as lagartas do gênero *Arawacus* são em sua maioria folívoras (Tabela 1). Inclusive os gêneros próximos de *Arawacus*, de acordo com a filogenia de Valencia-Montoya et al. (2021), tais como *Strymon* Hübner, *Rekoa* Kaye, *Thereus* Hübner e *Panthiades* Hübner, se alimentam principalmente de flores (Monteiro 1991; Beccaloni et al. 2008; Silva et al. 2016; Ramírez-Fischer et al. 2016; Vargas et al. 2016; Vargas & Duarte 2016; Jorge et al. 2021). A partir destes registros de história natural, pode-se suspeitar que a florivoria é a condição ancestral em *Arawacus* e as linhagens que mantiveram esse hábito alimentar, como *A. ellida*, sejam linhagens que divergiram mais cedo dentro do grupo. Essa hipótese pode ser testada através de métodos filogenéticos comparativos.

Outro aspecto característico de *Arawacus* é a oligofagia e especialização em solanáceas como plantas hospedeiras (Tabela 1). Dentro de Eumaeini a polifagia é comum, principalmente em espécies florívoras (Robbins & Aiello 1982; Fiedler 1991; Monteiro 1991; Silva et al. 2014), sendo que aparentemente existe uma relação entre a florivoria e a polifagia (Robbins & Aiello 1982; Chew & Robbins 1984; Monteiro 1991; Rodrigues et al. 2010; Kaminski et al. 2012), porém também não é raro que ocorra oligofagia no grupo (Kaminski & Freitas 2010; Kaminski et al. 2013a; Silva et al. 2016). Em *Arawacus* é plausível que haja alguma relação entre a folivoria e oligofagia em Solanaceae, considerando que folhas são um recurso alimentar mais abundante e duradouro que flores, reduzindo a necessidade de usar diferentes plantas em períodos de escassez de recursos alimentares. A elevada presença de compostos do metabolismo secundário e toxicidade das solanáceas (Al Chami et al. 2003; Pomilio et al. 2008), bem como a presença de tricomas estelares (Medeiros & Moreira 2002), são características defensivas em solanáceas que podem selecionar herbívoros especialistas nesta família de plantas. Dessa forma, é possível que *Arawacus* tenha se especializado para tolerar as defesas químicas e mecânicas de solanáceas.

Cestrum strigilatum é o primeiro registro de planta hospedeira para o sul da distribuição de *A. separata*, sendo uma planta comum no sul do Brasil. A outra planta hospedeira conhecida de *A. separata*, *Solanum stramonifolium*, ocorre em bordas de

florestas úmidas no norte da América do Sul e na América Central (Agra et al. 2009). Devido a oligofagia é provável que *A. separata* utilize diferentes espécies de Solanaceae, conforme a sua distribuição geográfica e disponibilidade de alimento.

A presença de hemípteros mirmecófilos encontrados em *C. strigilatum* favorece a colonização da planta por formigas (Del-Claro & Oliveira 1996). A ocorrência desses insetos mirmecófilos ou das próprias formigas podem ser fatores que induzem à oviposição de *A. separata* nestas plantas, como ocorre em outros licenídeos (Kaminski et al. 2010; Mota & Oliveira 2016). Além disso, a proximidade de outros insetos mirmecófilos pode favorecer o encontro entre lagartas de licenídeos e formigas (Kaminski et al. 2010). Enquanto espécies mirmecófilas obrigatórias possuem especialização em relação à espécie de formiga, espécies mirmecófilas facultativas não apresentam essa especificidade, interagindo com diferentes táxons de formigas (Pierce 2002; Kaminski et al. 2013b). Em *A. separata*, conforme as observações de interações com quatro gêneros – *Camponotus*, *Crematogaster*, *Pheidole* e *Solenopsis* – a mirmecofilia é de natureza facultativa, assim como as outras espécies de Eumaeini neotropicais. Porém, ao utilizar uma planta muito visitada por formigas, pode ocorrer uma pressão seletiva para o aumento da mirmecofilia na espécie. Outro fator que possivelmente favorece a mirmecofilia é a alimentação da seiva das folhas por formigas em locais danificados pela alimentação das larvas, visto que as lesões causadas pela lagarta na folha podem funcionar como nectários extraflorais, como já visto em outras famílias vegetais (Staab 2017). O recrutamento de formigas pela planta serve como uma defesa contra a herbivoria (Staab 2017), porém no caso de herbívoros mirmecófilos pode ter o efeito contrário, visto que se beneficiam da presença de formigas. São necessários estudos experimentais para determinar a importância dessas interações entre formigas e lesões na planta em relação à mirmecofilia em *A. separata*.

Tabela 1. Plantas hospedeiras utilizadas pelas espécies de *Arawacus*, incluindo tecido de alimentação, localidade do registro e referências bibliográficas.

Espécie	Tecido de alimentação	Planta hospedeira	Localidade	Referências
<i>Arawacus aethesa</i> (Hewitson, 1867)	–	–	–	–
<i>Arawacus aetolus</i> (Sulzer, 1776)	–	Solanaceae <i>Solanum</i> sp.	Guiana/Trinidad	Hall p.c. 1940 In: Beccaloni et al. 2008; Barcant 1970 In: Beccaloni et al. 2008
<i>Arawacus binangula</i> (Schaus, 1902)	–	Asteraceae ¹ Solanaceae <i>Solanum mauritianum</i>	– Brasil	Robbins 2000 Bizarro, p.c., 1998 In: Beccaloni et al. 2008
<i>Arawacus dolyas</i> (Cramer, 1777)	–	Solanaceae	–	Robbins 2000
<i>Arawacus dumenilii</i> (Godart, [1824])	–	Solanaceae	–	Robbins 2000
<i>Arawacus ellida</i> (Hewitson, 1867)	–	Asteraceae Solanaceae:	–	Robbins 2000
	Flores	<i>Solanum</i> sp.	Brasil	Brown 1992 In: Beccaloni et al. 2008
	Flores	<i>Solanum lycocarpum</i>	Brasil	al. 2008
	–	<i>Solanum bonariense</i>	Argentina	Silva 2011
	Flores	<i>Solanum pseudocapsicum</i>	Argentina	Bourquin 1943 In: Beccaloni et al. 2008 Bourquin 1943 In: Beccaloni et al. 2008; Volkmann & Núñez-Bustos 2010
<i>Arawacus jada</i> (Hewitson, 1867)	Folhas	Solanaceae: <i>Solanum umbellatum</i>	México	Sada & Farias 2011;
	Folhas	<i>Solanum erianthum</i>	México	Brock 2000 In: Warren et al. 2016
<i>Arawacus leucogyna</i> (Felder & Felder 1865)	–	Solanaceae: <i>Solanum hazenii</i>	Costa Rica	Janzen & Hallwachs 2000 In: Beccaloni et al. 2008
<i>Arawacus lincoides</i> (Draudt, 1917)	Folhas	Solanaceae: <i>Solanum lanceifolium</i>	Panamá	Robbins & Aiello 1982;
	Folhas	<i>Solanum rudepannum</i>	Panamá	Robbins 1991 Robbins & Aiello 1982 In: Beccaloni et al. 2008
<i>Arawacus meliboeus</i> (Fabricius, 1793)	Folhas	Solanaceae: <i>Cyphomandra betacea</i>	Brasil	Bizarro p.c. 1997 In:
	Folhas	<i>Cyphomandra</i>	Brasil	Beccaloni et al. 2008
	Folhas	<i>corymbiflora</i>	Brasil	

–	<i>Solanum</i>	Costa Rica	Janzen & Hallwachs 2009
	<i>schlechtendalianum</i>	Costa Rica	Janzen & Hallwachs 2009
	<i>Solanum torvum</i>		Dyer & Gentry 2002 In: Robbins 2010
			Janzen & Hallwachs 2009
			Janzen & Hallwachs 2009
			Janzen & Hallwachs 2009

*Planta introduzida. ¹ Necessita confirmação. ²Necessita confirmação. ³ Necessita confirmação, Robbins (2010) considera como registro incorreto.

Imaturos de Arawacus separata

O ovo de *A. separata* é semelhante em formato e escultura a vários gêneros de Eumaeini, como *Calycopsis* Scudder, *Cyanophrys* Clench, *Oenomaus* Hübner, *Phaeostrymon* Clench, *Strymon* Hübner (Downey & Allyn 1984a; Duarte et al. 2005; Duarte & Robbins 2009; Silva et al. 2016), com o formato equinoide, carenas elevadas, intersecções das carenas proeminentes e região micropilar em depressão no ápice do ovo, sendo essas características também encontradas no ovo da borboleta de mesmo gênero, *Arawacus jada*, descrito em Downey & Allyn (1984a). As principais diferenças do ovo de *A. separata* em relação ao ovo de *A. jada* são as elevações bem menos proeminentes nas intersecções das carenas, bordas da região micropilar e das células menos delimitadas, e a roseta menos visível, com quatro células, enquanto *A. jada* apresenta três células na roseta.

Assim como a grande maioria dos Eumaeini (Robbins & Aiello 1982; Ballmer & Pratt 1992), *A. separata* apresenta o estágio larval composto por quatro ínstar. A quetotaxia primária de *A. separata* é típica de Eumaeini, com o número de cerdas reduzido em relação a outras tribos, ausência das cerdas cranianas AF2, F1, F2, L, P2, e V3, ausência de PCOs associados às cerdas laterais do corpo e presença de pelo menos um PCO subdorsal (SDL) no metatórax (ver Ballmer & Pratt 1992). Os cinco pares de cerdas encontrados no escudo protorácico também são característicos de Eumaeini, sendo encontrados na maioria das espécies da tribo estudadas (Ballmer & Pratt 1992). A quetotaxia do primeiro ínstar de *A. separata* é muito semelhante à de *Strymon melinus* Hübner, tendo o número e localização das cerdas similares, e com poucas diferenças evidenciadas em relação à quantidade e localização dos PCOs. Em *A. separata* há um PCO subventral (SVL) a mais no segmento abdominal A7, e a ausência do PCO subventral (SVL) no segmento abdominal A8; quanto às cerdas, a única diferença evidenciada é a presença de apenas uma cerda subdorsal de A1 a A8, enquanto *S. melinus* apresenta duas. Foi observada a presença do par PCOs dorsais de grande tamanho (~30 µm) no sétimo segmento abdominal (DL), encontrada pela primeira vez em *Calycopsis* Scudder (Duarte et al. 2005; Duarte & Robbins 2009), também visualizada em *Parrhasius polibetes* Stoll (Kaminski et al. 2012), porém de tamanho menor do que em *Calycopsis*.

O órgão nectário dorsal na maioria das espécies de Eumaeini aparece e se torna funcional apenas no terceiro ínstar, porém em alguns casos ela pode já estar presente no segundo ínstar (Fiedler 1991), como é o caso de *A. separata*. Porém, não é possível

afirmar se o DNO já está funcional no segundo ínstar. O surgimento mais cedo do DNO pode estar indicando um cenário evolutivo de pressão seletiva favorável para o aumento das interações com formigas, como observado para outras espécies de licenídeos com DNO no segundo ínstar que são mirmecófilas obrigatórias ou facultativas com alto grau de mirmecofilia (Fiedler 1991; Fiedler 1992; Okubo et al. 2009; Hsu et al. 2016).

Em comparação com imagens de *Arawacus sito* (Janzen & Hallwachs 2009), a larva de quarto ínstar e pupa de *A. separata* são indistinguíveis, as duas espécies apresentam uma grande quantidade de cerdas e a mesma coloração. A pupa de *A. separata* é também visualmente similar à pupa de *Strymon crambusa* (Silva et al. 2016), com a coloração muito parecida, porém com maior quantidade de cerdas. As cerdas dendríticas encontradas no segmento abdominal 6 são frequentemente encontradas em outros licenídeos e podem ser atrativas para formigas, porém a sua função exata é ainda desconhecida (Fiedler 1991). Como não foi observada nenhuma interação da pupa de *A. separata* com formigas, não é possível afirmar se estas cerdas desempenham algum papel na mirmecofilia da espécie.

Considerações finais

Propõe-se que a formigueira-zebrada, *Arawacus separata*, possa ser utilizada como organismo modelo para estudos em ecologia e evolução, considerando a sua mirmecofilia, hábitos alimentares e padrão de coloração alar de falsa-cabeça. A mirmecofilia observada é relacionada a diversos aspectos, como a utilização da planta hospedeira, presença de hemípteros mirmecófilos no entorno e interações de formigas com as lesões foliares causadas pelas lagartas, podendo o estudo destes aspectos contribuir para compreender redes de interações ecológicas, assim como a evolução das interações ecológicas nos organismos. O padrão alar altamente especializado de falsa-cabeça da formigueira-zebra e o comportamento de movimentação desta estrutura, pode servir para elucidar questões sobre a evolução destes padrões em Lycaenidae, assim como a possibilidade de a espécie ser utilizada para estudos sobre mimetismo e predação.

Referências

Agra MF, Nurit-Silva K, Berger LR. 2009. Flora da Paraíba, Brasil: *Solanum* L. (Solanaceae). Acta Botanica Brasilica. 23: 826–842.

- Al Chami L, Méndez R, Chataing B, O'Callaghan J, Usubillaga A, LaCruz L. 2003. Toxicological Effects of α -Solamargine in Experimental Animals. *Phytotherapy Research*. 17:254–258.
- Altmann J. 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*. 49:227–266.
- Araújo MB, Luoto M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*. 16:743–753.
- Atsatt PR. 1981. Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy-free space. *The American Naturalist*. 118:638–654.
- Bächtold A, Alves-Silva E, Kaminski LA, Del-Claro K. 2014. The role of tending ants in host plant selection and egg parasitism of two facultative myrmecophilous butterflies. *Naturwissenschaften*. 101:913–919.
- Bächtold A, Silva EA, Del-Claro K. 2016. Ants, plant characteristics and habitat conservation status affect the occurrence of myrmecophilous butterflies on an extrafloral nectaried Malpighiaceae. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 51:112–120.
- Ballmer GR, Pratt GF. 1992. *Loranthomitoura*, a new genus of Eumaeini (Lepidoptera: Lycaenidae: Theclinae). *Tropical Lepidoptera*. 3:37–46.
- Ballmer GR, Wright DM. 2008. Life history and larval chaetotaxy of *Ahmetia achaja* (Lepidoptera, Lycaenidae, Lycaeninae, Theclini, Cheritrina). *Zootaxa*. 1845:47–59.
- Beccaloni GW, Hall SK, Vilorio AL, Robinson GS. 2008. Catalogue of the host plants of the Neotropical Butterflies / Catálogo de las plantas huésped de las mariposas Neotropicales. In: m3m - Monografías Tercer Milenio, Vol. 8. Zaragoza (Spain): S.E.A., RIBES-CYTED, The Natural History Museum, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.
- Bodner F, Brehm G, Homeier J, Strutzenberger P, Fiedler K. 2010. Caterpillars and host plant records for 59 species of Geometridae (Lepidoptera) from a montane rainforest in southern Ecuador. *Journal of Insect Science*. 10:67.
- Brown Jr. KS. 1993a. Neotropical Lycaenidae – an overview. In: New TR, editors. *Conservation biology of Lycaenidae (Butterflies)*. Gland (Switzerland): IUCN. p. 45–61.

- Brown KS. 1993b. Theclinae endemic to Cerrado vegetation (central Brazil). In: New TR. Conservation Biology of Lycaenidae (Butterflies). IUCN. p. 152.
- Cancela JP, Munguira ML, García-Barros E. 2014. Immature stages and adult morphology as a contribution to the phylogeny of the West Palaearctic lycaenid butterflies (Lepidoptera: lycaenidae). *Annales de La Société Entomologique de France*. 50:418–430.
- Chew FS, Robbins RK. 1984. Egg-laying in Butterflies. In: Wane-Wright RI, Ackery PR, editors. The biology of butterflies, Symposium of the Royal Entomological Society of London. 11:65–79.
- Del-Claro K, Oliveira PS. 1996. Honeydew flicking by treehoppers provides cues to potential tending ants. *Animal Behaviour*. 51:1071–1075.
- Downey JC, Allyn AC. 1984a. Chorionic sculpturing in eggs of Lycaenidae. Part II. *Bulletin of the Allyn Museum*. 84:1–44.
- Downey JC, Allyn AC. 1984b. Chaetotaxy of the first instar larva of *Hemiargus ceraunus antibubastus* (Hbn.) (Lycaenidae). *Bulletin of the Allyn Museum*. 90:1–4.
- Duarte M, Robbins RK, Mielke OHH. 2005. Immature stages of *Calycopis caulonia* (Hewitson, 1877) (Lepidoptera, Lycaenidae, Theclinae, Eumaeini), with notes on rearing detritivorous hairstreaks on artificial diet. *Zootaxa*. 1063:1–31.
- Duarte M, Robbins RK. 2009. Immature stages of *Calycopis bellera* (Hewitson) and *C. janeirica* (Felder) (Lepidoptera, Lycaenidae, Theclinae, Eumaeini): Taxonomic significance and new evidence for detritivory. *Zootaxa*. 2325: 39–61.
- Eastwood R, Fraser AM. 1999. Associations between lycaenid butterflies and ants in Australia. *Australian Journal of Ecology*. 24:503–537.
- Eastwood R, Pierce NE, Kitching RL, Hughes JM. 2006. Do ants enhance diversification in lycaenid butterflies? Phylogeographic evidence from a model myrmecophile, *Jalmenus evagoras*. *Evolution*. 60:315–327.
- 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*. 13:107–135.
- Fiedler K, Saam C. 1995. Ants benefit from attending facultatively myrmecophilous Lycaenidae caterpillars: evidence from a survival study. *Oecologia*. 104:316–322.

- Freitas AVL, Brown KS. 2004. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). *Systematic Biology*. 53:363–383.
- Hsu Y, Huang C, Huang H. 2016. Immature biology and morphology of an obligate myrmecophilous butterfly *Catapaecilma major moltrechti* (Wileman) (Lepidoptera: Lycaenidae) from Taiwan. *Zootaxa*. 4139: 274–284.
- Janzen DH, Hallwachs W. 2009. Dynamic database for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids, of Area de Conservacion Guanacaste (ACG), northwest Costa Rica <<http://janzen.sas.upenn.edu>>.
- Jorge JS, Silva-Jorge JP, Santos RL, Caliman A, Freire EMX. 2021. Association of *Strymon serapio* (Lycaenidae: Theclinae) and *Castnia invaria* (Castniidae: Castniini) with the Habitat-Forming Bromeliad *Encholirium spectabile* (Bromeliaceae: Pitcairnioideae) in the Brazilian Semiarid Caatinga. *Journal of the Lepidopterists' Society*. 75:37–43.
- Kaminski LA, Freitas AVL. 2010. Natural history and morphology of immature stages of the butterfly *Allosmaitia strophius* (Godart) (Lepidoptera: Lycaenidae) on flower buds of Malpighiaceae. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 45: 11–19.
- Kaminski LA, Freitas AVL, Oliveira PS. 2010. Interaction between mutualisms: Ant-tended butterflies exploit enemy-free space provided by ant–treehopper associations. *The American Naturalist*. 176:322–334.
- Kaminski LA, Rodrigues D, Freitas AVL. 2012. Immature stages of *Parrhasius polibetes* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Natural History*. 46:645–667.
- Kaminski LA, Mota LL, Freitas AVL. 2013a. Life history of *Porthocla ravus* (Druce) (Lepidoptera: Lycaenidae), with discussion on the use of Annonaceae by Eumaeini butterflies. *Annales de la Société Entomologique de France*. 48:309–312.
- Kaminski LA, Mota LL, Freitas AVL, Moreira GRP. 2013b. 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.
- Lin RJ, Braby MF, Hsu YF. 2019. The immature stages, biology, and phylogenetic relationships of *Rotunda rotundapex* (Lepidoptera: Bombycidae). *Journal of Insect Science*. 19:1–11.

- López-Palafox TG, Luis-Martínez A, Cordero C. 2015. The movement of “false antennae” in butterflies with “false head” wing patterns. *Current Zoology*. 61:758–764.
- Malicky H. 1970. New aspects of the association between lycaenid larvae (Lycaenidae) and ants (Formicidae, Hymenoptera). *Journal of the Lepidopterist’s Society*. 24:190–202.
- Medeiros L, Moreira GRP. 2002. Moving on hairy surfaces: modifications of *Gratiana spadicea* larval legs to attach on its host plant *Solanum sisymbriifolium*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 102:295–305.
- Monteiro RF. 1991. Cryptic larval polychromatism in *Rekoa marius* Lucas and *R. palegon* Cramer (Lycaenidae: Theclinae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 29:77–84.
- Mosher E. 1916. A classification of the Lepidoptera based on characters of the pupa. *Bulletin of the Illinois State Laboratory of Natural History*. 12:17–159.
- Mota LL, Oliveira OS. 2016. Myrmecophilous butterflies utilise ant– treehopper associations as visual cues for oviposition. *Ecological Entomology*. 41:338–343.
- New TR. 1993. Introduction to the biology and conservation of the Lycaenidae. In: New TR, editors. *Conservation biology of Lycaenidae (Butterflies)*. Gland (Switzerland): IUCN. p. 01–21.
- Nishida K, Robbins RK. 2020. One side makes you taller: a mushroom–eating butterfly caterpillar (Lycaenidae) in Costa Rica. *Neotropical Biology and Conservation*. 15: 463–470.
- Okubo T, Yago M, Itioka T. 2009. Immature stages and biology of Bornean *Arhopala* butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae) feeding on myrmecophytic *Macaranga*. *The Lepidopterological Society of Japan*. 60:37–51.
- Pierce NE. 1984. Amplified species diversity: a case study of an Australian lycaenid butterfly and its attendant ants. In: Wane-Wright RI, Ackery PR, editors. *The biology of butterflies, Symposium of the Royal Entomological Society of London Number 11*. London (UK): Academic Press. p. 197–200.
- Pierce NE, Braby MF, Heath A, Lohman DJ, Mathew J, Rand DB, Travassos MA. 2002. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review of Entomology*. 47:733–771.
- Pomilio AB, Falzoni EM, Vitale AA. 2008. Toxic Chemical Compounds of the Solanaceae. *Natural Product Communications*. 3:593–628.

- Ramírez-Fischer FJ, Benyamini D, Vargas HA. 2016. An endangered hemiparasitic shrub is the only host plant of the little-known Neotropical hairstreak *Strymon flavaria* (Lepidoptera: Lycaenidae) in the arid Andes. *Journal of Insect Conservation*. 20:923–928.
- Robbins RK. 1980. The lycaenid “false head” hypothesis: historical review and quantitative analysis. *Journal of the Lepidopterists’ Society*. 34:194–208.
- Robbins RK. 1981. The “false head” hypothesis: predation and wing pattern variation of lycaenid butterflies. *The American Naturalist*. 118:770–775.
- Robbins RK, Aiello A. 1982. Foodplant and oviposition records for Panamanian Lycaenidae and Riodinidae. *Journal of the Lepidopterists' Society*. 36:65–75.
- Robbins RK. 1991. Cost and evolution of a facultative mutualism between ants and lycaenid larvae (Lepidoptera). *Oikos*. 62:363–369.
- Robbins RK. 2000. The new world hairstreak genus *Arawacus* Kaye (Lepidoptera: Lycaenidae: Theclinae: Eumaeini). *Proceedings- Entomological Society of Washington*. 102:162–169.
- Robbins RK. 2004. Lycaenidae. Theclinae. Eumaeini. In: Lamas G, editor. *Checklist: Part 4A. Hesperioidea—Papilionoidea*. In: Heppner JB. *Atlas of Neotropical Lepidoptera. Volume 5A*. Gainesville (FL): Association for Tropical Lepidoptera, Scientific Publishers. 118–137.
- Rodrigues D, Kaminski LA, Freitas AVL, Oliveira PS. 2010. Trade-offs underlying polyphagy in a facultative ant-tended Florivorous butterfly: the role of host plant quality and enemy-free space. *Oecologia*. 163:719–728.
- Sada ML, Farias AM. 2011. *Guía de mariposas de Nuevo León*. Fondo Editorial de Nuevo León.
- Savignano DA. 1994. Benefits to Karner blue butterfly larvae from association with ants. In: Andow DA, Baker RJ, Lane CP. In: *Karner blue butterfly: a symbol of vanishing landscape*. University of Minnesota, Minneapolis. 37–46.
- Silva NAP. 2011. *Biologia de lagartas de Lycaenidae em inflorescências de plantas no cerrado do Brasil Central*. 2011. IX, 116 f., il. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade de Brasília, Brasília.
- Silva NAP, Duarte M, Araújo EB, Morais HC. 2014. Larval biology of anthophagous Eumaeini (Lepidoptera: Lycaenidae, Theclinae) in the Cerrado of central Brazil. *Journal of Insect Science*. 14:184.

- Silva NAP, Lepesqueur C, Souza AR, Morais HC. 2016. Biology of the immature stages of *Strymon crambusa* (Lycaenidae, Theclinae) on Oxalidaceae. *Revista Brasileira de Entomologia*. 60:68–72.
- Staab M, Fornoff F, Klein AM, Blüthgen N. 2017. Ants at Plant Wounds: A Little-Known Trophic Interaction with Evolutionary Implications for Ant-Plant Interactions. *The American Naturalist*. 190:442–450.
- Stehr FW. 1987. Order Lepidoptera. In: Stehr FW, editor. *Immature insects*. Vol. 1. Dubuque (IA): Kendall-Hunt Publishing Company. p. 288–305.
- Thomas CC, Tillberg CV, Schultz CB. 2020. Facultative mutualism increases survival of an endangered ant-tended butterfly. *Journal of Insect Conservation*. 24:385–395.
- Thomas CD. 1991. Habitat use and geographic ranges of butterflies from the wet lowlands of Costa Rica. *Biological Conservation*. 55:269–281.
- Valencia-Montoya WA, Quental TB, Tonini JFR, Talavera G, Crall JD, Lamas G, Busby RC, Carvalho APS, Morais AB, Mega NO, Romanowski HP, Liénard MA, Salzman S, Whitaker MRL, Kawahara AY, Lohman DJ, Robbins RK, Pierce NE. 2021. Evolutionary tradeoffs between male secondary sexual traits revealed by a phylogeny of the hyperdiverse tribe Eumaeini (Lepidoptera: Lycaenidae). *Proceedings of the Royal Society B*. 288:20202512.
- Vargas HA, Duarte M. 2016. First host plant record for *Strymon davara* (Hewitson) (Lepidoptera, Lycaenidae) in the highly human-modified coastal valleys of the Atacama Desert. *Revista Brasileira de Entomologia*. 60:352–355.
- Vargas HA, Vargas-Ortiz M, Bobadilla D, Duarte M, Huanca-Mamani W. 2016. Larval polychromatism in the Neotropical hairstreak *Strymon bubastus* (stoll) (lycaenidae, theclinae, eumaeini) associated with two newly documented host plants in the atacama desert. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 70:153–157.
- Volkman L, Núñez-Bustos E. 2010. *Mariposas Serranas de Argentina Central*. Tomo 1: Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Riodinidae. Huerta Grande: Equipo Grafico.
- Warren AD, Davis KJ, Stangeland EM, Pelham JP, Willmott KR & Grishin NV. 2016. *Illustrated Lists of American Butterflies*. <<http://www.butterfliesofamerica.com>>.
- Weeks JA. 2003. Parasitism and ant protection alter the survival of the lycaenid *Hemiargus isola*. *Ecological Entomology*. 28:228–232.

