

Livsstrategier hos larver af Lycaenidae (Lepidoptera)

Arne Viborg

Viborg, A.: Life strategies in larvae of Lycaenidae (Lepidoptera).
Ent. Meddr 70: 3-23. Copenhagen, Denmark, 2002. ISSN 0013-8851.

This article reviews the association between lycaenid larvae and ants, and describes structure and function of the lycaenid larval ant-organs involved in myrmecophily.

Arne Viborg, Zoofysiologisk Laboratorium, August Krogh Institutet, Universitetsparken 13, 2100 København Ø.

Lycaenidae er en meget stor og succesrig familie af dagsommerfugle. På verdensplan består familien sandsynligvis af mere end 6000 arter, og udgør 40% af de kendte dagsommerfuglearter. Lycaenidae kan opdeles i fem underfamilier: Lycaeninae, Poritiinae, Miletinae, Curetinae og Riodininae.

Der har været megen diskussion om, hvorvidt rioninerne skal have familiestatus (Riodinidae); da problemet endnu ikke er endelig afklaret, har jeg valgt at anbringe gruppen som en underfamilie inden for Lycaenidae.

Myrmecofili

Myrmecofili er betegnelsen for andre organismers afhængighed af myrer. Myrers interesse for og opvartning af lycaenidelarver har været kendt gennem mere end 100 år. De fleste sommerfugleinteresserede kender *Maculinea*-arternes fascinerende biologi og ved, hvorledes larverne her „snylter“ på myrer af underfamilien Myrmicinae, og at deres overlevelse er fuldstændigt afhængig af myrerne. *Maculinea*-arterne er dog et meget specielt eksempel på myrmecofili, der i mindre specialiseret form er vidt udbredt blandt Lycaenidae.

Ifølge Pierce (1985) kendtes livshistorien dengang hos 833 arter af Lycaenidae, og heraf vides der at være tæt kontakt mellem larver og myrer for 245 arters vedkommende. Dette ansås af Pierce for at være et minimum, da kontakten mellem myrer og larver kun med sikkerhed kan konstateres i naturen. Mange lycaenidelarver kan opdrættes i fangenskab uden at der er myrer tilstede, selv om de i naturlige omgivelser ville have haft tæt kontakt til myrer. Hvis disse tal er repræsentative, er mindst en trediedel af larverne hos Lycaenidae myrmecofile.

Forklaringen på myrernes stærke interesse for lycaenidelarver skal søges i larvernes anatomi. Mange lycaenidelarver har organer som ikke findes hos andre sommerfuglefamilier.

Lycaenidelarvernes bygning

En lycaenidelarve gennemgår oftest 4-5 hudskifter før puppestadiet nås. Larverne har (som alle insekter) tre brystled (T1-T3) og ti til elleve bagkropsled (A1-A11) (Fig. 1).

Larverne er stærkt affladede, nærmest bænkebiderformede. Set i tværsnit er larverne næsten trekantede med en flad bugside, som lægger sig tæt op af underlaget. Larverne har ofte to rygvolde, samt to sidevolde.

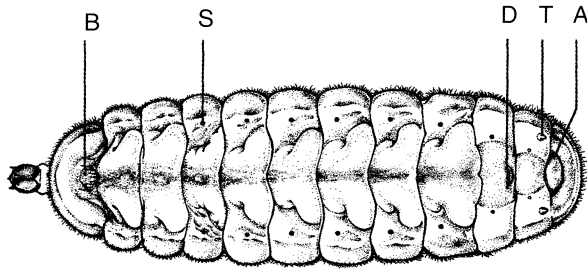


Fig. 1. Stregtegning af lycaenide-larve. A = analskjold; B = brystskjold; D = dorsal nektar organ; S = spirakel = åndehul; T = tentakelorgan. Efter Stehr (1987).

Larvernes kutikula er cirka 1/3 mm tyk og meget fast. Dette skal sammenlignes med kutikulatykkelsen hos andre dagsommerfuglelarver, hvor den er cirka 1/100 mm tyk, se Fig. 2.

Hudtykkelsen samt voldene tolkes som tilpasninger til myrernes kindbakker. Myrernes kindbakker består af en bageste kant med en række små knusetænder, samt en forreste del med skarpe skæretænder. Side- og rygvolde på larverne forhindrer, at de skarpe skæretænder på myrekindbakkene kan komme i kontakt med larvehuden og gennemsikre denne, da myrekindbakkernes kant med knusetænder bliver blokeret af voldene. Den tykke hud og voldene beskytter derimod ikke lycaenidelarverne mod munddelene hos biller og edderkopper.

Forbrystet er ofte halvanden til to gange længere end de øvrige brystled. Det har dels det sædvanlige skjold på ryggen, og dels en hulhed på undersiden, hvor larvens hoved oftest gemmes/beskyttes. Larvens hoved er oftest næsten skjult, også når den æder. De tre brystled bærer hver et par ægte leddede ben.

Bagkropsleddene 3, 4, 5, 6 samt det bageste bagkropsled bærer hver et par gangvorter. På ryggen af larvens bageste bagkropsled sidder et skjold.

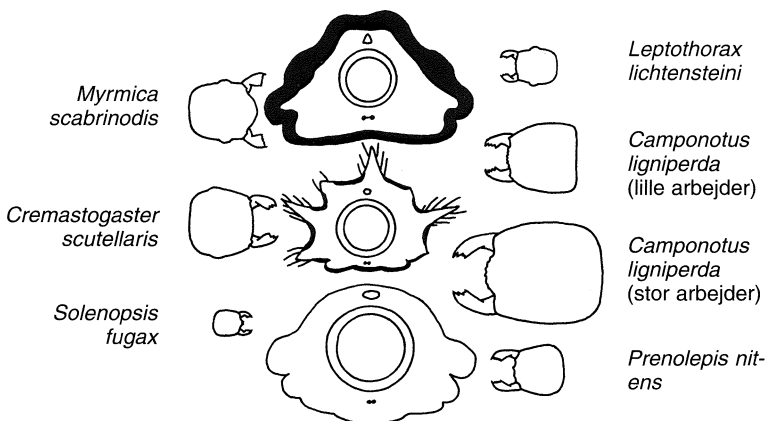


Fig. 2. Tværnsnit af sommerfuglelarver visende forskelle i tykkelsen af kutikulaen. Øverst en lycaenide-larve, i midten en nymphalide-larve, og nederst en noctuide-larve. Sidefigurerne er ømrids af hoveder af diverse myrearter. Efter Malicky (1970).

De før nævnte specielle organer er:
„Pore cupola organer“ (PCO) som findes hos alle undersøgte arter af Lycaenidae. Undtaget er dog een art: *Liphyra brassolis*.

„Dorsalt nektar organ“ (DNO) som findes hos nogle arter inden for underfamilien Lycaeninae.

„Tentakel organer“ (TO) som findes hos nogle arter af underfamilierne Lycaeninae og Curetinae.

Nogle larver af underfamilien Riodininae kan have følgende organer:

„Tentakel nektar organer“ (TNO).

„Forreste (anteriore) tentakel organer“ (ATO).

„Vibrations-organer“.

Disse specielle organer, der alle er en del af larvernes hud, beskrives nærmere nedenfor.

Larverne af Riodininae minder meget om larverne hos de øvrige Lycaenidae, dog kan Riodininae's larver ikke skjule hovedet, da de mangler hulheden på T1.

Larvernes adfærd

Manglen på rysterefleks hos lycaenidelarverne har mange forfattere angivet som en adfærdsmæssig tilpasning til myrer. Rysterefleksen findes hos næsten alle andre sommerfuglelarver og benyttes når larven irriteres eller trues. Rysterefleksen består i nogle hurtigt gentagne ryk/kast med hovedet og den forreste del af kroppen. Refleksens formål er sikkert at fjerne/afryste angribende fjender. Denne refleks er imidlertid ikke spor effektiv, når det gælder myrer, idet hurtige bevægelser oftest udløser angreb eller rekrutterer flere angribende myrer.

Det kan også nævnes, at lycaenidelarver bevæger sig langsomt og glidende, og at bevægelserne af gangvorter og ben skjules bag larvens kropssider. Alt dette nedsætter risikoen for at udløse angreb fra myrer, der oftest reagerer aggressivt på hurtige bevægelser.

Specielle myrmecofile organer hos Lycaenidae

Pore cupola organer

Som tidligere nævnt har alle hidtil undersøgte larver af Lycaenidae, med en enkelt undtagelse, vist sig at have pore cupola organer (PCO). PCO'er er cirkelrunde til ovale hudkirtler, med en diameter på cirka 1/10 mm. PCO'erne er let til stærkt hævet over den omgivende hud, og består af en central opadbuget siplade. Sipladen har mange ganske små porer. PCO'er er til stede fra første larvestadium, og deres antal forøges ifølge Fiedler (1991) ved hvert hudskifte. PCO'erne findes omkring larvernes åndeåbninger (spirakler), men er specielt talrige omkring det dorsale nektar organ, hvis larven har et sådant.

Struktur: Malicky (1969) har lavet omfattende lysmikroskopiske undersøgelser af PCO'er. Ifølge ham udgøres et PCO af to celler, og organerne er udviklet fra hår; se Fig. 3, 4.

Den underste celle kalder Malicky en „trichogencelle“. Ved dannelsen af et PCO sender trichogencellen en udløber op, som danner sipladen. Den øverste celle (tormogencellen) danner et rør fra trichogencellen op til sipladen. Udenom tormogencellerøret ligger en „sokkel“, som når ca. halvvejs gennem larvehuden, og er fast forbundet med sipladen. Denne sokkel kan have forskellig udformning.

De største trichogenceller har sekretgange inde i cellen; disse forener sig til en større

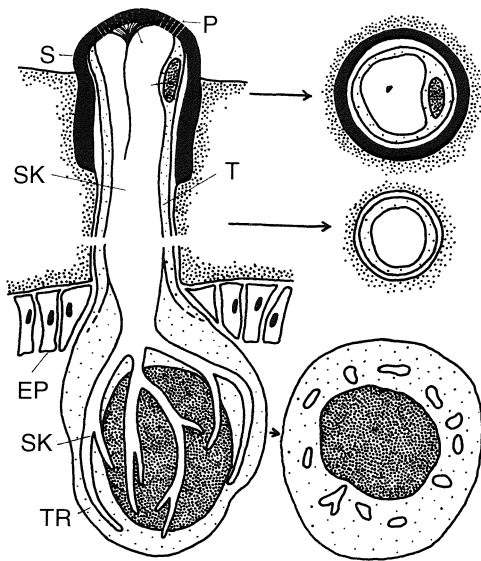


Fig. 3. Længde- og tværsnit af et "Pore cupola organ" (= PCO) af lycaenide-larve. EP = epidermis-celle; K = kerne; P = siplade; S = sokkel; SK = sekretgang; T = tormogen-celle; TR = trichogen-celle. Efter Malicky (1969).

gang, som står i forbindelse med tormogencellerøret. Denne form for trichogencelle er fundet hos *Maculinea alcon*, *Maculinea telejus*, *Scoliantides orion*, *Cupido minimus*, *Plebejus argus*, samt hos flere *Polyommatus* arter og hos *Strymonidia acaciae*. Andre arter har små trichogenceller uden sekretgange i cellen.

Funktion: På trods af det langvarige kendskab til PCO'er hos lycaenidelarver kendes organernes sekretionsprodukt eller -produkter endnu ikke. En ting synes dog sikkert: forskellige lycaenidearters larver producerer forskelligt sekret. Myrers reaktion på PCO'er strækker sig nemlig fra stærk interesse og næsten konstant opvartning af visse arters larver (eks. *P. hippothöe*) til nærmest total ignorering af andre arters larver (eks. *Hamearis lucina* og *Callophrys rubi*). (Alle nævnte arter har kun PCO'er).

Myrernes interesse for PCO'er viser sig primært som antenneberøringer (lugtesans) af disse. Malicky beskriver to typer af antenneberøringer:

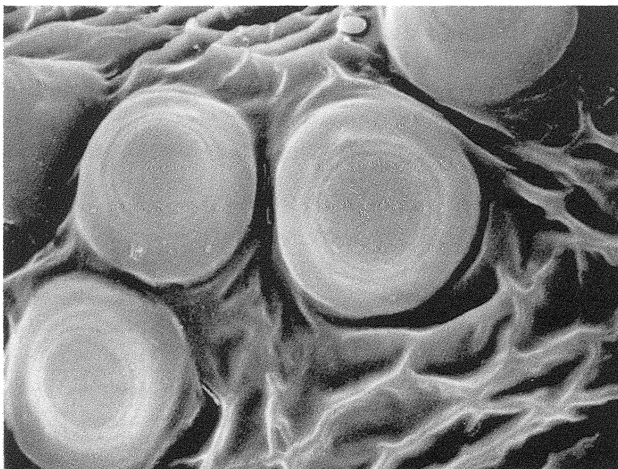


Fig. 4. Scanning elektronmikroskopfoto af PCO'er hos larve af *Lysandra coridon*. R.L. Kitching fot.

- 1) „Groping“ der betegner lavfrekvens- og lavintensitets-berøringer af PCO'er. Dette er en typisk udforskningsadfærd hos myrer.
- 2) „Palpation“ som betegner højfrekvens- og højintensitets-berøringer af PCO'er. Palpation udløses oftest ved tætte ansamlinger af PCO'er.

Malicky (1969) mente, at PCO'erne kunne producere efterligninger af myrelarve-pheromoner. Dette mener Fiedler (1991) ikke, idet PCO'er ofte udløser interesse hos flere forskellige slægter og underfamilier af myrer. Ifølge Fiedler må pheromonerne formodes at være ret specifikke for de forskellige myrearter og -slægter. Fiedler finder det dog sandsynligt, at arterne inden for slægten *Maculinea* udskiller myrelarve-pheromoner fra deres ekstremt talrige PCO'er. For andre arter af Lycaenidae mener Fiedler, at PCO'ernes sandsynligste sekretionsprodukt er aminosyrer, idet myrer er generelt interesserede i aminosyrer som fødekilde.

Et spændende forsøg, som peger i retning af, at i hvert fald enkelte lycaenidearters larver producerer myrelarvepheromon, er udført af Henning (1983). Henning udførte forsøgene med tre sydafrikanske Lycaenidae:

- 1) *Aloeides dentatis*: Denne arts larver benytter, fra tredje larvestadium til imago, boet af myren *Acantholepis capensis* som skjul og beskyttelsesrum i dagtimerne. Larven vander i nattetimerne omgivet af en mindre myrehær ud for at æde af foderplanten.
- 2) *Lepidochrysops ignota*: Tredje larvestadium adopteres af værtsmyren *Camponotus niveosetosus*. Resten af larvetiden samt puppestadiet tilbringes i myreboet, hvor larven æder myrelarver og pupper.
- 3) *Euchrysops dolorosa*: Larven lever af knopper og blomster fra foderplanten. Møder myrer larven, bliver denne højst kortvarigt undersøgt, men oftest blot ignoreret.

Henning fremstillede dichloromethan-ekstrakter af larvernes hud. Dernæst lod han majskornfragmenter trække i ekstrakterne, hvorefter myrerne blev præsenteret for majskornfragmenterne.

Det viste sig at majskornfragmenter, som havde trukket i ekstraktet af huden fra *Aloeides dentatis* larver, i 23 af 30 tilfælde udløste yngelplejeadfærd hos værtsmyren. Myrerne flyttede majskornfragmenterne, der var lagt uden for myreboet ind i boet, og lagde dem blandt deres egne larver. Derefter opvartede myrerne majskornfragmenterne og gned dem med deres antenner. Hvis myrerne blev forstyrret, samlede de majskornene op og løb omkring med dem, ligesom de gjorde med deres egne larver. Efter 2-3 timer flyttede myrerne majskornfragmenterne over til boets affaldsplads. Majskornfragmenter der havde trukket i et ekstrakt af værtsmyrens egne larver udløste yngelplejeadfærd hos myrerne i 28 ud af 30 tilfælde.

Endnu mere overbevisende resultater fremkom ved tilsvarende forsøg med lycaeniden *Lepidochrysops ignota* og dennes værtsmyre *Camponotus niveosetosus*.

Ekstrakterne fra *Euchrysops dolorosa* larvehud blev testet over for tre myrearter. En myreart ignorerede helt majskornfragmenterne, mens de to øvrige myrearter undersøgte majskornfragmenterne i henholdsvis 26 af 30 og 29 af 30 tilfælde. Der blev i ingen tilfælde konstateret yngelplejeadfærd over for majskornfragmenterne hos de tre myrearter.

Det dorsale nektar organ (DNO)

Det dorsale nektar organ kaldes også Newcomers kirtel eller honningkirtlen. Organet, der er en kirtel, findes kun hos nogle arter inden for underfamilien Lycaeninae (Fiedler, 1991). DNO'et fremkommer oftest i tredje larvestadium, men kan hos enkelte arter forekomme i andet larvestadium eller først dukke op i fjerde larvestadium.

DNO'et er en hudkirtel, som er lokaliseret til syvende bagkropsled. Organets åbning

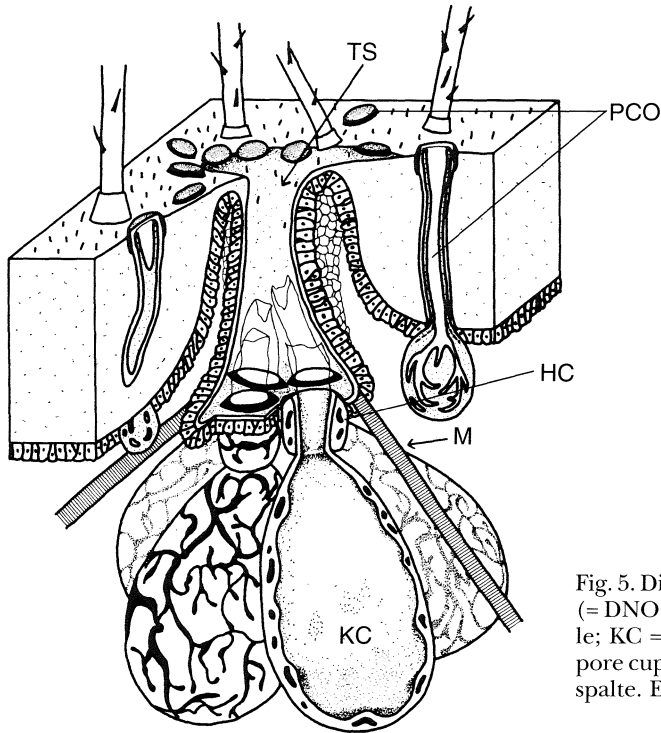


Fig. 5. Diagram af et „Dorsalt nektar organ“ (= DNO) af lycaenide-larve. HC = hals-celle; KC = kirtel-celle; M = muskel; PCO = pore cupola organ (som i Fig. 3); TS = tværspalte. Efter Malicky (1970).

er en tværspalte på ryggsiden af bagkropsleddet. Åbningen er omgivet af talrige PCO'er, samt specialiserede hår. Stimulering af disse hår, via myrers antenneberøringer, er nok medvirkende til at udløse sekretion fra organet.

Struktur: Malicky (1969) har undersøgt organet lymikroskopisk. Hans undersøgelser afslørede følgende: Tværspalten som danner organets åbning er cirka 0,1 mm dyb og 0,15 mm lang hos voksne larver. Det indre hulrum er beklædt med hudceller. I hulrummets bund udmunder fire blærer, hver bestående af to celler, øverst en halscelle og nederst en stor kirtelcelle. Kirtelcellerne danner en rund til aflang blære med en tynd væg. Kirtelcellernes sekret afgives til blærehulrummet, og herfra når sekretet op i tværspalten. Sekretet presses fra tværspalten ud på larvens overflade ved hjælp af nogle muskler, som hæfter på tværspalteåbningens ender. Hvis disse muskler spændes, formindskes både tværspalteåbning og det underliggende spalteformede hulrum. Afslappes musklerne, øges tværspalteåbning og hulrummets omfang, således at en sekretdråbe kan trækkes tilbage i hulrummet som iagttaget af Malicky.

Ved hudskifte tabes både hals- og kirtelceller. Disse gendannes dog og et nyt organ opstår, hvis yderligere et larvestadium gennemføres.

Funktion: Den kemiske sammensætning af DNO'ets sekret kendes kun fra en håndfuld arter. Hos *Polyommatus hispanus* og *Polyommatus icarus* blev der fundet sukker (10-15% koncentration), samt små mængder aminosyrer. Hos *Glaucopsyche lygdamus* og tre *Jalmenus* arter fandt man sukker i variable mængder og høje koncentrationer af aminosyrer. Hos *Jalmenus daemeli* blev fundet høje koncentrationer af et lille protein.

Sekretionsraten fra det dorsale nektar organ kan variere betydeligt mellem arterne.

Hos *Polyommatus coridon* fandt Fiedler (1988) en sekretionsrate på 31 dråber/time, mens *Polyommatus icarus* larvernes sekretionsrate var 6 dråber/time (Fiedler, 1991).

Ved forsøg med lycaenidelarver med DNO fandt Malicky (1969), at DNO'et ikke var nødvendigt for en stabil myreopvartning af larverne. Myrernes interesse for larverne var uafhængig af, om DNO'et fungerede eller var lukket med lim.

Fiedler (1991) fandt for *Polyommatus coridon*, at lukning af DNO'et med lim medførte en halvering af myrernes interesse for larverne. Myrerne *Lasius flavus*' interesse for larverne målt som gennemsnitsantallet af myrer, der opvartede larverne.

For *Polyommatus icarus* fandt Fiedler, at lukning af DNO'et med lim nærmest medførte et sammenbrud i myre-larve forholdet. Myrernes interesse for larver med lukket DNO svarede til den interesse, myrer normalt udviser for lycaenidelarver, der ikke har et DNO.

Den generelle opfattelse er i dag, at DNO'et er det vigtigste organ til at sikre et stabilt myre-larve forhold. Kitching & Luke (1985) har derfor foreslået at kalde lycaenidearter, hvis larver har et fungerende DNO, for myrmecofile, mens arter hvis larver mangler dette organ, bør kaldes myrmecocoxene. Ordets sidste del kommer af det græske ord „ksenos“, der betyder fremmed, mens „filos“ betyder ven. Denne konvention er siden blevet fulgt af de fleste forfattere.

Tentakel organer (TO)

Tentakel organer findes kun hos nogle arter inden for underfamilierne Lycaeninae og Curetinae. Organerne er lidt forskellige hos de to underfamilier.

Hos Lycaeninae er organet af den lille „beacon-type“ og optræder oftest først i tredje larvestadium. Det kan dog opstå allerede i andet larvestadium eller først i fjerde larvestadium.

Hos Curetinae er organet af den større „piske-type“ og findes på larverne allerede i første larvestadium.

Tentakel organer findes hos færre arter af Lycaenidae end DNO'et. Ofte findes både DNO og TO på artens larve, sjældent TO uden DNO, noget hyppigere er arter med DNO men uden TO.

Struktur: Tentakel organerne er to udskydelige hudrør, et i hver side. Organet sidder lidt under og bag åndehullet på ottende bugled.

Malicky (1969) undersøgte tentakel organerne af „beacon-typen“ hos Lycaeninae med lysmikroskop. Han beskrev organerne som simple indfoldninger af huden. Hudtykkelsen aftager hurtigt ved tentakel organets basis, således at organets spids består af ganske tynd hud. Hvert TO er cirka 0,6-0,8 mm langt og cirka 0,1 mm i diameter. Nær tentak-

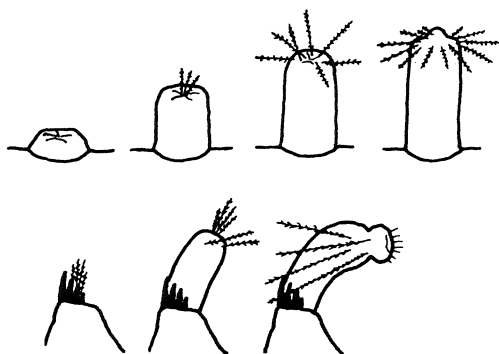


Fig. 6. Tentakel-organer hos lycaenide-larver. Øverst „Beacon-typen“ som findes hos Lycaeninae. Nederst „Piske-typen“ som findes hos Curetinae. Efter Malicky (1969).

lens spids sidder en krans af 20-50 hår. Hårene er hule og cirka 0,4 mm lange. Fra basis til spids er der små, korte sidegrene på hårene. Hvert hår er hæftet til TO'et ved hjælp af en langagtig halvkugleformet sokkel. Næsten hundred år gamle oplysninger om forekomst af en flaskeformet kirtelcelle under hvert hår kunne Malicky ikke bekræfte.

Tentakelorganerne udkrænges, når larven spænder sin kropsmuskulatur, således at kropsvæskens tryk øges. Det forhøjede kropsvæsketryk presser organet ud. Organerne kan trækkes tilbage uafhængigt af hinanden ved hjælp af en lille muskel, som hæfter på indersiden af organet nær dets spids.

Funktion: Tentakelorganerne er ofte udkrænget mindre end et sekund. Organerne udkrænges, når larverne stimuleres af myrer (antenneberøringer), forstyrres eller blot kravler omkring. Berøres et udkrænget organ af en myre, bliver det omgående trukket ind igen.

Malicky iagttog ingen adfærdsændringer hos myrer som reaktion på larvernes brug af organerne. Dette, sammenholdt med at han ikke fandt kirtelceller i forbindelse med organerne, gjorde, at han anså organerne for at være rudimentære.

Modsat Malicky har mange andre iagttaget adfærdsændringer hos opvartende myrer som følge af TO udkrængning hos lycaenidelarver. Adfærdsændringerne er kun observeret i få mm's afstand fra udkrængede TO'er. De myrearter, som hidtil er iagttaget at reagere på TO'erne, tilhører med en enkelt undtagelse underfamilien Formicinae (Fiedler, 1991). Malickys negative fund kan derfor muligvis skyldes, at han benyttede myrer af en "forkert" underfamilie ved sine adfærdsundersøgelser.

Ved adfærdsforsøg med larver af *Polyommatus coridon*, *Polyommatus icarus* og myrearterne *Lasius flavus* (Formicinae) samt *Tetramorium caespitum* (Myrmicinae) fandt Fiedler, at larvernes tentakelorganer var i stand til at ophidse og alarmere *Lasius flavus*, men ikke *Tetramorium caespitum*. Myrerne reagerede på larvernes TO'er med hvad Fiedler beskrev som „ophidsede løb“. *Polyommatus coridon* gjorde flittigst brug af TO'erne, og disse var også mere effektive end *Polyommatus icarus* TO'er til at ophidse myrerne. Langvarig (1 min) udkrængning af TO'erne hos *Polyommatus icarus* medførte manglende ophidselse af *Lasius flavus* myrer. Der fandtes tæt sammenhæng mellem udkrængningsraten af TO'erne hos *Polyommatus icarus* og varigheden af myrerens opvartning af larverne. Hyp-pig TO udkrængning medførte øget stabilitet i myre-larve forholdet.

Det, at kun myreunderfamilien Formicinae reagerer på tentakelorganerne, den korte effektive radius TO'erne virker ved, samt den manglende effekt ved langvarig udkræng-

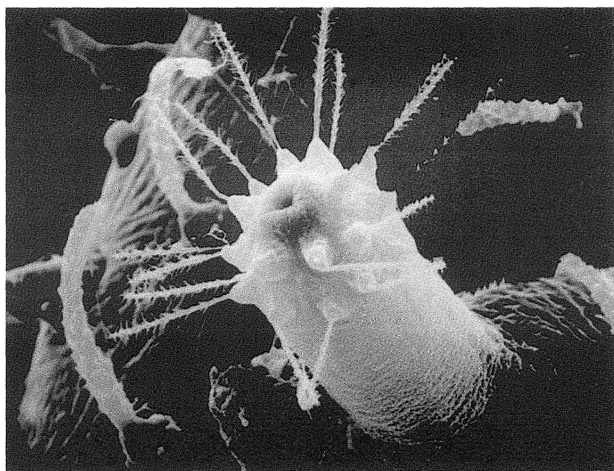


Fig. 7. Scanning elektronmikroskopfoto af tentakel-organet hos larven af *Lyisandra coridon*. R.L. Kitching fot.

ning af organerne, tyder ifølge Fiedler på, at TO'erne producerer og spreder et flygtigt sekret, rimeligvis et myre-alarmpheromon.

Ifølge Hölldobler & Wilson (1990) er alarmpheromoner hos myrer meget flygtige, har kort virkningsradius, og består af samme hovedkomponent i større systematiske grupper af Formicinae.

Henning (1983) har udført forsøg med larver af lycænen *Aloeides dentatis* og dens værtsmyre *Acantholepis capensis* (Formicinae). Efter at *Aloeides dentatis*' larver har hudskiftet anden gang opvartes de af myrearten *Acantholepis capensis*, og tilbringer dagtimerne beskyttet i myreboet. Mens larverne er i myreboet, bruger de sjældent deres TO'er. De ligger oftest flere sammen og opvartes af myrerne, der berører dem med deres antenner og fjerner deres ekskrementer. Når larverne ofte sammen forlader myreboet for at fouragere om aftenen mellem kl. 19 og 21, bruger de myrernes duftmærkede veje. Så længe larverne er i bevægelse, udskyder de flittigt deres TO'er, hvilket alarmerer og tiltrækker myrerne. Disse løber ophidset rundt i skiftende retninger med åbne kindbækker. Myrerne følger larverne ud til foderplanten, og 3-10 myrer bliver hos larven, mens den æder. TO'erne benyttes mindre flittigt, mens larven æder. Når larverne har ædt sig mætte, udskyder de atter flittigt deres TO'er og eskorteres tilbage til myreboet af myrerne. Henning observerede, at hvis myrerne blev fjernet, ophørte larverne efter 1-2 dage med at søge til myreboet. I stedet blev de på foderplanten.

Ved forsøget dræbte Henning larverne af *Aloeides dentatis* ved frysning og flåede dem dernæst. Huden fra området omkring tentakelorganerne blev skåret fra. Der blev lavet et ekstrakt af huden ved at lægge denne i en lufttæt flaske med dichlorometan.

Hos myrer af underfamilien Formicinae vides det, at nogle kirtler nær myrernes kæber producerer alarmpheromon. Henning lavede dichlorometan-ekstrakter af hovederne fra 30 *Acantholepis capensis* myrer. Majs-kornfragmenter trak i ekstrakterne, hvorefter myrerne blev præsenteret for majs-kornfragmenterne. Myrernes adfærd over for majs-kornfragmenterne blev dernæst iagttaget.

Majs-kornfragmenter, som havde trukket i myrehovedekstraktet, udløste i 30 af 30 tilfælde alarmadfærd hos myrerne. Ved tilsvarende forsøg med ekstrakt lavet på huden fra *Aloeides dentatis* larvernes TO viste det sig, at myrerne i 29 af 30 tilfælde reagerede med alarmadfærd. Henning gaskromatograferede også de to ekstrakter. Kromatogrammerne viste nær overensstemmelse mellem indholdsstofferne i myrehovedekstraktet og larvehudsekstraktet. Ifølge disse observationer skulle det alarmpheromon, larverne producerer, ikke udløse bid hos myrerne i modsætning til myrernes eget alarmpheromon.

Hensigten med at producere myre-alarmpheromon menes at være, at larverne herved opnår øget beskyttelse fra myrerne mod snyltere og parasitter.

Tentakel nektar organer (TNO)

Tentakel nektar organerne findes kun hos nogle slægter inden for underfamilien Riodininae.

Struktur: Tentakel nektar organerne beskrives af DeVries (1988) som et par rørformede udkrængelige strukturer, der sidder på larvens ottende bagkropsled. Hvert rør sidder umiddelbart bag og lidt over åndehullet på dette led.

Funktionelt svarer Riodininaes TNO'er til lycænenes dorsale nektar organ, men da de to organer sidder på forskellige kropsled, kan de næppe have samme udviklingsmæssige oprindelse.

Funktion: TNO'erne findes fra og med tredje larvestadium. Udkrænget ligner organerne en finger på en gennemsigtig handske. På spidsen af det udkrængede organ vokser

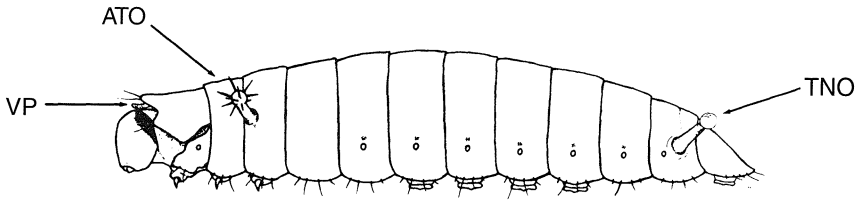


Fig. 8. Stregtegning af larve af *Thisbe irenea*. ATO = forreste (anteriore) tentakelorgan; TNO = tentakel nektarorgan; VP = vibratoriske papiller. Efter DeVries (1988).

en dråbe klar væske frem. Denne væske drikkes ivrigt af opvartende myrer. DeVries antager, at væsken produceres af en stor ansamling gulligt kirtelvæv, der ligger i kropsvæggen ved tentaklens basis.

I naturen udkrænges TNO'erne kun, når myrer stimulerer ryggsiden af larvens ottende bagkropsled. Udkrængningsfrekvensen er højst, når larverne flytter sig fra sted til sted eller æder.

DeVries undersøgte TNO'ernes sekret hos arten *Thisbe irenea*. Sekretet indeholdt høje koncentrationer af forskellige aminosyrer, men kun 0,5% sukker. DeVries analyserede også nektaren fra foderplantens honninggemmer, denne nektar viste sig at indeholde store koncentrationer sukker (33%), men kun ganske lave koncentrationer af aminosyrer.

Ifølge DeVries er myrerne, *Ectatomma ruidum* (underfamilien Ponerinae) så vilde med TNO'ernes sekret, at larverne konstant opvartes af et antal myrer. Disse myrer opsamler sekretet fra TNO'erne og videregiver dette til andre myrer, der derefter returnerer til boet. *Thisbe irenea* larver var således i stand til at „binde“ myrer i fire til ti dage.

DeVries blokerede larvernes TNO'er med neglelak, dette medførte et kraftigt fald i myrernes interesse for larverne. Det kan derfor konstateres, at TNO'erne er ligeså vigtige som DNO'er for at sikre stabil myreopvartning af larverne.

Forreste tentakel organer (ATO)

Forreste tentakel organer findes kun hos nogle slægter inden for underfamilien Riodiniinae. Organernes struktur og funktion svarer til TO'erne hos Lycaeninae og Curetinae.

Struktur: De forreste tentakel organer sidder på larvens tredje brystled, et i hver side (Fig. 8). Organerne er ligesom TO'erne udskydelige hudrør, med en krans af hår på den yderste del. Disse rør kan ved hjælp af øget kropsvæsketryk skydes ud og trækkes tilbage uafhængigt af hinanden. ATO'erne opstår i tredje larvestadium.

ATO'erne hos *Thisbe irenea* udkrænges kun, når larverne har kropskontakt med myrer. Organerne bruges flittigst, når larverne bevæger sig omkring eller æder. DeVries så aldrig larverne bruge deres ATO'er, hvis de stressedes af iagttageren eller blev angrebet af rovdyr, med mindre der var myrer tilstede.

Funktion: ATO udkrængningerne varer normalt mindre end et ° sekund. De første 1-8 udkrængninger bevirker, at myrerne bliver mindre aktive, eller stopper helt op. Yderligere 8-15 udkrængninger får myrerne til at ophøre med fødeoptagelse fra TNO'erne, åbne kindbakkerne og bøje antennerne 90 grader. Mere end 15 udkrængninger udløste et stereotypt svar fra myrerne: Åbne kindbakker, 90 grader bøjede antenner, bugen kurvet ind under kroppen, så myren er parat til at sprøjte myresyre og myrerne nærmest sprang mod ATO'erne.

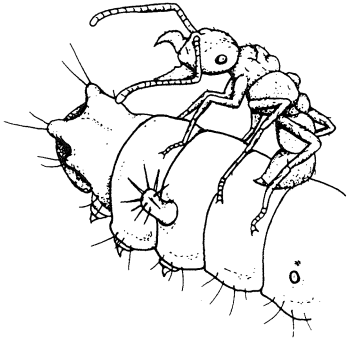


Fig. 9. Myre i aggressiv kropsholdning efter at have været påvirket af det udkrængede forreste tentakelorgan (ATO). Efter DeVries (1988).

Efter denne reaktion var myrerne meget opmærksomme på bevægelser i nærheden af larven. Hvis lejlighed bød sig, angreb de og forsøgte at bide og stikke mindre genstande, der bevægede sig i larvens nærhed.

Aggression mod larven blev aldrig iagttaget af DeVries i disse situationer. DeVries blokerede ATO'erne med neglelak, hvilket medførte at larverne havde langt mindre kontakt med myrer, end hvis organerne fungerede. DeVries antager, at ATO'erne hos *Thisbe irenea* afgiver et flygtigt kemisk stof, der gør myrerne halv-aggressive, således at de angriber ting/dyr, der bevæger sig i larvens nærhed. Dette stof er rimeligvis et myre-alarmpheromon.

Vibrations-organer

Inden for de seneste år er det blevet opdaget, at mange lycaeniders larver kan udsende substratbårne vibrationer. Det vil sige, at vibrationerne udbredes via den vegetation (det substrat), larverne sidder eller går på.

Hos Riordininae er syv slægters larver i stand til at udsende vibrationer ved hjælp af specielle organer. Disse organer kaldes vibratoriske papiller. De vibratoriske papiller sidder på ryggen af første brystled lige ved overgangen til hovedet. Papillerne er en del af larvens hud og findes fra og med tredje larvestadium.

De vibratoriske papiller er nærmest kølleformede, med ringformede fortykkelser i længderetningen. Vibrationerne frembringes ved, at køllerne gnides mod nogle tapformede forhøjninger på larvens hovedkapsel. Som nævnt er vibrationerne substratbårne, og ifølge DeVries målelige inden for en radius af 5 cm.

Ifølge DeVries frembringer hvilende larver af *Thisbe irenea* vibrationer 1 til 2 gange i sekundet, mens stressede larver udsender vibrationer 10 til 15 gange i sekundet.

De vibratoriske papillers slagfrekvens var hurtigst, hvis larven blev generet, ved første myrekontakt efter nogen tids isolation, eller når larverne bevægede sig til eller fra en hvile- eller fødeplads.

DeVries fjernede de vibratoriske papiller på nogle af larverne. Da papillerne er en del af huden, afkastes og gendannes organerne ved hvert hudskifte. Det var derfor muligt at benytte hver enkelt larve til kontrollforsøg i næste stadium. DeVries resultater viste, at „stumme“ larver uden papiller blev opvartet af færre myrer end larver med intakte vibratoriske papiller.

Ifølge DeVries reagerer mange myrearter på substratbårne vibrationer. Myrerne benytter selv vibrationerne som kommunikationsmiddel for at tilkalde artsfæller. DeVries anser det derfor for sandsynligt, at substratbårne vibrationer frembragt af riordininers larver udløser undersøgelsesadfærd hos myrer.

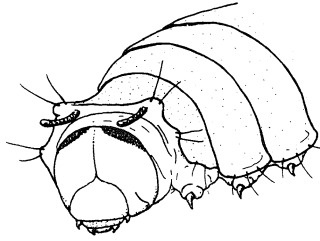


Fig. 10. De vibratoriske papiller (VP) hos larven af *Thisbe irenea*. Efter DeVries (1988).

Hos de øvrige underfamilier af Lycaenidae kendes vibration foreløbigt hos mindst 13 slægter. Den måde vibrationerne frembringes på er anderledes end hos riodininernes larver. Undersøgelser foretaget af Fiedler (1992) tyder på, at vibrationerne frembringes ved hjælp af hurtige/højfrekvente sammentrækninger af kropsvæggens muskulatur. Som argument herfor fremfører Fiedler, at vibrationernes karakteristika er temperaturafhængige. Lav temperatur medfører fald i vibrationernes hyppighed, frekvens og styrke, noget man vil forvente, hvis vibrationerne skyldes muskelsammentrækninger.

Fiedlers forsøg med larver af *Lycaena phlaeas* og *Polyommatus icarus* viste, at de to arter ikke var lige villige til at udsende vibrationer. Hos de myrmecocoxene *Lycaena phlaeas* larver (uden DNO) forekom signalerne enkeltvist og forholdsvist sjældent. Hos de myrmecofile (med DNO) *Polyommatus icarus* larver blev signalerne udsendt hyppigt og i grupper på 8-12 enkeltsignaler.

Fiedler fandt, at larver af forskellige arter generelt "kalder" ved berøringsforstyrrelser. Nogle arters larver „kaldte“ efter nærmest voldelig behandling, mens andre arters larver „kalder“ spontant i flere minutter. Hvorvidt evnen til at producere vibrationer har sammenhæng med myrmecofili, tager Fiedler ikke stilling til.

Hvilke fordele opnår myrmecofile larver?

Lycaenidernes larver må i forhold til andre sommerfuglelarver betale nogle ekstra omkostninger. Det er energimæssigt dyrt at danne de myrmecofile organer, samt at afgive sekret fra disse. Derfor må man forvente, at lycaenidelarver opnår nogle fordele via de omtalte organer, der opvejer eller overstiger larvernes ekstra omkostninger. Der kan formuleres to hypoteser om de fordele, lycaenidelarverne opnår i forhold til andre sommerfuglelarver.

„**Defense hypotesen**“ (fredelig sameksistens): Mange myrmecocoxene (uden DNO) lycaenidelarvers forhold til myrer kan beskrives som fredelig sameksistens. Når myrerne tolererer larverne uden at efterstræbe dem, betyder det, at larverne uden risiko kan udnytte levesteder, hvor der er myrer tilstede. Da myrer er blandt de rovdyr, der dræber flest sommerfuglelarver, har lycaenidelarverne derved opnået en stor fordel i forhold til andre sommerfugles larver. Denne hypotese kan altså siges at gælde de myrmecocoxene larver.

„**Mutualisme hypotesen**“ (gensidig gavn): Myrmecofile lycaenidelarver er i stand til at tiltrække og "binde" myrer ved hjælp af DNO og eventuelt TO'er. Disse larver beskyttes i et vist omfang af myrerne mod rovdyr og parasitter. Som eksempel på, hvor håndfast denne beskyttelse er, kan det nævnes, at Pierce har iagttaget og fotograferet et tilfælde, hvor en myre angreb og med kindbakkerne greb en snyltehveps for at beskytte en *Glaucopsyche lygdamus* larve.

Pierce har vist, at bestande af blåsommerfuglearterne *Jalmenus evagoras* og *Glaucopsyche lygdamus* helt kan elimineres, hvis larverne bliver isoleret fra de myrer, som beskytter dem i naturen.

Myrerne betales for denne beskyttelse i form af næringsstoffer (aminosyrer og koncentrerede sukkeropløsninger), der er kostbare i naturen. Hvor meget lycaenidelarver ernæringsmæssigt kan betyde for en myrekoloni, demonstreres i følgende sjove regnestykke:

En gennemsnitskoloni af myren *Tetramorium caespitum* har ca. 11.000 arbejdere, hvis samlede månedlige energiforbrug ved 15°C er ca. 47,8 kilojoule. Fourageringsområdet for en *T. caespitum* koloni er ca. 40 kvadratmeter.

På en lokalitet for *Polyommatus coridon* med tæt vækst af foderplanten fandtes ca. 20 *coridon* larver per kvadratmeter. Disse larvers DNO'er producerer på en måned ca. 70-140 milligram sukker svarende til ca. 1,1-2,2 kilojoule. Hvis det antages, at ca. 25% af myrekoloniens fourageringsområde (10 kvadratmeter) bebos af sådanne larver, vil disse forsyne myrerne med en energimængde på ca. 11-22 kilojoule. Dette svarer til mellem 25-50% af myrernes samlede månedlige energibehov.

Ernæring og myrmecofili

Hvis man analyserer den planteføde, sommerfuglelarver æder, finder man at protein er sjældnere end de to andre hovednæringsstoffer, kulhydrat og fedt. Protein består som bekendt af aminosyrer.

Dette forhold udsætter ifølge Pierce (1985) myrmecofile larver for en dobbelt ernæringsbyrde. Larverne skal dels dække deres eget proteinbehov, og dels tilbyde myrer aminosyrer i sekretet fra DNO'et og PCO'erne. Mange lycaenide-arters larver vides at leve på meget proteinrige planter af bælgplantefamilien, misteltenfamilien, eller i det mindste på foderplantens mest proteinrige dele (frø, blomster og unge skud). Pierce (1985) undersøgte og fandt, at der var en sammenhæng mellem myrmecofili og meget proteinrige foderplanter. Aminosyrer indeholder kvælstof, og planter kan selv danne aminosyrer ud fra kvælstof. De fleste dyr kan ikke selv danne aminosyrer, men skal have disse vigtige næringsstoffer tilført gennem føden. Da kvælstof i naturen forholdsvis sjældent findes i en form planterne kan udnytte, kan det betale sig at give planter kvælstofholdig gødning. Gødningen gør, at planterne vokser hurtigere, bliver sundere og indeholder mere protein.

Baylis & Pierce (1991) har undersøgt overlevelsen hos larver af *Jalmenus evagoras* (Fig. 11) på foderplanter, der blev gødet. Til sammenligning undersøgte de overlevelsen hos larver, der levede af ugødede og dermed mindre proteinrige foderplanter.

Deres resultater viste, at larverne fra de gødede foderplanter tiltrak flere myrer og



Fig. 11. *Jalmenus evagoras*. Nat. størrelse. G. Brovad fot.

derved fik bedre beskyttelse mod fjender, hvorfor deres overlevelse var væsentligt bedre end overlevelsen hos larverne fra de ugødede foderplanter.

Yderligere viste det sig, at hunner af *Jalmenus evagoras* foretrak at lægge deres æg på gødede planter, hvis de fik mulighed for at vælge mellem gødede og ugødede planter.

Yderligere undersøgelser af æglægningsadfærden hos *Jalmenus evagoras* afslørede, at hunnerne var langt mere tilbøjelige til at lægge æg på foderplanter med *Iridomyrmex* myrer på end på foderplanter uden myrer. Hunnerne lagde helst æg på de planter, hvor der var bladlus-kolonier passet af myrerne. Tilsyneladende afgjorde hunnerne, om der var myrer tilstede på foderplanten før de satte sig, idet de var lige tilbøjelige til at lægge æg, når de først havde sat sig på en given plante. Tilstedeværelsen af de rigtige myrer var så stærk en stimulus, at det ofte ansporede hunnerne til at lægge æg på andre planter end foderplanterne.

Mærkelige ernæringsformer hos Lycaenidae

Ud over forholdet til myrer adskiller nogle lycaenide-arters larver sig også på andre måder fra de øvrige dagsommerfugles larver, idet de har specialiseret sig i mærkværdige former for føde. Lycaenidae er den eneste dagsommerfuglefamilie, hvor nogle af medlemmerne er helt eller delvist afhængige af andre fødekilder end planteføde. Dette er et emne Cottrell (1984) har set nærmere på.

Larver der æder myrelarver

Inden for slægterne *Maculinea*, *Lepidochrysops*, *Cigaritis* og *Liphyra* har nogle arters larver specialiseret sig i at æde specifikke myrearters larver.

Hos *Maculinea* og *Lepidochrysops* æder larverne i de første larvestadier planteføde. Senere bliver de fundet og adopteret af deres værtsmyrer. Resten af deres larvetid opholder de sig i myrernes reder, hvor de lever af myrernes yngel og til sidst forpupper sig. Larverne af *Maculinea* og *Lepidochrysops* har DNO'er, men ikke TO'er.

Inden for slægten *Maculinea* foregår adoptionen af de forskellige arters larver forskelligt. Hos *alcon*, *rebeli* og *nausithous* gribes larverne i løbet af få sekunder af *Myrmica*-myrerne og bæres til myreboet. Hos *arion* og *teleius* undersøges larvernes DNO af *Myrmica*-myrerne, når disse finder larverne. Myrerne „malker“ larvernes DNO og opsamlers sekretet. Først efter 1-4 timer krummer larven sig sammen og rejser sig på det bageste benpar. Dette medfører, at myren adopterer larven og bærer denne til boet.

Hos *Maculinea arion* kan larverne adopteres af både hovedværten *Myrmica sabuleti* og af *Myrmica scabrinodis*. Larvernes chance for overlevelse er 8-10 gange højere, hvis de adopteres af *Myrmica sabuleti*. *Arion*'s larver er så snedige kun at æde de største myrelarver de kan finde. Dette giver myrerne tid og mulighed for at opføde de noget mindre myrelarver, som *arion*'s larve derefter kan kaste sig over og æde. Der er dog et minus ved denne strategi – hvis der er myredronningelarver i boet, og *arion*-larven æder disse, løber den en stor risiko for at blive dræbt af myrerne. Dette skyldes sandsynligvis, at den bliver indsmurt i myredronning-pheromon under måltidet. Arbejderne dræber ofte myredronning-larver, hvis disse er for mange, da de er en belastning for boet.

M. arion's larve æder ofte bogstaveligt talt sine værter ud af huset, og når myrerne ikke mere har yngel i boet, forlader de dette. Da *arion*-larven er i stand til at overleve meget lange sultperioder, har den ofte held med at vente på at en ny myrestamme flytter ind i det forladte bo. *Maculinea teleius* og *M. nausithous* lever som *arion* af myrelarver gennem det meste af larvestadiet.

Nyere undersøgelser har vist, at mindst en art inden for blåfugle-slægten *Cigaritis* æder myrelarver (Sanetra & Fiedler, 1995). *Cigaritis* har 3 arter, der er endemiske i Nordvest-

afrika (*zohra*, *allardi* og *siphax*), og to arter med større udbredelsesområder (*myrmecophila* og *acamas*). *Cigaritis acamas* findes blandt andet i Europa (Cypern). De 5 nævnte arter er ofte meget lokale og populationerne er små. Arternes biologi er ufuldstændigt kendt, men det ser ud til, at alle har et nært forhold til myrer af slægten *Crematogaster*. Hos *C. myrmecophila* og *C. zohra* er det iagttaget, at larverne tilbringer dagtimerne i *Crematogaster*-reder, men forlader disse for at æde af foderplanten i nattetimerne. *C. allardi* larven er også planteædende, og larverne af denne art er iagttaget på foderplanterne omgivet af mange *Crematogaster*-myrer.

C. acamas larvens myrmecofile organer og dens levevis er beskrevet af S. & F. (1995). Larverne (en i sidste, og en i næstsidste larvestadium) blev fundet i *Crematogaster jehovae* reder på Cypern. Larverne har både PCO'er, TO'er, DNO samt flere typer hår. Som noget usædvanligt for en lycanidelarve er den nærmest rund i tværsnit.

Larvens TO'er kan let ses med det blotte øje og minder om pisketypen, der findes hos underfamilien Curetinae. TO'ernes nederste del består af et hårdt sort rør, der er tæt besat med forgrenede hår. Den udskydelige del af TO'et minder om beacontypen, og spidsen er forsynet med lange hår. Larverne benyttede primært deres TO'er, når de var i bevægelse eller blev forstyrret. Sanetra & Fiedler iagttog ingen adfærdsændringer hos de opvartende myrer, når TO'erne var aktive. DNO'et var stort og larven udskilte med mellemrum en dråbe sekret. Sekretdråben blev ivrigt drukket af de opvartende myrer. Langs bagranden af DNO'et fandt S. & F. en række (8-12) paddehattelignende strukturer. Disse lignede i opbygningen PCO'er, men var meget større og havde større porer. Myrerne udviste stor interesse for disse strukturer. Larvens kropsrand var besat med bundter af ca. 1 mm lange hår. Disse hår skræbede myrerne omhyggeligt af med deres kindbakker. Hele larven var dækket af fine forgrenede hår.

Larven blev ivrigt opvartet af *Crematogaster*-myrerne. Den var konstant omgivet af 10-20 myrer, der omhyggeligt slikkede den over hele kroppen. Af og til tiggede larven mad af myrerne, og modtog så noget opgylpet føde. Det viste sig dog, at larvens hovedernæring bestod af myreyngel. Larven opsøgte yngelkammeret, greb et stykke myreyngel med forbenene, trak dernæst hurtigt ynglen og sit hoved ind under brystskjoldet og fortærede myreynglen. Larven kunne på få minutter æde 2-5 myrelarver. Larven så ud til at foretrække myrepupper og præpupper, men da der ikke var flere af disse tilbage, skiftede den over til myrelarver. Desværre havde S. & F. ikke fået myredronninger med, så det tog kun larverne ca. 3 uger at spise al myreynglen. Det blev anslået, at larverne i løbet af de 3 uger hver havde ædt ca. 500 stk. myreyngel!

S. & F. ved intet sikkert om de tidlige larvestadiers levevis, men nævner, at nyklækkede *C. acamas* larver i Oman er iagttaget at blive adopteret af *Crematogaster*-myrer. De antager derfor, at *C. acamas* larverne på Cypern også bliver adopteret i første larvestadium.

For *Liphyra brassolis* forholder det sig anderledes, idet larven af denne blåfugl ikke adopteres af sin værtsmyre. Larven kan findes i myren *Oecophylla smaragdina*'s reder allerede i første larvestadium. Sommerfuglen lægger æggene på grene og stammer af træer, hvor myrens reder forekommer. Den nyklækkede larve søger ind i myrerederne og lever fra start udelukkende af myrelarver, som den griber med benene, trækker ind under sit beskyttende skjold for derefter at udsuge. Larven er oval med hvælvet ryg, og underkanten af larvens skjold er besat med talrige små kølleformede fremspring. Denne rand kan larven presse fast ned mod underlaget og derved beskytte sig mod myrernes angreb (Johnson & Valentine, 1986).

Larven er som nævnt den eneste undersøgte lycanidelarve, der mangler PCO'er. Yderligere har den hverken DNO eller TO'er. Helt i overensstemmelse med, at larven ingen myrmecofile organer har, bryder myrerne sig ikke om larven. Larven trænger ind i myrernes bo, skønt myrerne angriber den flittigt. Myrerne, der regnes for at være meget aggressive, kan ikke skade larven, da den er beskyttet af sit tykke læderagtige skjold.

I myreboet æder larven løs af myrernes yngel, og til slut forpupper larven sig inde i den beskyttende larvehud. Den voksne sommerfugl er ved klækningen helt dækket af løstsiddende skæl. Myrer, der forsøger at bide sommerfuglen, får derfor kun fat i disse skæl, og sommerfuglen kan uskadt forlade myreboet (Cottrell, 1984).

Larver der fodres af myrer

Inden for slægterne *Maculinea*, *Euliphyra* og *Spindasis* vides nogle larver at tigge, modtage, og leve af opgylpet føde fra myrer.

Larverne af *Maculinea alcon* og *Maculinea rebeli* tigger mad hos deres værtsmyrer, eller æder insektkød som myrerne bringer ind, uden i særlig grad at efterstræbe værtsmyrernes larver, som *Maculinea arion*'s larver gør. Dette er årsagen til, at en myrerede af en given størrelse kan opfostre op til seks gange så mange *alcon* og *rebeli* larver som *arion* larver. Jeg behandler her *M. rebeli* som en selvstændig art, fordi Thomas & Elmes (1987) har vist, at *M. rebeli* og *M. alcon* benytter forskellige værtsmyrearter inden for underfamilien Myrmicinae. Dette betragtes som et vægtigt indicium på at begge er gode arter.

En anden forskel mellem *alcon/rebeli* og *arion* er, at mens *arion*'s spæde larve forlader ægget fra toppen, klækker *alcon*'s larve fra bunden af ægget og borer sig direkte ind i foderplantens (Ensian) blade. Årsagen til, at *alcon*'s larve klækker fra bunden af ægget, er ifølge Thomas et al. (1991), at æggets øverste del er ekstremt tykshallet. Denne specialisering skyldes nok, at *alcon* lægger sine æg meget tæt og frit tilgængeligt på foderplanten, hvor æggene og de spæde larver i særlig grad er udsat for rovdyr og parasitter.

Arion's æg lægges skjult i timianblomster, og væsentligt mere spredt end *alcon*'s. Ydermere er *arion*'s larver kannibalistiske i første larvestadium, i modsætning til *alcon*'s og *rebeli*'s larver. En rimelig forklaring på *arion*-larvernes kannibalistiske adfærd kan være, at langt de fleste myreboer er så små, at de kun er i stand til at brødføde en enkelt *arion*-larve. To *arion*-larver, som kommer fra samme timianblomst, vil begge uvægerligt blive adopteret af det myrebo, der har timianplanten liggende inden for sit fourageringsområde.

Efter adoptionen vartes *rebeli*'s og *alcon*'s larver konstant op af deres værtsmyrer. Værtsmyrerne slikker larverne, som tilsyneladende gennem huden afgiver et sekret, myrerne sætter pris på. Hvis larverne ikke bliver slikket af myrerne, får de et vådt udseende, hvorefter larverne bliver angrebet af svampeinfektioner og dør. I modsætning til dette, overlades *Maculinea arion*'s larver til sig selv efter adoptionen.

M. rebeli's larver adopteres næsten udelukkende af myrearten *Myrmica schencki*, og det ser ud til at gælde i hele artens udbredelsesområde. I modsætning til dette ser det ud til, at *M. alcon* har forskellige *Myrmica*-værter i forskellige geografiske områder. Elmes et al. (1994) undersøgte *alcon*-populationer i Sverige, Holland og Spanien. Denne undersøgelse viste, at *alcon*-larver i Sverige bliver opfostret af *M. rubra*, i Holland af *M. ruginodis* og i Spanien af *M. scabrinodis*. Forfatterne mener, at *alcon*'s forskellige myreværter retfærdiggør mindst en underarts status for populationerne i Sverige, Holland og Spanien. Muligvis kan de forskellige populationer regnes for „gode“ arter.

Ydermere mistænker forfatterne Jylland for muligvis at kunne huse både *rebeli* og *alcon*. Dette er ikke blevet undersøgt, og så vidt jeg ved, kender man end ikke myreværten for *alcon/rebeli* i Jylland. Kaaber (1964) undersøgte imagines af *alcon* fra Jylland, og ifølge hans undersøgelser fandtes regionale variationer, der lignede henholdsvis *alcon* og *rebeli*. Der er derfor her chance for at finde en ny dansk dagsommerfugleart, for ikke at tale om at der i Jylland kan findes flere underarter af *alcon* (både den fra Sverige og den fra Holland). At kende myreværten vil også have stor betydning for eventuelle fremtidige bestræbelser for at bevare *alcon/rebeli* i Danmark, idet de forskellige myrearter stiller forskellige krav til biotopen.

Larver der lever af bladlus eller skjoldlus

For en del lycaenide-slægter opgives det, at larverne æder bladlus, mellus eller skjoldlus. Det gælder blandt andre *Aslauga*, *Miletus*, *Allotinus*, *Megalopalpus*, *Taraka*, *Spalgis*, *Feniseca* og *Lachnocnema*. Desværre findes der ingen repræsentanter fra disse slægter i Europa.

Larverne af de omtalte slægter har oftest hverken DNO eller TO'er, og myrer reagerer forskelligt over for de enkelte arters larver. Larverne kan dog ikke undgå at komme i kontakt med myrer, idet næsten alle planteluskolonier holdes som en slags malkekøer af forskellige myrearter. Larverne har derfor fundet på forskellige fiduser for at undgå fjendtligheder fra myrernes side.

Hos *Aslauga* er larverne beskyttet mod myrerne ved hjælp af et skjold; myrerne ignorerer eller er halvaggressive over for larver af denne slægt.

Myrerne er mere interesserede i larverne af *Miletus*. Der findes nogle arter inden for slægten, hvor larverne kort før forpupningen bliver meget attraktive for myrerne. Larverne forpupper sig i små ly, der er lavet af myrerne, og pupperne passes i nogen grad af myrerne.

Hos *Spalgis* udsuger larverne skjoldlus (coccider) og dækker deres egen krop med en voksagtig substans, hvori huderne fra udsugede lus sidder fast. Iklædt denne forklædning bliver larven ignoreret af myrerne; fjernes det voksagtige lag med gamle lusehuder, angribes og dræbes larven af myrerne.

Over for larverne af *Feniseca* er myrerne aggressive. Larver spinder derfor et lille silkehus/tunnel i bladlusekolonien („woolly aphids“), fra hvilket de går på rov blandt bladlusene.

For *Lachnocnema*'s vedkommende er nogle af de små myrearter ligeglade med larverne. Nogle større myrearter fodres af larverne med opgyldet føde; i gentjeneste tager myrerne sig af larven, og flytter ofte larverne fra sted til sted.

Larver der lever af alger, laver og svampe

Inden for gruppen *Liptenini* lever larverne af alger, lav og svampebelægninger på bark eller sten. Larverne skraber belægningerne af og æder dem. Larverne adskiller sig yderligere fra andre lycaeniders larver ved at være meget behårede. Denne behåring tjener tilsyneladende som forsvar mod myrer, idet myrerne ikke er istand til at komme i kontakt med larvernes krop, fordi de lange stive hår er i vejen. Dog ser det ikke ud til, at hårene er i stand til at beskytte larverne mod alle myrer. Cottrell nævner således en art med en ret korthåret larve, der lever på træstammer. Her var hårene istand til at holde en lille myreart borte, men da træstammerne blev erobret af en større myreart, blev disse larver elimineret.

Evolutionære aspekter af de specielle ernæringsformer

Det, at lycaenidernes larver lever af så vidt forskellige fødeemner, fra planter til bladlus og myrelarver, søger mange at sammenknytte med tilstedeværelsen af myrmecofili.

Ifølge Hölldobler & Wilson er det fastslået, at lycaenidelarver, der opvartes af myrer, har et videre spektrum af foderplanter, end lycaenidelarver der ikke opvartes af myrer.

En nærliggende forklaring kunne være, at de voksne sommerfugles hunner ved æglægningen primært har koncentreret sig om at finde de rette myrearter, fremfor at finde den rette foderplante. Dette vil føre til, at larverne er nødsaget til at være mindre kræsne med hensyn til foderplantevalg.

De evolutionære omkostninger ved at kunne tolerere mange foderplanter er, dels at

der skal udvikles flere enzymer til at afgifte eventuelle plante-“kampstoffer“, dels at kunne klare sig med føde der indeholder en mindre mængde næringsstoffer. En ringere mængde næringsstoffer i føden vil betyde længere udviklingstid for larverne. Denne længere udviklingstid kan ifølge Cottrell muligvis ses hos nogle få arter. Ser man helt bort fra myrer, er det jo også i sig selv en fordel at kunne klare sig med flere værtsplanter.

For at afgøre, om teorien holder stik, må man først konstatere, om de pågældende arters hunner lader sig lede primært af plantekendetegn, eller af hvilke myrer der findes på stedet, når de bestemmer hvor æggene skal lægges.

Denne teori kunne forklare, hvorfor en del lycaenidelarver lever på planter af misteltenfamilien, idet disse planter vokser på mange forskellige værtstræarter. Planter af misteltenfamilien er derfor tilgængelige sammen med den rette myreart meget hyppigere, end en enkelt træart kombineret med den rette myreart vil være. Skønt teorien således kan forklare nogle enkelttilfælde hos lycaenider, hvis livscyklus er afhængig af een bestemt myreart, er den ikke istand til at forklare fødeemnevalget hos det store flertal af Lycaenidae, hvis larver ikke er afhængige af een enkelt myreart, men accepteres/beskyttes af mange forskellige myrearter.

Evolution af kødædende larver

Når det gælder de kødædende lycaenidelarver, er de fleste forfattere ifølge Cottrell enige om at dele kødæderne op i mindst to udviklingslinier. De der lever af myrelarver, og de der lever af plantelus.

Plantelus-ædere

Udviklingslinien, der har slået sig på plantelus, kan ifølge Cottrell tænkes opstået på to måder:

- 1) Adfærden kan tænkes at stamme fra lycaeniders forkærlighed for de kvælstofrige dele af foderplanterne, idet disse meget ofte også er de foretrukne levesteder for plantelus.
- 2) Adfærden kan stamme fra de voksne sommerfugles interesse for den honningdug plantelusene udskiller, og som sommerfuglene udnytter som fødekilde.

I begge tilfælde er skiftet til at blive kødædere tilsyneladende sket hos larver, der var ret dårligt tilpasset myrer, da stort set alle plantelusædende larver hverken har DNO eller TO'er, men kun PCO'er.

Under alle omstændigheder kunne det være interessant at vide, om de voksne hunner hos bladlusædende arter benytter plantelus eller myrer som kendetegn, når de beslutter, hvor æggene skal lægges. På nuværende tidspunkt ser det ud til, at de fleste slægter retter sig efter tilstedeværelsen af plantelus, idet nogle slægter har specialiseret sig på bestemte plantelusarter, mens deres larver generelt er uafhængige af, hvilke myrearter der findes på levestedet.

Myrelarve-ædere

Slægterne *Lepidochrysops* og *Maculinea*, der har slået sig på myrelarver som fødekilde, adskiller sig primært fra de bladlusædende slægter ved: 1) I de første larvestadier at leve af planteføde. 2) At have DNO.

Desuden adopteres de unge larver af myrerne som følge af, at de er istand til at efterligne myreyngel-pheromoner og ikke fordi de efterligner bladlus.

Udviklingen af en diæt, der først består af planteføde og senere af myreyngel, skyldes

ifølge de fleste forfattere en forudgående afhængighed hos larverne af myrer, kombineret med en tendens til kannibalisme. Cottrell vender sig mod kannibalisme som en del af forklaringen, fordi eksempelvis sultende *arion*-larver i tredje larvestadium, hvor de adopteres, ikke er kannibalistiske, hverken før eller efter adoptionen. Tendensen til kannibalisme findes kun hos *arion*-larver i første larvestadium, og hos den meget nært beslægtede *alcon* er larverne end ikke kannibalistiske i første larvestadium.

Evnen til at leve af myreyngel ser ifølge Cottrell ud til at være opstået uafhængigt af hinanden hos slægterne *Lepidochrysops* og *Maculinea*. Dette begrundes Cottrell med, at i den opstillede klassifikation for Lycaenidae er de to slægter nærmere beslægtet med andre rent planteædende slægter, end de er med hinanden. Både *Maculinea* arterne og arterne inden for slægten *Lepidochrysops* har DNO, men mangler TO'er, hvor nogle af deres nære slægtninge har begge disse organer. For både *Lepidochrysops* og *Maculinea* gælder det, at de kort efter adoptionen ophører med at udskille sekret fra deres DNO.

Slægten *Cigaritis* adskiller sig fra *Maculinea* og *Lepidochrysops* ved muligvis at adopteres allerede i første larvestadium, at have TO'er, samt at DNO'et er funktionelt gennem alle larvestadier.

Det virker rimeligt at antage, at den myrelarve-ædende *Liphyra brassolis* tilhører en helt tredje udviklingslinie, idet denne art hverken har myrmecofile organer eller adopteres af sin værtsmyre. I stedet har den udviklet et passivt forsvar bestående i et hårdt skjold, der beskytter både larve og puppe.

Pierce (1995) har også set nærmere på evolutionen af kødædende sommerfuglelarver. Hos de sommerfuglearter, hvis livshistorie man kender, er 99% af arternes larver planteædere. Der er således meget få kødædende sommerfuglelarver, når der sammenlignes med andre holometabole insektgrupper som Coleoptera, Hymenoptera og Diptera. Det vides med sikkerhed, at de tidligste sommerfuglearters larver åd mosser, delvist nedbrudt organisk stof og/eller planter; derfor må kødæderi hos sommerfuglelarver være en nyudvikling.

Hos natsommerfuglene kendes 130 arter med kødædende larver, heraf er kun 9 arter (7%) myreædere. Hos Lycaenidae findes 81 sikkert kødædende arter, heraf er 55 arter (68%) myreædere, og 34 (42%) arter er plantelusædere. Da nogle arters larver æder både plantelus og myrelarver, når den samlede procentsats over 100.

Pierce understreger, at følgende betragtninger over evolutionen af kødædende sommerfuglelarver kun er antagelser, idet fylogenerne på nuværende tidspunkt er dårlige eller inkomplette. Kun to ting forekommer sikkert: At kødæderi hos sommerfuglelarver er opstået flere/mange gange uafhængigt af hinanden, samt at kødæderi må være en nyudvikling.

At kødæderi er opstået mange gange hos sommerfugle må skyldes to ting. Dels at kødæderi er et favorabelt/attraktivt livshistorietræk, og dels at fysiologiske, adfærdsmæssige og økologiske hindringer i at gå fra planteæderi til kødæderi let kan overvindes.

På trods af dette ser evolutionshastigheden hos kødædende arter ikke ud til at være hurtigere, men snarere langsommere, end hos planteædende arter. En årsag til dette kan være, at kødæderi ligger et trofisk niveau højere end planteæderi. Derfor er ressourcerne sværere tilgængelige og færre for kødædere end for planteædere. Ydermere ser det ud til, at kødæderi er evolutionært ustabil: Der findes således talrige slægter, hvor én eller få arters larver æder kød, mens resten forbliver planteædere.

Pierce benytter *Maculinea*-arterne som eksempel på, at kødæderi er evolutionært ustabil. *Maculinea*-arternes livshistorier er meget komplicerede. Der er derfor flere ting, der kan gå galt, når disses livshistorier sammenlignes med planteædende arters livshistorier. Pierce anfører, at Thomas & Elmes mener, at *arion*'s livshistorie er primitiv (gammel) sammenlignet med livshistorien hos *alcon/rebeli* (nyudvikling). Dette er et tegn på, at *arion*'s livshistorie er ustabil, så ustabil at den let erstattes med en ligeså kompliceret livs-

historie (*alcon/rebeli*). Ydermere opstår *Maculinea*-arternes livshistorier ikke ved en erstatning, men ved et tillæg af yderligere et trofisk niveau (kødæderi), idet planteæderi bibeholdes i de tidlige larvestadier.

Pierce (1995) konstaterer, at sommerfuglelarver er dårlige rovdyr, da de er langsomme. Dette resulterer i to strategier. Enten snyder larverne myrer, således at de adopteres og derved bringes ind til byttedyrene, eller også lægger sommerfuglene æg på planter, hvor byttedyrene findes. Begge strategier er planteafhængige, idet de tidlige larvestadier enten er planteædende, eller også skal planten koloniseres af byttedyrene. Dette gør livshistorierne hos kødædende sommerfuglearter mere komplekse end planteædernes, og derfor mere sårbare.

Slutbemærkninger

De mærkværdige ernæringsformer der her er nævnt, findes ikke inden for en enkelt udviklingslinie, men er ifølge Cottrell fordelt over mindst otte forskellige udviklingslinier inden for Lycaenidae (– Riodininae). Inden for Riodininae har DeVries fundet flere kødædende arter. På baggrund heraf mener man, at kødæderi er opstået mindst to gange uafhængig af hinanden. Dette understøttes af, at de kødædende larver kan være udstyret med, eller mangle, mange af de myrmecofile organer.

Det er en væsentlig begrænsning for forståelsen af de evolutionære mekanismer, der ligger til grund for udviklingen af de usædvanlige ernæringstyper hos Lycaenidae, at familiens fylogeni endnu er så ufuldstændigt kendt. Kunne de nævnte typers forekomst „kortlægges“ på et velfunderet stamtræ („cladogram“) for disse sommerfugle, kunne de biologiske observationer falde på plads i en sammenhængende historie. Få sommerfuglefamilier vil være mere lønnende studieobjekter for fylogenetiske systematikere end netop Lycaenidae.

Tak

Forfatteren takker professor R.L. Kitching (Griffith University, Queensland, Australien) for lån af originale negativer til scanningbillederne Fig. 4 og 7. Yderligere takkes Niels Peder Kristensen for værdifulde kommentarer til manuskriptet.

Litteratur

- Baylis, M. & N.E. Pierce, 1991. The effect of host-plant quality on the survival of larvae and oviposition by adults of an ant-tended lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*. – *Ecological Entomology* 16: 1-9.
- Cottrell, C.B., 1984. Aphytophagy in butterflies; its relationship to myrmecophily. – *Zoological Journal of the Linnean Society* 79: 1-57.
- 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.
- Elmes, G.W., J.A. Thomas & J.C. Wardlaw, 1991. Larvae of *Maculinea rebeli*, a large-blue butterfly, and their *Myrmica* host ants: wild adoption and behaviour in ant-nests. – *Journal of Zoology, London* 223: 447-460.
- Elmes, G.W., J.A. Thomas, O. Hammerstedt, M.L. Manguira, J. Martin & J.G. van der Made, 1994. Differences in host-ant specificity between Spanish, Dutch and Swedish populations of the endangered butterfly *Maculinea alcon* (Denis et Schiff.) (Lepidoptera). – *Memorabilia Zoologica* 48: 55-68.
- Fiedler, K., 1988. The preimaginal epidermal organs of *Lycaena tityrus* (Poda, 1761) and *Polyommatus coridon* (Poda, 1761) (Lepidoptera: Lycaenidae) – a comparison. – *Nota Lepidopterologica* 11: 100-116.
- 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. In SEL VIII European Congress of Lepidopterology, Helsinki April 19-23, 1992. p. 10.
- Henning, S.L., 1983. Chemical communication between lycaenid larvae (Lepidoptera: Lycaenidae) and ants (Hymenoptera: Formicidae). – *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 46: 341-366.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson, 1990. *The ants*. Springer-Verlag, Berlin. 732 pp.
- Johnson, S.J. & P.S. Valentine, 1986. Observations on *Liphya brassolis* Westwood (Lepidoptera: Lycaenidae) in North Queensland. – *Australian entomological Magazine* 13: 22-26.
- Kaaber, S., 1964. Studies on *Maculinea alcon* (Schiff.)-*rebeli* (Hir.) (Lep. Lycaenidae) with reference to the taxonomy, distribution, and phylogeny of the group. – *Entomologiske Meddelelser* 32: 277-319.
- Kitching, R.L. & B. Luke, 1985. Myrmecophilous organs of the larvae of some British Lycaenidae (Lepidoptera): a comparative study. – *Journal of Natural History* 19: 259-276.
- Malicky, H., 1969. Versuch einer Analyse der ökologischen Beziehungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formiciden (Hymenoptera). – *Tijdschrift voor Entomologie* 112: 213-298.
- 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.
- Pierce, N.E., 1985. Lycaenid butterflies and ants: selection for nitrogen-fixing and other protein-rich foodplants. – *American Naturalist* 125: 888-895.
- Pierce, N.E., 1995. Predatory and parasitic Lepidoptera: carnivores living on plants. – *Journal of the Lepidopterist's Society* 49: 412-453.
- Sanetra, M. & K. Fiedler, 1995. Behaviour and morphology of an aphytophagous lycaenid caterpillar: *Cigaritis (Apharitis) acamas* Klug, 1834 (Lycaenidae). – *Nota Lepidopterologica* 18: 57-76.
- Stehr, F.W. (red.), 1987. *Immature insects*. 1. Kendall/Hunt, Dubuque. 754 pp.
- Thomas, J.A. & G.W. Elmes, 1987. Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. – *Oecologia* 79: 452-457.
- Thomas, J.A., M.L. Munguira, J. Martin & G.W. Elmes, 1991. Basal hatching by *Maculinea* butterfly eggs: a consequence of advanced myrmecophily? – *Biological Journal of the Linnean Society* 44: 175-184.