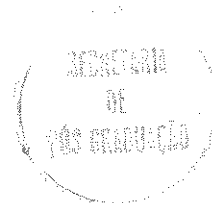


Este exemplar corresponde à redação final da
tese defendida pelo candidato PAULO CÉSAR MOTTA e
aprovada pela comissão julgadora.

Campinas, 5/xii/89 *Keith S. Brown Jr.*



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

ANÁLISE FILOGENÉTICA DE ITHOMIINAE (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE)
COM BASE NOS OVOS: RELAÇÃO COM PLANTAS HOSPEDEIRAS.

Paulo César Motta

ORIENTADOR: Prof. Dr. Keith S. Brown Jr.

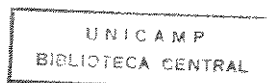
DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO INSTITUTO DE BIOLOGIA DA
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS, COMO REQUISITO
PARCIAL PARA A OBTENÇÃO DO GRAU DE MESTRE EM CIÊNCIAS
BIOLÓGICAS, ÁREA DE ECOLOGIA

CAMPINAS - SÃO PAULO

1989

M858a

11667/BC



À Cláudia, pelos momentos de reflexão
pelo muito que aprendemos juntos

AGRADECIMENTOS

A Cláudia, minha esposa, que foi fundamental pelo apoio emocional, estrutural e intelectual. Participou das diversas fases e me suportou nas crises.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Keith S. Brown Jr., que, com agradável convívio, apoiou, estimulou e corrigiu o rumo deste projeto.

Aos professores Ângelo Pires do Prado e Arício Xavier Linhares, do Depto. de Parasitologia, que, no estágio inicial deste trabalho, forneceram a metodologia de fixação e conservação de larvas, e facilitaram o acesso aos laboratórios (reagentes, microscópio, lupa, câmara clara e ocular milimétrica).

Aos professores Mohamed Habib e Woodruff W. Benson, que possibilitaram o uso dos microscópios de seus laboratórios; Prafulbala Patel, que emprestou a ocular milimétrica e Carlos Fernando Andrade, que emprestou o tambor de revelação de filmes. Ao Prof. George Sheppard, do Depto. de Botânica, que incentivou e emprestou o ouro na fase preliminar de microscopia eletrônica. Ao Prof. Renato M. E. Sabatini (Núcleo de Informática Biomédica) pela convivência e incentivo.

Na análise no microscópio eletrônico de varredura, a Prof. Ana Maria Nazar permitiu o uso do equipamento do Depto. de Engenharia Mecânica (Faculdade de Engenharia de Campinas). Outro equipamento utilizado foi o do Depto. de Físico-Química (Instituto de Química). As Profas. Mary Anne Heidi Dolder e Maria Alice da Cruz-Höfling permitiram o acesso às facilidades do Centro de Microscopia Eletrônica do Instituto de Biologia. Carlos Alberto Leite e Rita Helena Buso Jacon foram fundamentais no ensino do uso do microscópio eletrônico, preparação e metalização do material e base teórico-prática dos equipamentos. Rita facilitou o acesso e operou o equipamento da Eng. Mecânica. Carlos Alberto ensinou a operar o microscópio eletrônico do Inst. de Química. Maria Tereza de Paula revelou e ampliou as fotografias. Pedro Jimenez Gomez e Leonilda A. C. Jimenez, do Centro de Comunicação, fotografaram as pranchas. A paciência, boa vontade e simpatia destas pessoas tornaram as tarefas mais amenas, e agradeço não só pelo apoio técnico e incentivo, mas muito mais pelo convívio.

À CAPES e UNICAMP (Monitoria II), que forneceram bolsas de estudo, e ao FAP (Fundo de Apoio à Pesquisa - UNICAMP), que liberou verba para a compra de material fotográfico, ouro para revestir o material e filamentos de tungstênio para os microscópios eletrônicos de varredura.

Aos membros da pré-banca, Profs. Ângelo P. do Prado, Arício X. Linhares, Sérgio F. Reis e João Vasconcellos-Neto, que sugeriram e criticaram a versão preliminar. Ao colega Márcio Zikán Cardoso, que também ajudou na correção parcial do texto.

Aos colegas José Roberto Trigo, Márcio Zikán Cardoso e Lenice Medeiros, que colaboraram de diversas maneiras na coleta de material nas matas de Campinas, Serra do Japi e Estação Experimental Campininha. Ronaldo B. Francini e Felipe A. Ponce de León da Costa, que colaboraram nas coletas em Santos e Juiz de Fora, respectivamente, não só auxiliando no campo como também fornecendo infra-estrutura. André V. Lucci Freitas, que forneceu material de três espécies da região de Santos. Aos Profs. Hermógenes Leitão, João Semir e João Vasconcellos-Neto, que identificaram algumas plantas.

À minha mãe e meus irmãos, pelo carinho e apoio emocional.

Aos amigos de copo e de cruz: Zé Roberto, Evandro, Marquinhos, Márcio, Martinho, Paulinho, Sérgio, Xuxu, Jáder, Alex R., Zé Sabino, Mauricio, Sandro, Mauro, Cica, Mari, Dulce, Ana, Verinha, Fu, Su, Cecília, Rosebel, Cris S., Ronaldo B., Cris E., Waltinho, Leníssima, Dirce, Malú City, Carmem, Roseli, Clésio, Wagner e Jairo.

ÍNDICE

I - INTRODUÇÃO

1 - Estudos com Ithomiinae -----	1
2 - Biossistemática de Ithomiinae -----	2
3 - Filogenia das borboletas -----	3
4 - Filogenia da família Nymphalidae -----	4
5 - Princípios filogenéticos -----	7
6 - Estudos com ovos de Lepidoptera -----	12
7 - Objetivos -----	14

II - MATERIAL E MÉTODOS

1 - Espécies estudadas -----	16
2 - Locais de coleta -----	19
3 - Coleta do material -----	19
4 - Conservação do material -----	22
5 - Experimentos de alimentação -----	23
6 - Análise na lupa ou no microscópio óptico -----	24
7 - Análise no microscópio eletrônico de varredura (MEV)	25
8 - Levantamento dos caracteres e de seus estados -----	25
9 - Critérios para avaliação da polaridade dos caracteres: comparação com o grupo externo (Danainae) --	28

9.1 - Relações filogenéticas no grupo externo -----	28
9.2 - Avaliação da polaridade -----	33
9.3 - Comparação com ovos de outras espécies de Lepidoptera -----	35
10 - Algoritmos de análise cladística baseados no prin- cípio da parcimônia -----	36
11 - Softwares utilizados -----	40
12 - Conjuntos de dados utilizados -----	42

III - RESULTADOS E DISCUSSÃO

1 - Morfologia geral do ovo de Ithomiinae e análise da polaridade	
1.1 - Forma e tamanho -----	44
1.2 - Número de nervuras -----	58
1.3 - Escultura coriônica	
1.3.1 - Padrão de células e nervuras -----	64
1.3.2 - Formato e tamanho relativo das células ---	81
1.3.3 - Nervuras -----	83
1.3.4 - Disco celular -----	86
1.3.5 - Aerópilos -----	90
1.3.6 - Topo do ovo - Região micropilar -----	91
1.3.7 - Base do ovo -----	98
1.4 - Lista de caracteres -----	98

2 - Relações filogenéticas em Ithomiinae	
2.1 - Baseadas em caracteres do ovo -----	105
2.2 - Utilizando outros conjuntos de dados -----	120
2.2.1 - Matriz KBPCM -----	120
2.2.2 - Matriz KB1 -----	126
2.2.3 - Matriz KB2 -----	134
2.2.4 - Matriz KB3 -----	134
2.3 - Análise geral -----	139
3 - Experimentos de alimentação -----	142
4 - Relações filogenéticas em Solanaceae	
4.1 - A família Solanaceae -----	148
4.2 - Considerações filogenéticas -----	153
5 - Colonização x coevolução -----	156
IV - CONCLUSÕES -----	168
V - RESUMO -----	172
VI - ABSTRACT -----	174
VII - BIBLIOGRAFIA -----	176
VIII - APÊNDICE -----	193

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Relações filogenéticas entre as borboletas (resumida), segundo Scott (1985). -----	6
Fig. 2. Relações filogenéticas em Nymphalidae, segundo Scott (1985). -----	6
Fig. 3. Indivíduos adultos das espécies estudadas, com o nome, sexo (M/F) e o local de coleta. -----	18
Fig. 4. Mapa dos locais de coleta. -----	21
Fig. 5. Relações filogenéticas em Danainae, de acordo com Ackery & Vane-Wright (1984) e Kitching (1985). -----	31
Fig. 6. Posição de <u>Tellervo</u> . -----	32
Fig. 7. Algoritmo para designar o estado ancestral, segundo Maddison <u>et al.</u> (1984). -----	34
Fig. 8. Princípio da parcimônia. -----	37
Fig. 9. Termos utilizados na descrição do formato geral do ovo. -----	45

Fig. 10. Principais formatos de ovos em Ithomiinae e no grupo externo. -----	46
Fig. 11. Os dois tipos básicos de ovos em Lepidoptera. (a) achatado, (b) vertical. -----	48
Fig. 12. Relações filogenéticas das borboletas (segundo Scott, 1985) com os principais formatos de ovos (segundo Scott, 1986). -----	49
Fig. 13. Determinação do estado ancestral, razão altura/diâmetro. -----	53
Fig. 14. Hipóteses para as séries de transformação para a razão altura/diâmetro. -----	54
Fig. 15. Número médio de nervuras longitudinais e transversais nos gêneros de Danainae. -----	59
Fig. 16. Polaridades dos estados das nervuras longitudinais (L) e transversais (T). -----	60
Fig. 17. Método para designar o estado ancestral. -----	62

Fig. 18. Avaliação da polaridade do número de nervuras longi- tudinais (L) e transversais (T). -----	62
Fig. 19. Avaliação da polaridade do número de nervuras longi- tudinais (L) e transversais (T). Invertendo as posições de <u>Euploea/Idea</u> com <u>Anetia/Lycorea</u> . -----	63
Fig. 20. Padrão de ovo tipo "A". -----	66
Fig. 21. Padrão de ovo tipo "A" e "B". -----	67
Fig. 22. Padrão de ovo tipo "B" e "C". -----	68
Fig. 23. Padrão de ovo tipo "C" e misto de "B" e "C". -----	69
Fig. 24. Avaliação da polaridade dos padrões "A" e "B". O nodo do grupo externo possui decisão ambígua. -----	70
Fig. 25. Avaliação da polaridade dos padrões "A" e "B". Con- siderar o nodo do grupo externo como "A" requer dois passos. -----	71
Fig. 26. Avaliação da polaridade dos padrões "A" e "B". Desig- nar "B" para o nodo do grupo externo requer um passo. ---	72

Fig. 27. Avaliação da polaridade dos padrões "A" e "B". Alterando as posições Eup/Idea com Ane/Lyc torna a decisão inequívoca para "B". -----	73
Fig. 28. Ovos de outros grupos. -----	79
Fig. 29. Ovos de outros grupos (continuação). -----	80
Fig. 30. Relação entre a parede transversal e a longitudinal das células da porção mediana. -----	82
Fig. 31. Padrão de células, de nervuras e do disco celular.-	84
Fig. 32. Padrão do disco celular. -----	85
Fig. 33. Disco celular: placas de secreção, sulcos, deposições e desenhos. -----	88
Fig. 34. Padrão do córion e aerópilos de outros lepidópteros. -----	89
Fig. 35. Região micropilar ou "annulus". -----	93
Fig. 36. Região micropilar ou "annulus" (continuação). -----	94

Fig. 37. Região micropilar de outros lepidópteros. -----	96
Fig. 38. Região micropilar de outros lepidópteros e base do ovo em Ithomiinae. -----	97
Fig. 39. Árvore filogenética (matriz PCM, consenso do PAUP). -----	108
Fig. 40. Matriz PCM, análise do PAUP, árvore de consenso (CLOSEST e ASIS). -----	111
Fig. 41. Matriz PCM, análise do PAUP, árvore de consenso (SIMPLE e ROOTLESS). -----	112
Fig. 42. Matriz PCM, análise do Hennig86, uma das 31 árvo- res. -----	113
Fig. 43. Matriz PCM, análise do Hennig86, outra das 31 árvo- res. -----	114
Fig. 44. Matriz PCM, análise do Hennig86, árvore de consen- so. -----	115
Fig. 45. Matriz PCM, análise de agrupamento, método UPGMA. -	119

Fig. 46. Matriz KBPCM, análise do PAUP, árvore de consenso geral. -----	123
Fig. 47. Matriz KBPCM, análise do Hennig86, árvore de consenso, comando mh*. -----	124
Fig. 48. Matriz KBPCM, análise do Hennig86, árvore de consenso, comando bb*. -----	125
Fig. 49. Matriz KB1, análise do PAUP, árvore de consenso. --	129
Fig. 50. Matriz KB1, análise do Hennig86, árvore de consenso (8 árvores de mh*). -----	131
Fig. 51. Matriz KB1, análise do Hennig86, árvore de consenso (177 árvores de bb*). -----	132
Fig. 52. Matriz KB1, análise do Hennig86, uma das 8 árvores geradas pelo comando mh*. -----	133
Fig. 53. Matriz KB2, análise do PAUP, árvore de consenso. --	136
Fig. 54. Matriz KB2, análise do Hennig86, árvore de consenso. -----	137

Fig. 55. Matriz KB3, análise do PAUP, árvore de consenso. --	138
Fig. 56. Possíveis relações filogenéticas dos principais gê- neros de Solanaceae utilizados por Ithomiinae. -----	155
Fig. 57. Comparação das filogenias de Ithomiinae e de Solanaceae -----	159
Fig. 58. Comparação das filogenias de Ithomiinae e de Solanaceae, o diagrama de Solanaceae está invertido. ----	160
Fig. 59. Comparação das filogenias simplificadas de Ithomiinae e de Solanaceae. -----	161
Fig. 60. Relações filogenéticas simplificadas de Ithomiinae, com os compostos químicos da Tabela 21. -----	165

ÍNDICE DE TABELAS

Tab. 1. Locais de coleta. -----	20
Tab. 2. Lista dos caracteres utilizados (resumida). -----	27
Tab. 3. Códigos dos gêneros do grupo externo. -----	30
Tab. 4. Matrizes utilizadas. -----	43
Tab. 5. Razão entre altura e diâmetro de algumas espécies de Danainae e de <u>Tellervo</u> . -----	51
Tab. 6. Razão entre altura e diâmetro de outras espécies de Ithomiinae. Dados obtidos da literatura. -----	56
Tab. 7. Dados quantitativos das espécies estudadas. -----	57
Tab. 8. Tribos e espécies (exceto <u>Tellervo</u>), com os respec- tivos códigos. -----	106
Tab. 9. Matriz PCM, com 28 <u>taxa</u> e 32 caracteres. -----	107
Tab. 10. Matriz PCM. Combinações de HOLD e ADDSEQ na análise do PAUP. -----	110

Tab. 11. Grupos e subgrupos monofiléticos de Ithomiinae, levando-se em consideração os atributos do ovo. -----	118
Tab. 12. Matriz KBPCM. Combinações de HOLD e ADDSEQ na análise do PAUP. -----	122
Tab. 13. Matriz KB1. 47 <u>taxa</u> e 90 caracteres. -----	127
Tab. 14. Matriz KB1. Combinações de HOLD e ADDSEQ na análise do PAUP. -----	128
Tab. 15. Matriz KB2. Combinações de HOLD e ADDSEQ na análise do PAUP. -----	135
Tab. 16. Possíveis grupamentos monofiléticos nos Ithomiinae estudados. -----	140
Tab. 17. Experimentos de aceitação alimentar realizados. ---	143
Tab. 18. Experimentos de consumo alimentar em <u>Mechanitis</u> <u>polymnia</u> . -----	144
Tab. 19. Conspecto resumido da família Solanaceae (D'Arcy, no prelo). -----	150

Tab. 20. Interações de Ithomiinae com suas plantas hospedei-
ras, extraídas de Drummond & Brown (1987). ----- 157

Tab. 21. Principais compostos químicos tóxicos encontrados
nas plantas de alimentação de Ithomiinae. ----- 164

I - INTRODUÇÃO

1 - Estudos com Ithomiinae

As borboletas adultas da subfamília Ithomiinae são consideradas aposemáticas, e representam modelos impalatáveis nas proposições clássicas dos mimetismos Batesiano e Mulleriano. As larvas alimentam-se de folhas, sendo as Solanaceae a família preponderante de plantas hospedeiras. As exceções conhecidas são os gêneros Tellervo, Elzunia, Tithorea e Aeria que se alimentam de Apocynaceae, e Hyposcada que utiliza Gesneriaceae além de Solanaceae (Gilbert & Ehrlich, 1970; Drummond, 1976; Muyshondt et al., 1976; Haber, 1978; Young, 1978a; Brown, 1985; Drummond & Brown, 1987; J. Mallet, com. pessoal).

Os itomíneos são relativamente abundantes em florestas tropicais úmidas. A altura de vôo da maioria das espécies tornam-nas acessíveis para estudo detalhado no campo (Drummond, 1976). O interesse sobre esta subfamília não é apenas taxonômico. A ecologia, a química e o comportamento também são estudados. Este grupo de borboletas já representou um papel importante no desenvolvimento de muitas teorias ecológicas, entre elas a de coevolução entre insetos e plantas (Brown, 1985; 1987; Drummond, 1986; Brown et al., no prelo).

As Solanaceae são ricas em alcalóides, muitos dos quais são altamente tóxicos, e outros compostos secundários que defendem as plantas de infecção microbial e herbívoros (Brown, 1985;

Evans, 1986; Harborne, 1986; Lavie, 1986; Roddick, 1986; Brown, 1987). A impalatabilidade dos adultos de Ithomiinae sugeria que a planta hospedeira da larva poderia fornecer substâncias de defesa para a borboleta. Assim, seria um caso clássico de coevolução inseto-planta (Brower & Brower, 1964; Ehrlich & Raven, 1965; Drummond, 1976). Acredita-se hoje, entretanto, que os itomíneos derivam nenhum ou poucos compostos da planta hospedeira da larva para a defesa dos adultos contra predadores invertebrados (no caso a aranha Nephila clavipes, Brown, 1985), mas depende de uma substância química encontrada em fontes de alimentação do adulto (Brown, 1985).

O postulado fundamental da coevolução é que, na interação entre espécies, cada espécie influencia a evolução da outra. Esta hipótese pode ser testada através de estudos filogenéticos de associações ecológicas (Mitter & Brooks, 1983), encontrando alguma forma de relação temporal de eventos evolutivos (divergência ou mudança de estado de caráter) entre linhagens supostamente associadas.

2 - Biossistemática de Ithomiinae

A subfamília Ithomiinae é restrita à região Neotropical (Fox, 1940), com exceção do gênero Tellervo, da Oceania. Embora intimamente relacionados e morfologicamente similares, os itomíneos diferem bastante em padrão de venação da asa, comportamento e estratégia reprodutiva (Drummond, 1976). O pincel de pêlos dos

machos e a venação das asas posteriores em ambos os sexos oferecem caracteres suficientes para distinguir os gêneros. Outros caracteres podem ser usados, como venação das asas anteriores, genitália do macho, antenas e pernas (Fox, 1940).

As relações filogenéticas entre os Ithomiinae ainda não estão totalmente esclarecidas, e nem todas as tribos foram definidas e revisadas taxonomicamente. Fox revisou as tribos Tithoreini, Melinaeini, Mechanitini e Napeoginini (Fox, 1940; 1956; 1960; 1961; 1965; 1967; Fox & Real, 1971). Brown (1977) estudou a sistemática e biologia dos Ithomiinae, principalmente das tribos Ithomiini, Oleriini, Dircennini e Godyridini. Brown (1985, 1987) colocou as tribos e os gêneros em suposta ordem evolutiva.

3 - Filogenia das borboletas

As relações filogenéticas entre as diversas famílias de borboletas vem sendo estudadas há várias décadas (Ehrlich, 1958, 1967; Kristensen, 1976; Scott, 1985; Robbins, 1988). A árvore filogenética (ver conceito no item 5) derivada por Scott (1985) foi construída a partir dos caracteres disponíveis na literatura bem como de novos caracteres da larva, da pupa e do comportamento do adulto, usando-se os princípios cladísticos. Esta árvore é o resultado do estudo dos caracteres de todas as famílias e subfamílias de borboletas (superfamílias Papilionoidea e Hesperioidea). As relações obtidas são semelhantes àquelas deduzidas intuitivamente por Ehrlich (1958) e àquelas analisadas feneticamente (Ehr-

lich, 1967). Robbins (1988), utilizando apenas caracteres da pata anterior, estabeleceu relações filogenéticas entre as famílias de borboletas que contradizem as hipóteses de Ehrlich, Kristensen e Scott citadas acima.

A árvore de Scott (1985), que utiliza um maior número de caracteres e de taxa e tem as relações mais bem definidas, está representada na Figura 1 e será assumida como postulado das relações filogenéticas entre as borboletas. As incongruências entre as relações filogenéticas das famílias de borboletas citadas nos estudos acima não interferem no presente trabalho, que trata das relações filogenéticas dentro de uma subfamília de Nymphalidae.

4 - Filogenia da família Nymphalidae

Segundo Scott (1985), alguns caracteres que evoluíram na linha filogenética da família Nymphalidae distingue-a das demais famílias de Papilionoidea (Papilionidae, Pieridae, Libytheidae e Lycaenidae). Nos Nymphalidae, tanto os machos quanto as fêmeas apresentam a pata anterior reduzida (os machos de Libytheidae também possuem patas anteriores pequenas). A larva de Nymphalidae apresenta cerdas extras e estruturas adicionais em alguns grupos. Robbins (1988), por outro lado, considera os Riodinidae, Libytheidae e Nymphalidae um grupo monofilético, com base em duas sinapomorfias da pata anterior do adulto macho: afilamento distal da coxa em um processo abrupto e ausência de um

grupo de sensilla tricoidais na superfície lateral interna, anterior, do trocânter.

Dentro de Nymphalidae (Fig. 2), os Danainae e Ithomiinae devem ter se diferenciado antes das demais subfamílias, e vários traços morfológicos, comportamentais e ecológicos evidenciam a monofilia deste grupo (Ehrlich, 1958; Gilbert & Ehrlich, 1970; Ackery & Vane-Wright, 1984; Ackery, 1987). Scott (1985) sugere que Danainae e Ithomiinae deveriam ser agrupadas em uma única subfamília.

As subfamílias Danainae e Ithomiinae são tradicionalmente associadas principalmente através da base livre da veia 3A da asa anterior, um atributo que é ocasionalmente encontrado em outros poucos gêneros de Nymphalidae (Ackery & Vane-Wright, 1984). Segundo Scott (1985), os adultos destas duas subfamílias compartilham as seguintes características morfológicas no tórax: ausência de anepisternum mesotorácico; saliência acima da contração caudal do meron; hipopteron pequeno; e braços anteriores do tentorium pequenos.

A subfamília Danainae se caracteriza pelas antenas sem escamas, pelo pincel de pêlos abdominais (duplos, revestidos e eversíveis) no macho e pelo pré-tarso da pata anterior da fêmea com 4 segmentos fortemente associados, enquanto Ithomiinae apresenta (geralmente) o pincel de pêlos dorsalmente na asa posterior dos machos. As larvas de Danainae sempre apresentam tubérculos, assim como alguns membros primitivos de Ithomiinae (Ackery & Vane-Wright, 1984).

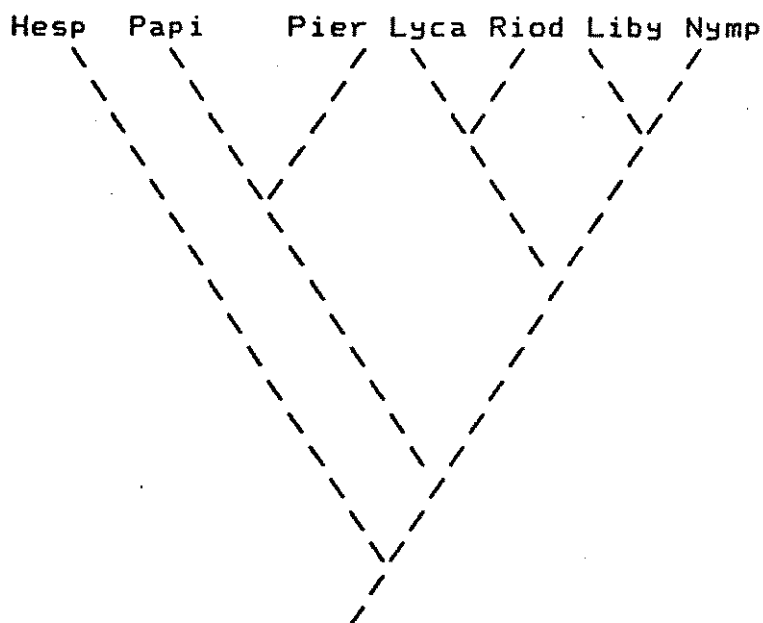


Figura 1. Relações filogenéticas entre as borboletas (resumida). Segundo Scott (1985). Códigos: Hesperioidea, Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Riodininae, Libytheidae, Nymphalidae.

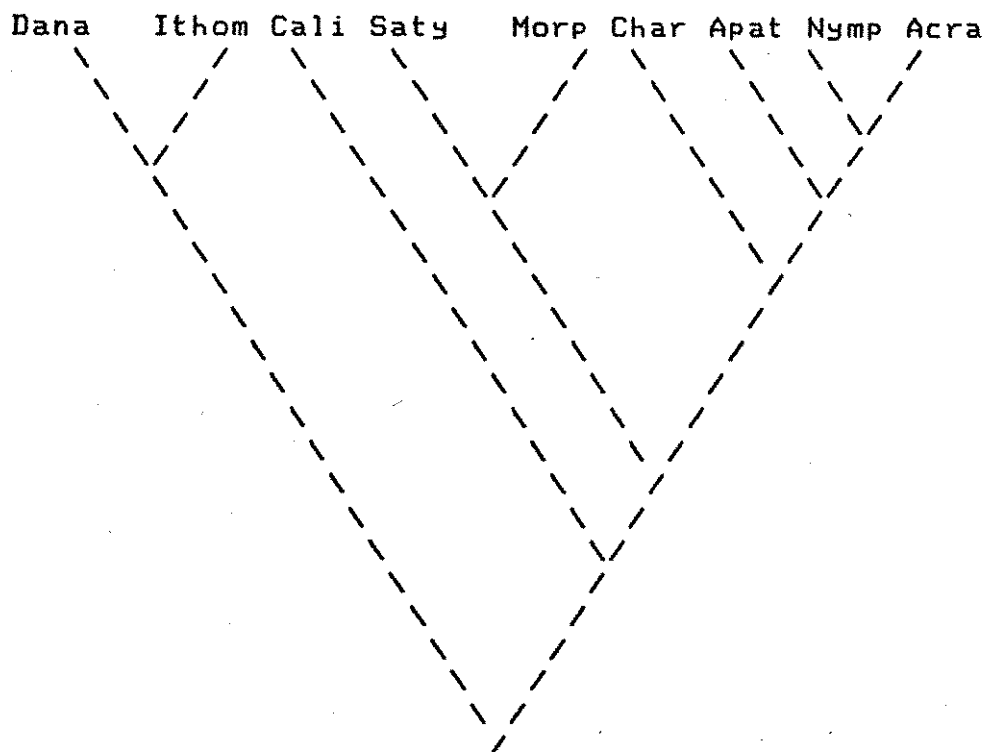


Figura 2. Relações filogenéticas em Nymphalidae, segundo Scott (1985). Subfamílias: Danainae, Ithomiinae, Calinaginae, Satyrinae, Morphinae, Charaxinae, Apaturinae, Nymphalinae e Acraeinae.

As relações entre os gêneros de Danainae foram reavaliadas recentemente por Ackery & Vane-Wright (1984) e Kitching (1985); ambos empregaram métodos cladísticos (computacionais e manuais) para elaborar as filogenias. Kitching (1985) usou caracteres derivados do ovo, larva e pupa para construir suas filogenias.

Num trabalho cladístico clássico (Ackery & Vane-Wright, 1984), a tribo Tellervini (Ithomiinae) (Ehrlich, 1958) foi elevada à categoria de subfamília (Tellervinae), formando um grupo monofilético juntamente com Danainae e Ithomiinae.

5 - Princípios filogenéticos

Esta seção segue principalmente Wiley (1981), com contribuições adicionais de Platnick (1977), Wiley (1979), Watrous & Wheeler (1981), Futuyma (1986b), Weygoldt (1986) e Platnick (1988).

De acordo com a teoria corrente, a vida na Terra evoluiu uma vez só. Todos os organismos possuem alguma relação entre si.

O processo da evolução conduz à anagênese ou à cladogênese. Anagênese é o processo através do qual um caráter genético ou fenotípico muda dentro de uma espécie. Cladogênese é o processo de especiação, onde uma espécie nova (ou mais) surge a partir de uma única espécie ancestral.

Novas espécies sujeitas a diferentes pressões seletivas tendem a tornar-se cada vez mais diferentes, podendo dar origem a outras espécies. A capacidade de uma espécie de responder a diferentes pressões seletivas por mudança evolutiva está limitada ao conteúdo de informação do seu genoma ou epigenótipo.

Devido a estas limitações, espécies que evoluíram de um ancestral comum retêm um número de similaridades básicas. Ou, vice-versa, a similaridade é explicada pela informação compartilhada herdada, de um ancestral comum. Disto segue que diferentes graus de similaridade refletem diferentes graus de relacionamento evolutivo. Similaridades são mais facilmente explicadas por homologias, caracteres ou estados que evoluíram de um ancestral comum.

Um caráter é um atributo observável de um organismo que pode ser descrito, desenhado, medido, pesado, contado ou apresentado de alguma outra forma, desde que ele possa servir de comunicação entre dois pesquisadores. Um caráter pode ter diferentes estados, os estados podem ser considerados formas alternativas do mesmo atributo.

Dois estados de caracteres são homólogos se um é derivado (diretamente ou sequencialmente) do outro, ou se eles se originaram do mesmo ancestral comum. Naquele caso, o par de homólogos é denominado de série de transformação evolutiva. O estado original, pré-existente, é o membro primitivo ou plesiomórfico do par, enquanto que a novidade evolutiva é o membro derivado ou apomórfico.

A polaridade (primitivo/avançado) da mudança evolutiva pode ser estudada (1) por comparação com um grupo externo, (2) a partir de dados ontogenéticos, (3) por critérios funcionais, ou (4) por dados paleontológicos. O critério principal para avaliar a posição filogenética é a comparação com o grupo externo, através da seguinte regra: dado dois estados que são homólogos e encontrados dentro de um único grupo monofilético, o estado que também é encontrado no grupo irmão é o estado plesiomórfico, enquanto que o estado encontrado somente dentro do grupo monofilético é o estado apomórfico.

Estados apomórficos podem ser compartilhados por duas ou mais espécies (sinapomorfia) ou ser encontrados somente numa espécie (autapomorfia). Estados plesiomórficos são geralmente compartilhados entre várias espécies (simplesiomorfia).

Simplesiomorfias são herdadas de um ancestral comum remoto e sinapomorfias são herdadas de um ancestral comum mais recente. Somente as sinapomorfias são válidas para o teste de hipóteses filogenéticas, uma vez que somente elas são capazes de justificar ou rejeitar declarações de ancestralidade comum imediata (monofilia). Devido aos métodos da sistemática filogenética procurarem estados de caracteres que unam os organismos e taxa por ancestralidade comum única, podemos desconsiderar qualquer estado que tenha se originado em um ancestral que é mais antigo do que aquele envolvido no nosso problema restrito.

Homoplasia (ou não-homologia) acontece quando há similaridade estrutural entre estados de caracteres que tem origens independentes. Pode ser desenvolvimento paralelo, ou seja, desen-

volvimento independente de estados (apomorfias) similares oriundos do mesmo estado plesiomórfico; ou convergência, desenvolvimento de apomorfias aparentemente similares a partir de diferentes estados pré-existent (fenótipos similares mas com origens diferentes). Uma vez que espécies relacionadas tem programas de desenvolvimento similares, paralelismo é mais frequente entre espécies intimamente relacionadas.

Um grupo monofilético inclui uma espécie ancestral (conhecida ou hipotética) e todos os seus descendentes. Grupo para-filético é um grupo que inclui um ancestral comum e alguns de seus descendentes (não todos). Grupo polifilético é aquele no qual o ancestral comum mais recente está em outro grupo (grupo composto de ancestrais não relacionados).

A sistemática filogenética é uma escola que tenta descobrir as relações filogenéticas (genealógicas) entre grupos de organismos e elaborar uma classificação que reflita estas relações. Esta abordagem também é conhecida como cladística, uma vez que a classificação inclui "clados" (ramos), grupos de espécies que são todas mais intimamente relacionadas entre si do que com qualquer outra espécie excluída do grupo (grupos monofiléticos).

As relações resultantes da análise filogenética são representadas através de diagramas de ramificações que contêm as espécies ou taxa superiores. Estes diagramas são conhecidos genericamente como filogenias, e os termos mais específicos são cladograma ou árvore filogenética.

Cladogramas são diagramas de ramificação de organismos unidos por caracteres únicos, refletindo somente graus de relação

(isto é, parentes mais próximos), enquanto que árvores filogenéticas são diagramas que especificam as relações genealógicas entre os organismos (isto é, relações ancestral-descendente ou grupo irmão) e a origem relativa e ponto de origem das novidades evolutivas. Em outras palavras, as junções de ramos em um cladograma são uniões de grupos com base em estados compartilhados, enquanto que as junções de ramos em uma árvore filogenética são divisões de linhagens genealógicas de espécies ancestrais conhecidas ou hipotéticas (no cladograma os nodos são estados de caráter, e na árvore filogenética são taxa).

Há três abordagens básicas para se trabalhar os caracteres em uma análise filogenética: parcimônia, probabilidade e compatibilidade. Os postulados teóricos e justificativas são extensamente debatidos na literatura. Resumidamente, algoritmos de parcimônia pesquisam árvores que possuam o menor número de mudanças de estado de caráter, minimizando assim a necessidade de explicar os dados por convergência ou paralelismo (menor número de hipóteses ad hoc). Os métodos de probabilidade baseiam suas estratégias de construção de árvores sobre alguns postulados iniciais considerando as taxas de mudanças evolutivas (recomendados para dados moleculares). Os métodos de compatibilidade tentam encontrar os maiores conjuntos de caracteres (cliques) que não mostram nenhuma homoplasia e então construir as árvores baseadas nestes caracteres.

6 - Estudos com ovos de Lepidoptera

Em grupos com metamorfose completa, conjuntos de caracteres diferentes evoluem em ovos, larvas, pupas e adultos, podendo resultar em classificações inteiramente diferentes. Assim, conclusões obtidas a partir de caracteres de um estágio podem fornecer subsídios para verificar as conclusões de outro estágio (Mayr, 1969). Estes diferentes conjuntos de caracteres são, contudo, expressões do mesmo genoma (ou epigenoma).

Os atributos externos de um ovo de borboleta são na verdade manifestações de atributos da borboleta adulta fêmea, pois o córion ("casca" do ovo) é produzido pelas células do folículo enquanto o ovo está no ovário, e a superfície externa é frequentemente esculpida com um padrão que reflete a forma das células do folículo (Downey & Allyn, 1980; Chapman, 1982; Margaritis, 1985 apud Miller & Williams, 1986; Kobayashi & Ando, 1988).

Alguns atributos morfológicos dos organismos podem ser considerados como caracteres "conservadores", ou de evolução lenta. Eles mudam pouco porque estão adaptados a uma grande variedade de condições ambientais, ou porque sua alteração pode necessitar de um remodelamento drástico e improvável do padrão de desenvolvimento (Futuyma, 1986b). Os ovos de Ithomiinae, que talvez se enquadrem neste conceito, provavelmente não devem sofrer tantas pressões seletivas como os outros estágios, e pouco se sabe sobre as funções adaptativas do ovo. Mesmo assim, não se deve descontar o seu uso como caráter filogenético. Muito pelo contrário, quanto

mais importância adaptativa possua uma característica, menos fidedigna ela é como indicação de relação de ancestralidade comum, uma vez que ela estaria especialmente propensa a evoluir convergentemente em grupos diferentes (Futuyma, 1986b). Um exemplo seria o padrão de coloração das asas de borboletas.

Embora um ovo de borboleta seja mais difícil de examinar do que um adulto, ele pode ser usado para identificá-la, de maneira geral até subfamília, e algumas vezes até gênero ou mesmo espécie (Scott, 1986). Além da forma do ovo, atributos ecológicos e comportamentais também podem auxiliar no reconhecimento das espécies, embora possa haver variabilidade dentro de certas espécies. A planta em que os ovos são postos, o padrão de distribuição dos ovos (isolados, agrupados), a face da folha, a distância do bordo e o número de ovos por folha, são alguns destes atributos.

Em um extenso estudo sobre a biologia de ovos de insetos, Hinton (1981) não descobriu qualquer característica de ovos de Lepidoptera que tenha evoluído uma vez só e que também servisse para distinguir um grande grupo natural de outro. Este autor, contudo, não analisou detalhadamente a morfologia dos ovos.

A microscopia eletrônica de varredura (MEV) tem revelado consideráveis detalhes da superfície do ovo, e micrografias eletrônicas são agora populares como meio de ilustrar a complexa escultura coriônica de ovos de lepidópteros (Hudson, 1973; Arbogast et al., 1980; Downey & Allyn, 1980; Hinton, 1981; Arbogast et al., 1984; Kitching, 1985; Friedlander, 1985; Arbogast & Byrd, 1986; Miller & Williams, 1986; Adamski & Brown, 1987) e de outros

insetos (Hinton, 1981; Hartman & Southern, 1988; Stark & Szczyt-ko, 1988).

Os detalhes do córion revelados por MEV são de considerável valor na determinação de espécies de mariposas pragas de produtos armazenados (Arbogast et al., 1980; Arbogast et al., 1984; Arbogast & Byrd, 1986). Em um estudo sobre a arquitetura coriônica de 13 espécies de Riodinidae, Downey & Allyn (1980) encontraram grande diversidade, indicando possibilidades de estudos taxonômicos; estes autores tentaram também relacionar a estrutura do ovo com estratégias adaptativas.

Kitching (1985) utilizou 15 caracteres do ovo na análise cladística de Danainae, e mostrou que o estudo de esculturas coriônicas nesta subfamília não resolveu relações inter-específicas, mas se mostrou útil para sugerir relações entre os gêneros.

Reconhecendo a importância do uso da escultura coriônica, Downey & Allyn (1980, 1981) e Arbogast et al. (1980) introduziram uma nomenclatura para várias estruturas do ovo.

7 - Objetivos

O objetivo deste trabalho foi elaborar uma filogenia da subfamília Ithomiinae levando em consideração os atributos morfológicos do ovo, bem como aspectos das relações entre Ithomiinae e suas plantas hospedeiras. Juntamente com árvores filogenéticas oriundas de outros conjuntos de dados (morfologia da larva, da pupa e do adulto, ecologia do adulto, química), a filogenia obti-

da foi usada para testar hipóteses de coevolução e utilização de plantas por estes insetos.

A comparação da filogenia de Ithomiinae com as informações disponíveis até o momento sobre as relações filogenéticas dentro e entre as famílias Solanaceae e Apocynaceae, aliados a realização de experimentos de alimentação e de estudos químicos da interação inseto-planta, poderão indicar se houve cladogênese paralela ou colonização.

II - MATERIAIS E MÉTODOS

1 - Espécies estudadas

No estado de São Paulo ocorrem 25 gêneros e 44 espécies de Ithomiinae, dos 27 gêneros e 53 espécies encontradas no Sudeste brasileiro (Brown, com. pessoal). Neste trabalho foram analisadas 27 espécies num total de 21 gêneros, mais uma espécie de Tellervo da Austrália. Estas estão relacionadas abaixo (ver Fig. 3), com as tribos e os gêneros colocados em ordem filogenética, de acordo com Mielke & Brown (1979), com as modificações de Brown (1985, 1987).

Tellervini

Tellervo zoilus (Fabricius)

Tithoreini

Tithorea harmonia pseudethra Butler

(Tribo nova) Brown, 1987

Aeria olena olena Weymer

Methonini

Methona themisto (Hubner)

(Tribo nova) Brown, 1987

Placidula euryanassa (Feld. & Feld.)

Melinaeini

Melinaea ludovica paraiya Reakirt

Mechanitini

Thyridia psidii cetoides ((Ros. & Talb.) x pallida Godm. & Salv. x hippodamia (Fabr.))

Mechanitis polymnia casabranca Haensch

Mechanitis lysimnia lysimnia (Fabr.)

Oleriini

Oleria aquata (Weymer)

Napeoginini

Epityches eupompe (Geyer)

Hypothyris euclea (nina (Haensch) x laphria (Doubleday))

Hypothyris ninonia daeta (Boisduval)

Ithomiini

Ithomia drymo drymo Hubner

Ithomia agnosia (agnosia Hewitson x zikani D'Almeida)

Ithomia lichyi D'Almeida

Dircennini

Dircenna dero (rhoeo Felder x celtina Burmeister)

Hyalenna pascua Schaus

Callithomia lenea xantho (Felder)

(Tribo nova) Brown, 1987

Prittwitzia hymenaea hymenaea (Prittw.)

Episcada clausina striposis Haensch

Episcada carcinia Schaus

Episcada philoclea (Hewitson)

Pteronymia carlia Schaus

Godyridini

Pseudoscada erruca (Hewitson)

Hypoleria adasa (Hewitson)

Mcclungia salonina salonina (Hew.)

Heterosais edessa (Hew.)

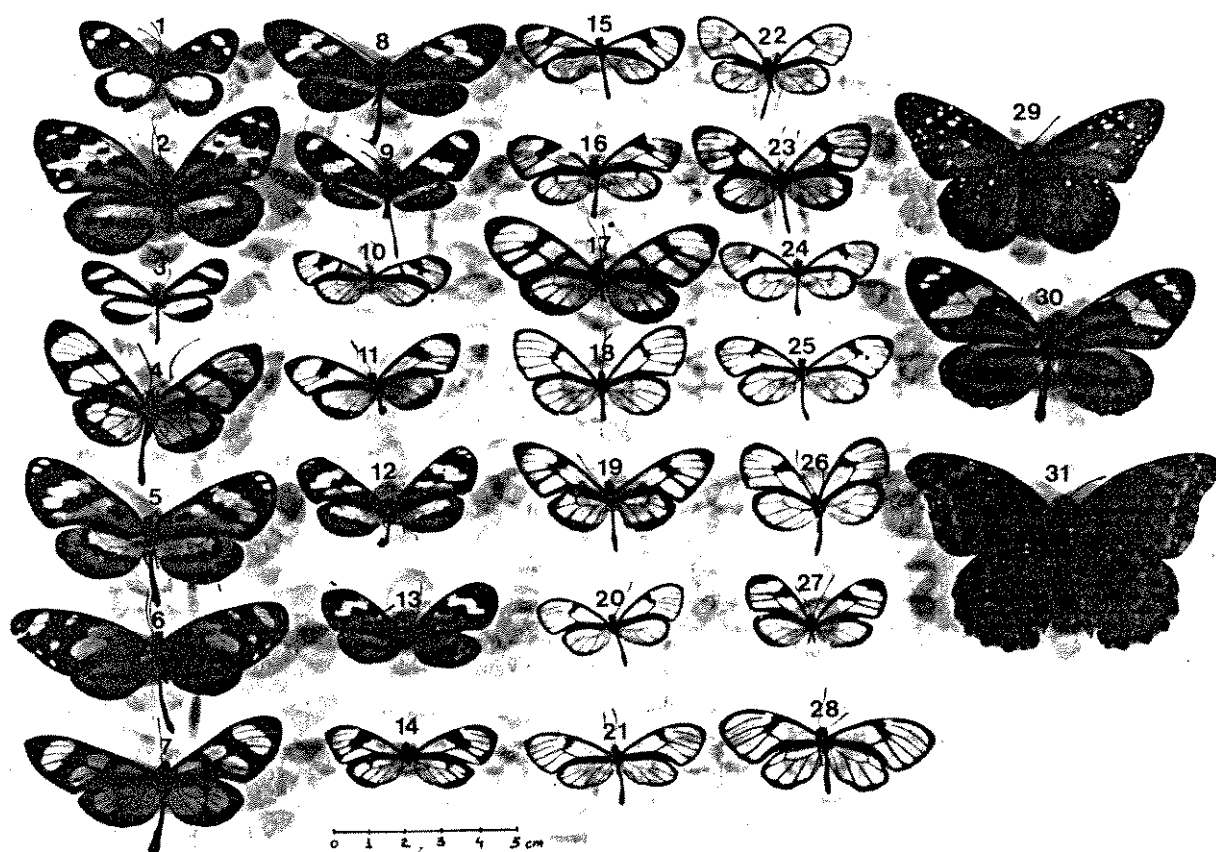


Figura 3. Indivíduos adultos das espécies estudadas, com o nome, sexo (M/F) e o local de coleta (Tab.1, Fig. 4). Ithomiinae até 28, demais Danainae. Espécimes números 1,5,6,7,18,22,23,26,28 e 31 coletados por K. Brown. (1) *Tellervo zoilus*, F, Austrália; (2) *Tithorea harmonia*, F, Mogi; (3) *Aeria olena*, M, Jund; (4) *Methona themisto*, Camp; (5) *Placidula euryanassa*, F, Jund; (6) *Melinaea ludovica*, M, Xerém-RJ; (7) *Thyridia psidii*, F, Camp; (8) *Mechanitis polymnia*, F, Camp; (9) *Mechanitis lysimnia*, M, J. Fora; (10) *Oleria aquata*, F, Mong; (11) *Epityches eupompe*, F, Camp; (12) *Hypothyris ninonia*, M, Jund; (13) *Hypothyris euclea*, F, Mogi; (14) *Ithomia drymo*, F, Jund; (15) *Ithomia agnosia*, M, Camp; (16) *Ithomia lichyi*, M, Jund; (17) *Dircenna dero*, F, Camp; (18) *Hyalenna pascua*, F, Jund; (19) *Callithomia lenea*, M, Mogi; (20) *Prittwitzia hymenaea*, M, Jund; (21) *Episcada clausina*, M, Jund; (22) *Episcada carcinia*, F, Jund; (23) *Episcada philoclea*, F, Jund; (24) *Pteronymia carlia*, M, Jund; (25) *Pseudoscada erruca*, M, Jund; (26) *Hypoleria adasa*, F, Jund; (27) *Mcclungia salonina*, F, Camp; (28) *Heterosais edessa*, M, P. Anta-RJ; (29) *Danaus gilippus*, Jund; (30) *Lycorea cleobaea*, Camp; (31) *Anetia briarea*, Constanza-R. Domin.

2 - Locais de coleta

Os locais de coleta constam na Tabela 1 e na Figura 4. Os principais locais utilizados foram Campinas e Jundiaí, os demais foram visitados eventualmente.

3 - Coleta de material

A coleta de ovos foi feita de forma sistemática e exaustiva sobre determinada área ou trajeto, em busca de plantas de alimentação das espécies. As plantas hospedeiras eram vistoriadas, dando ênfase especial à face inferior das folhas. As folhas com ovos eram acondicionadas em potes, para amenizar o efeito do transporte e dessecação, juntamente com uma quantidade adequada de folhas da planta hospedeira. No laboratório, alguns ovos eram fixados em pequenos vidros etiquetados e outros mantidos nos potes, em temperatura ambiente, para esperar a eclosão.

A maioria dos ovos foi coletada no campo. Porém, em alguns casos, estes foram obtidos a partir de fêmeas no laboratório. Nestes casos, o abdômem da fêmea ficava em soro fisiológico por um período médio de 24 horas, para depois se proceder a dissecação. Em raras ocasiões forçou-se a oviposição no campo, pressionando delicadamente com o polegar e o indicador a parte posterior do abdômen da fêmea.

Tabela 1. Locais de coleta.

Cidade	Estado	Local	Tipo de vegetação	Coordenadas	Altitude
Campinas	SP	Monjolinho	arboreto	22° 52'S; 47° 06'W	660
Campinas	SP	Costa e Silva	mata nativa	22° 52'S; 47° 04'W	660
Campinas	SP	Santa Genebra	mata nativa	22° 50'S; 47° 07'W	660
Jundiaí	SP	Serra do Japi	mata	23° 15'S; 46° 52'W	830
Mogi-Guaçu	SP	Campininha	mata ripária	22° 18'S; 47° 10'W	400
Rio Claro	SP	Horto Florestal	<u>Eucalyptus</u>	22° 25'S; 47° 32'W	650
Itirapina	SP	Est. Experim.	cerradão	22° 15'S; 47° 57'W	800
São Paulo	SP	USP	mata	23° 30'S; 46° 35'W	800
São Vicente	SP	Japuí	Serra do Mar	23° 59'S; 46° 24'W	150
Mongaguá	SP	Morro do Milico	Serra do Mar	24° 08'S; 46° 40'W	150
Extrema	MG	Divisa SP/MG	S. da Mantiqueira	22° 53'S; 46° 19'W	1200
Juiz de Fora	MG	Poço D'Anta	mata	21° 45'S; 43° 25'W	700
Curitiba	PR	Seminário/UFPR	mata de <u>Araucaria</u>	25° 25'S; 49° 15'W	900

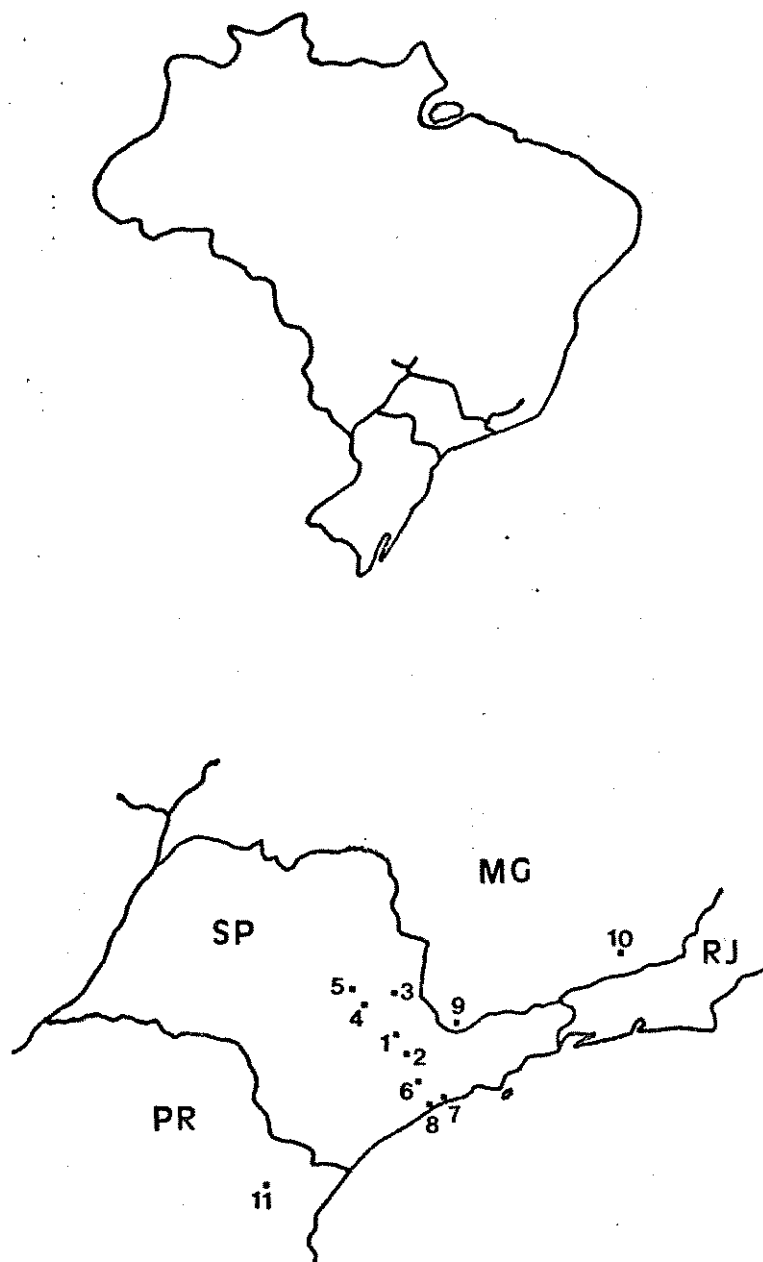


Figura 4. Mapa dos locais de coleta. (1) Campinas, SP; (2) Jundiaí, SP; (3) Mogi-Guaçu, SP; (4) Rio Claro, SP; (5) Itirapina, SP; (6) São Paulo, SP; (7) São Vicente, SP; (8) Mongaguá, SP; (9) Extrema, MG; (10) Juiz de Fora, MG; (11) Curitiba, PR.

Segundo Kitching (1985), os ovos extraídos são melhores para análise em microscopia eletrônica do que aqueles postos naturalmente. Na oviposição, além da superfície do ovo ficar obscurecida por uma secreção, o ovo é pressionado no substrato e a base torna-se achatada, perdendo-se os detalhes desta região. O ovo extraído é oval, sendo mais longo e com maior número de nervuras transversais. No presente estudo não foram observadas tais diferenças, e os ovos extraídos por dissecação não mostraram diferenças quanto ao número de nervuras ou tamanho do ovo. Percebeu-se também que as estruturas externas tendem a ser obscurecidas por partes do tecido que recobre o ovo nos ovários.

4 - Conservação do material

Para a fixação e conservação do material foi utilizado o fluido de Kahle (Peterson, 1948), com a seguinte fórmula: 30 ml de etanol, 12 ml de formol a 40%, 4 ml de ácido acético e 60 ml de água destilada.

Muitos ovos de Ithomiinae tendem a tornar-se murchos e deformados neste líquido, mesmo antes de serem metalizados no vácuo; ainda não se sabe se isto se deve ao fixador utilizado (diferença de pressão osmótica) ou a outros fatores, como manipulação inadequada no momento de tirar o ovo da folha, ou alguma característica intrínseca do córion. Ovos armazenados em benzina parecem manter melhor a forma (R. B. Francini, comunicação pessoal).

Downey & Allyn (1980) discutem os métodos de conservação de ovos de Riodinidae. Os estudos indicaram que ovos tratados por cianeto ou congelamento podem ser mais adequados do que aqueles armazenados em álcool para o exame em MEV. Estes últimos são perfeitamente adequados para trabalho em MEV, embora eles possam ter lipídios e outros materiais extraídos pelo álcool aderindo à superfície (detritos), e podem ser limpos com solvente, ou sonicamente limpos, antes do revestimento. Ovos coletados frescos e armazenados em álcool têm também a tendência de deformar, enquanto que ovos que têm o córion exposto ao ar por poucas horas parecem reter sua forma.

5 - Experimentos de alimentação

Além de informações sobre que plantas cada espécie utiliza na natureza, a hipótese de que há restrição filogenética no uso de plantas por Ithomiinae pode ser testada também a partir de informações sobre amplitude alimentar no laboratório e necessidades nutricionais.

Com o intuito de avaliar o espectro de aceitação de plantas em Ithomiinae, verificando se as espécies são potencialmente generalistas ou não, foram realizados experimentos de aceitação de plantas não hospedeiras por larvas de Ithomiinae. Os ovos coletados no campo eram colocados (isoladamente ou não, conforme a espécie) sobre uma folha da planta não hospedeira. Resultado positivo de aceitação alimentar era obtido quando a larva

eclodida se alimentava e passava para o segundo estágio.

Foram realizados também experimentos de consumo alimentar, onde quantificou-se a área de planta consumida pela larva, da eclosão até o empupamento. Os ovos coletados no campo eram colocados sobre um pedaço de folha da planta hospedeira de tamanho conhecido (um disco com 2.8 cm de diâmetro). A planta era mantida em placa de Petri com papel de filtro umedecido e trocada diariamente. O contorno da folha antiga era transferido para papel milimetrado, o que possibilitava avaliar a área total consumida pela larva.

A fim de avaliar a qualidade nutricional da planta ingerida com relação à biomassa do adulto emergido, foram medidos alguns parâmetros deste, como a largura e o comprimento da asa anterior direita e o peso seco do indivíduo.

6 - Análise na lupa ou no microscópio óptico

Os ovos fixados eram retirados do vidro com um pincel fino e colocados em uma lâmina e, após secos, examinados na lupa. A altura e o diâmetro dos ovos foram medidos com ocular milimétrica com aumento de 40 vezes. A verificação do número de nervuras longitudinais e transversais também foi feita sob a lupa. Na maioria das espécies, a contagem das nervuras transversais só foi possível no microscópio óptico, com o ovo colocado em diferentes posições. Para se contar as nervuras longitudinais, o ovo era colocado em pé cuidadosamente.

7 - Análise no microscópio eletrônico de varredura (MEV)

Os ovos secos ao ar livre eram colocados sobre o suporte do MEV, sendo montados sob a lupa. Utilizou-se pequeníssimas quantidades de esmalte incolor para aderir o material ao substrato. Os ovos foram revestidos com ouro, utilizando-se o metalizador Hitachi. Este aparelho cobre o material com uma fina camada de ouro (cerca de 200 Å) evaporado no vácuo.

Utilizou-se um Stereoscan S4-10, da Cambridge Scientific Instruments Ltd e um JSM - T3000 Scanning Microscope, da JEOL, ambos com voltagem de aceleração de 10 a 20 kV. Das fotografias realizadas, 80% foram obtidas a partir do primeiro equipamento.

8 - Levantamento dos caracteres e de seus estados

Os caracteres quantitativos (altura e diâmetro do ovo e número de nervuras transversais e longitudinais), assim como os caracteres qualitativos (morfologia coriônica) iniciais, foram obtidos através de exame em lupa ou microscópio óptico, com o número de indivíduos variando de 2 a 29. Esta identificação inicial dos caracteres se fez também baseada na literatura (principalmente Kitching, 1985). Estes caracteres foram sendo continuamente refinados a partir das microfotografias eletrônicas, chegando-se ao final com 32 caracteres (ver Tab. 2 para um resumo dos caracteres delineados), sendo que cinco destes já constavam na literatura.

tura, mas com estados e polaridades diferentes. Os demais são originais.

O levantamento dos caracteres, a partir de cerca de 400 microfotografias, foi feito analisando-se grupos de fotos, normalmente com aumentos semelhantes, de estruturas encontradas nas diversas espécies. Geralmente utilizou-se sete grupos de fotos: ovo geral, topo do ovo, annulus, roseta, disco celular, aerópilo e nervuras.

A variabilidade de cada atributo dentro da amostra foi investigada, tentando verificar se havia variação individual e populacional nos atributos. Isto foi feito a partir do exame de uma ou duas fotos de cada atributo por indivíduo, com amostras entre um a cinco indivíduos, normalmente de populações diferentes.

Este levantamento resultou em uma tabela com a descrição dos estados de cada caráter (Tab. 2), possibilitando a confecção de uma matriz com o estado de cada caráter encontrado em cada espécie (ver Tab. 9). Estes estados foram codificados filogeneticamente (primitivo/derivado) de acordo com a comparação com o grupo externo.

Devido a biologia de Ithomiinae ser pouco conhecida, torna-se difícil a identificação das espécies a partir de ovos ou de larvas jovens. Para maior confiança é importante registrar as dimensões, o número de nervuras, assim como outras características do padrão geral do ovo, além da criação de algumas larvas para obtenção do adulto. Das 28 espécies estudadas, este tipo de procedimento foi adotado para 24 delas, cujas identificações são

Tabela 2. Lista dos caracteres utilizados (resumida).

-
- Padrão geral do ovo - Formato - Tamanho**
- (1) Razão comprimento/diâmetro
 - (2) Formato - topo
 - (3) Formato - base
 - (4) Base - aderência ao substrato
 - (5) Número de nervuras longitudinais
 - (6) Número de nervuras transversais
 - (7) Alcance das nervuras longitudinais (altura das células retangulares - da base para o topo)
 - Se padrão "B" ou "C"
 - (8) Células hexagonais - junção das nervuras - ângulo formado
 - (9) Células hexagonais - concavidade do disco celular
 - (10) Células hexagonais - nervuras
 - (11) Topo do ovo, transição para região micropilar, com células hexagonais
 - Se padrão "A"
 - (12) Porcentagem das nervuras longitudinais que chegam ao topo
 - (13) Topo do ovo, transição para a região micropilar, sem hexagonais
 - (14) Posição da maior célula
 - (15) Nervura longitudinal com carina elevada
 - (16) Nervura transversal
 - Porção mediana do ovo - células retangulares
 - (17) Relação entre o comprimento da parede transversal e a parede longitudinal
 - (18) Ângulo formado pelas paredes longitudinais e transversais
 - (19) Elevação das nervuras (principalmente a transversal) em relação ao disco celular
 - (20) Espessura da nervura longitudinal em relação à transversal
 - (21) Textura do disco celular
 - (22) Contato do disco celular com as nervuras
 - (23) Textura das nervuras
 - Região micropilar - Annulus**
 - (24) "Fovea centralis" - formato
 - (25) Número de células da roseta (cél. primárias)
 - (26) Série de células do "annulus" (incluindo as primárias)
 - (27) Parede das células
 - (28) Esporões carenais - espessura
 - (29) Esporões carenais - tamanho
 - (30) Parede da célula - sentido oposto à fóvea
 - (31) Formato da célula - sentido oposto à fóvea
 - (32) Presença de placa sobre o "annulus"
-

seguras. Devido a algumas dificuldades práticas isto não foi possível para Callithomia lenea, Heterosais edessa, Oleria aquata, Ithomia drymo, Episcada clausina e Hypoleria adasa, sendo que nas quatro últimas a identificação não é segura.

9 - Critério para a avaliação da polaridade dos caracteres: comparação com o grupo externo (Danainae)

9.1 - Relações filogenéticas no grupo externo

A subfamília Danainae é considerada como o grupo irmão de Ithomiinae (Ehrlich, 1958; Gilbert & Ehrlich, 1970; Ackery & Vane-Wright, 1984). Estas duas subfamílias provavelmente compartilham um ancestral comum não compartilhado por qualquer outro taxon, e o exame dos ovos de Danainae auxilia na determinação da polaridade dos estados dos caracteres delineados em Ithomiinae.

Para avaliar a polaridade dos caracteres é interessante que tenhamos (a) uma hipótese da filogenia de Danainae e (b) um estudo dos ovos desta subfamília.

Ackery & Vane-Wright (1984) e Kitching (1985) estudaram as relações filogenéticas em Danainae, utilizando caracteres morfológicos do ovo, da larva, da pupa e do adulto. O cladograma da Figura 5 representa a informação de consenso dos autores acima, e será usado neste trabalho. Os gêneros do grupo externo, assim co-

mo seus códigos que serão utilizados nas figuras, constam na Tabela 3.

Tendo aceito a hipótese de filogenia de Danainae (com base em Ackery & Vane-Wright, 1984 e Kitching, 1985), definindo o nodo basal, que é o ancestral comum mais recente dentro deste grupo, resta discutir a posição do gênero Tellervo em relação a Danainae e Ithomiinae.

Ackery & Vane-Wright (1984) e Ackery (1987) elevam Tellervo à categoria de subfamília (Tellervinae), formando um grupo monofilético com Danainae e Ithomiinae (Fig. 6a). Entretanto, vários caracteres indicam a afinidade entre Tellervo e os Ithomiinae neotropicais (Orr, em prep.), sendo considerado como membro da tribo mais primitiva de Ithomiinae (Brown 1985, 1987), compartilhando desta forma um ancestral comum com Ithomiinae não compartilhado por Danainae (Fig. 6b). Este trabalho adota esta última hipótese, embora esta decisão não interfira na determinação da polaridade do estado ancestral (Maddison et al., 1984).

São as seguintes as espécies de Danainae cujos ovos foram examinados: Danaus gilippus, Lycorea cleobaea e Anetia briarea (Fig. 3). Os ovos dos gêneros Euploea, Idea, Amauris, Ideopsis, Parantica e Tirumala, além de Danaus, foram analisados a partir de fotografias de Kitching (1985) e Ackery & Vane-Wright (1984).

Tellervo zoilus foi examinada a partir de material (ovos e fotos) enviado a K. Brown por A. G. Orr, da Austrália.

Tabela 3. Códigos dos gêneros do grupo externo.

Gênero	Código
<u>Euploea</u>	Eupl
<u>Idea</u>	Idea
<u>Amauris</u>	Amau
<u>Parantica/Ideopsis</u>	Par-Id
<u>Tirumala</u>	Tiru
<u>Danaus</u>	Dana
<u>Lycorea</u>	Lyco
<u>Anetia</u>	Anet
<u>Tellervo</u>	Tell

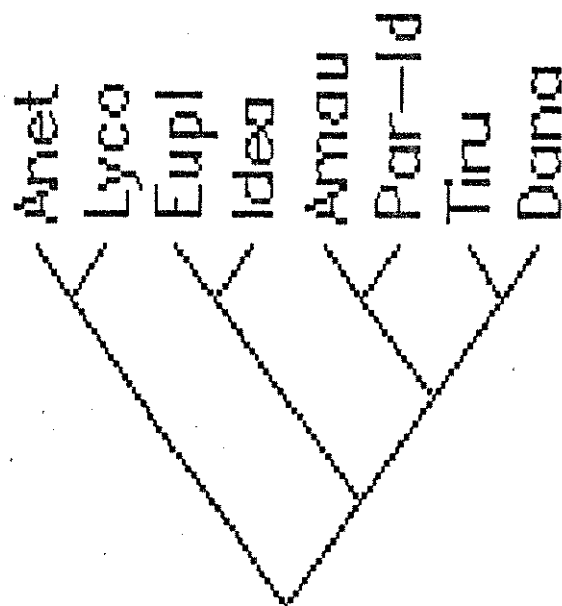


Figura 5. Relações filogenéticas em Danainae, de acordo com Ackery & Vane-Wright (1984) e Kitching (1985).

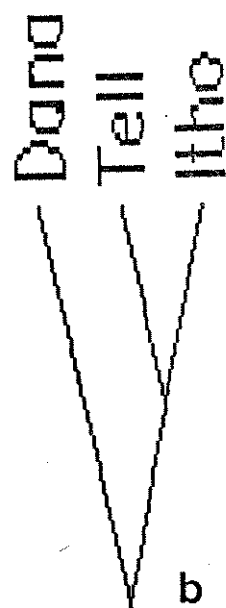
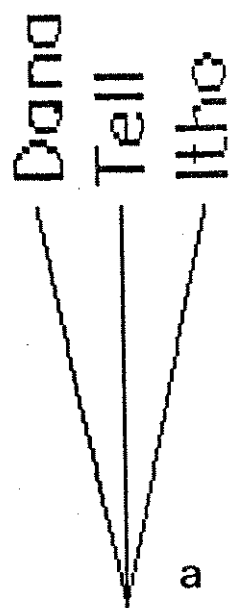


Figura 6. Posição de Tellervo.

9.2 - Avaliação da polaridade

Na sua forma mais simples, a análise do grupo externo assume como plesiomórfico o estado encontrado no grupo irmão (Watrous & Wheeler, 1981). Quando os estados variam entre os membros do grupo externo, o método de Maddison et al. (1984) encontra as hipóteses mais parcimoniosas (mais diretas) para o estado ancestral, levando em consideração a distribuição dos diferentes estados de cada caráter colocados sobre o cladograma do grupo externo. Os algoritmos e regras deste método permitiram estimar o estado plesiomórfico de alguns caracteres.

O algoritmo de Maddison et al. (1984) para designar o estado ancestral, supondo um caráter binário com os estados "X" e "Y" presente em Danainae, é (ver Fig. 7):

1º) Rotular taxa terminais pelo estado observado

2º) Rotular os nodos, partindo do taxon terminal em direção ao nodo do grupo externo.

X	-->	se	"X" e "X",	ou	"X" e "X,Y"
Y	-->	se	"Y" e "Y",	ou	"Y" e "X,Y"
X,Y	-->	se	"X" e "Y",	ou	"X,Y" e "X,Y"

O primeiro grupo externo (Tellervo) tem influência maior na determinação mais parcimoniosa (Maddison et al., 1984). Por exemplo, supondo-se um caráter com dois estados, "X" presente em Danainae e "Y" presente em Tellervo, o nodo basal (nodo do grupo externo) terá sempre o valor dúbio "X,Y".

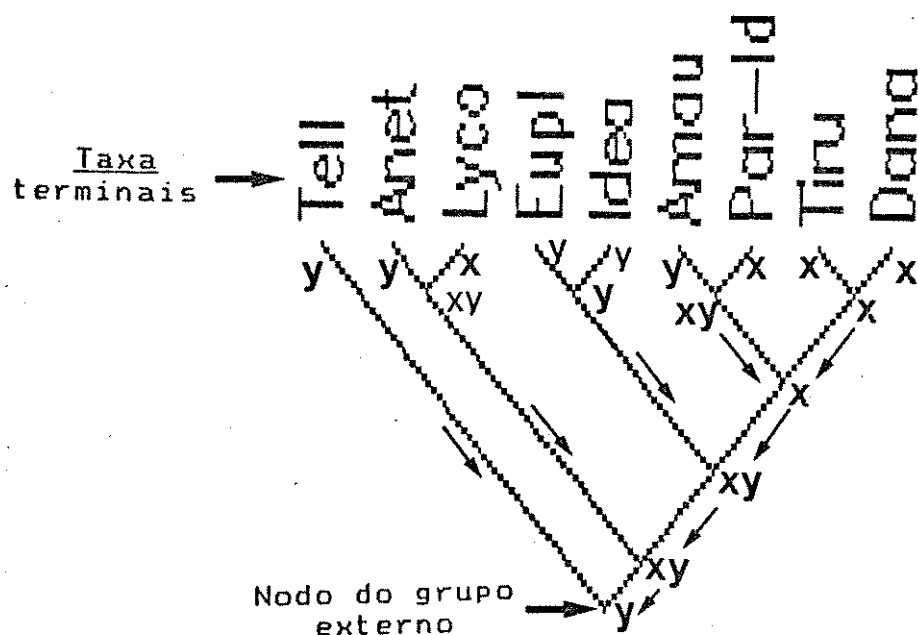


Figura 7. Algoritmo para designar o estado ancestral, segundo Maddison et al. (1984).

9.3 - Comparação com ovos de outras espécies de Lepidoptera

Com o intuito de verificar possíveis convergências no padrão morfológico em relação aos ovos de Ithomiinae, foram examinados também ovos de algumas outras espécies de lepidópteros:

- Heterocera (mariposas):

Sp1 : provavelmente Noctuidae, planta hospedeira é Tournefortia paniculata (Boraginaceae)

Sp2 : planta hospedeira é Prestonia coalita (Apocynaceae)

Arctiidae, Pericopinae: Hyalurga syma

- Rhopalocera, Papilionoidea (borboletas):

Papilionidae: Papilio scamander Bdv.

Pieridae: Anteos clorinde (Godt.)

Lycaenidae: provavelmente Calycopis sp

Nymphalidae: Brassolinae: Brassolis sophorae Stich.

Heliconiinae: Heliconius ethilla narcaea Godt.

Dione juno Cr.

Acraeinae: Actinote sp

Nymphalinae: Dynamine mylitta Cr.

Eunica bechina Hew.

Hamadryas epinome Feld.

Hamadryas amphinome Fruhst.

Biblis hyperia Cr.

10 - Algoritmos de análise cladística baseados no princípio da parcimônia

O princípio da parcimônia (simplicidade, economia) tenta explicar os dados de maneira mais econômica, com um número menor de hipóteses ad hoc para explicar as relações existentes entre taxa. A Fig. 8 ilustra este princípio, onde A, B e C são três taxa - espécies, por exemplo. Na Fig. 8a, A e B compartilham uma apomorfia, na Fig. 8b, A e C compartilham 2 apomorfias e na Fig. 8c, B e C compartilham 5 apomorfias. Para escolher a hipótese 8a, deve-se supor que as 7 sinapomorfias presentes em 8b e 8c são falsas, ou seja, tenho que fazer 2 hipóteses para justificar que 8b é falsa mais 5 hipóteses para justificar que 8c é falsa (7 hipóteses ad hoc). Aceitando 8c, deve-se fazer 3 hipótese ad hoc. Desta forma, a escolha de 8c é mais parcimoniosa, ou seja, é a hipótese mais corroborada pelos dados disponíveis.

O princípio da parcimônia é amplamente utilizado na estimativa de filogenias (ver Felsenstein, 1983 e Sober, 1983), e vários métodos numéricos têm sido desenvolvidos para encontrar a menor árvore. A menor árvore é aquela que requer o menor número de passos, ou seja, é aquela que minimiza a quantidade total de mudança evolutiva necessária para explicar a variação de um conjunto de dados.

O algoritmo para inferência filogenética conhecido como "método de Wagner" (Farris, 1970) é muito popular na análise filogenética, principalmente devido à pretensa isenção de postulados sobre a natureza do processo evolutivo (Swofford & Maddison,

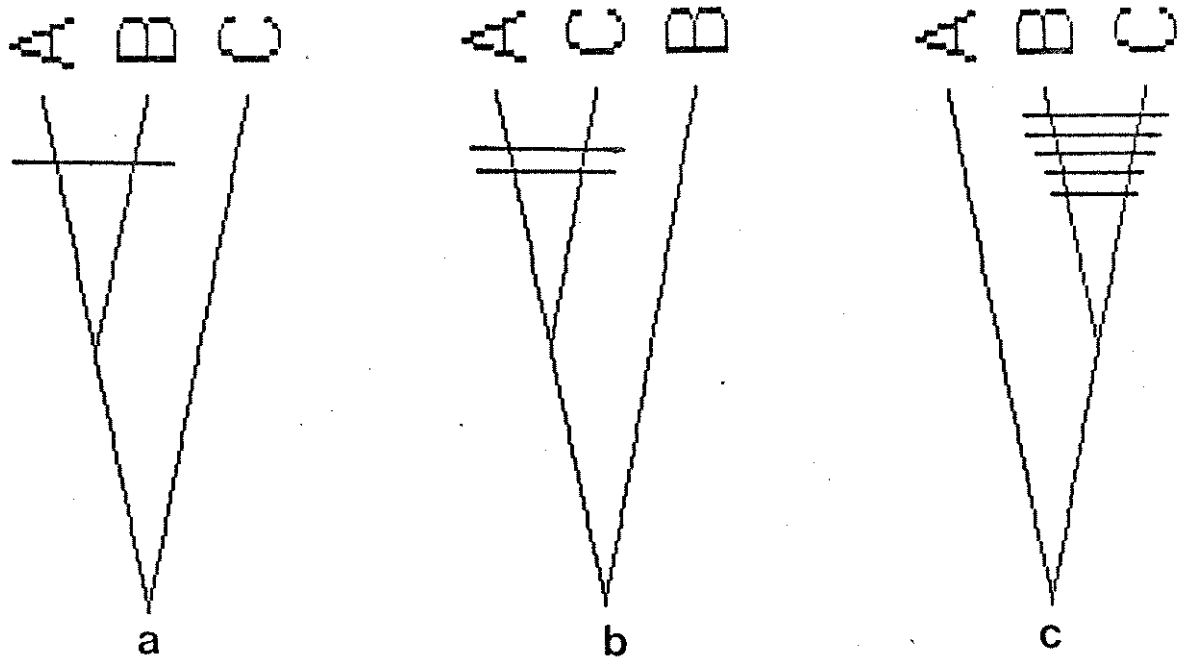


Figura 8. Princípio da parcimônia.

1987), pois ele não impõe restrições quanto a reversibilidade das mudanças de estado ou o número de vezes que um estado particular deva ocorrer (ao contrário das árvores mais parcimoniosas de Camin & Sokal, 1965).

Na verdade, o problema de se encontrar a árvore mais curta (mais parcimoniosa) não tem solução prática. Para 20 taxa, existem $2,2 \times 10^{20}$ árvores possíveis (Felsenstein, 1978), e é improvável que venha a existir um algoritmo correto que garanta a solução ótima devido à complexidade computacional, sendo um problema conhecido como "NP-complete" no jargão computacional (Day et al., 1986).

Alguns postulados limitam o número de árvores a serem pesquisadas (Wiley, 1979), e vários programas atuais implementam algoritmos exatos e aproximados para encontrar as árvores mais parcimoniosas. Entre eles, o PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Swofford, 1985) e o Hennig84 (Farris, 1988) são os mais eficazes (encontram a árvore mais curta) e eficientes (velocidade, uso dos recursos do computador), conforme comparações feitas por Sokal, 1983:199; Luckow & Pimentel, 1985; Fink, 1986; Platnick, 1987, 1988.

O "método de Wagner" (Farris, 1970) designa estados de caracteres ótimos para cada ancestral hipotético (nodos internos) de uma árvore a fim de minimizar o tamanho da árvore, diminuindo o número de homoplasias. O tamanho da árvore é medido pelo número de passos, ou seja, pela transformação de um estado em outro. Caracteres homoplásicos são aqueles que sofrem mudanças de estado independentemente em diferentes regiões da árvore (paralelismo)

ou sofrem reversão.

Embora estes estados designados sejam localmente ótimos, eles podem não ser ótimos para a árvore completa, necessitando desta forma de uma "otimização" da árvore final, e um dos algoritmos mais utilizados que realizam esta tarefa é o de Farris (Farris, 1970). Na presença de homoplasias, o que é muito comum, diferentes conjuntos de estados de caracteres minimizam o tamanho da árvore, resultando frequentemente diversas árvores igualmente parcimoniosas, mas não necessariamente com a mesma topologia.

Os algoritmos para implementação de árvores dividem-se em dois tipos principais: os exatos, que garantem a descoberta de todas as árvores mais curtas, e os heurísticos, que não tem esta garantia mas consomem muito menos tempo de computador.

Os métodos exatos utilizam principalmente a estratégia "branch-and-bound" (Hendy & Penny, 1982), que é a abordagem disponível mais eficiente para encontrar a solução exata, ou seja, que encontra todas as árvores mais parcimoniosas para um determinado conjunto de dados. Os algoritmos exatos devem ser preferidos, mas seu uso torna-se impraticável para mais do que 20 taxa. Matrizes de 19 e 20 taxa, conforme os dados, consomem de 25 a 50 horas de processamento em computador (Platnick, 1987).

Os métodos heurísticos podem ser subdivididos em dois componentes: (a) adição passo-a-passo das espécies na árvore (ou conjunto de árvores), e (b) rearranjo da(s) árvore(s) resultante(s) de (a) na procura de árvores mais parcimoniosas ("branch-swapping").

11 - Softwares utilizados

As análises foram realizadas em um microcomputador compatível com IBM-PC, com 640 Kb de memória, 2 controladores de disco, com coprocessador numérico 8087, relógio de 4.77 MHz e sob o sistema operacional DOS 3.2. O coprocessador numérico, que aumenta a velocidade e precisão de cálculos matemáticos, é exigido pelo PAUP.

(A) PAUP versão 2.4 (Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Swoford, 1985), com os parâmetros abaixo (métodos heurísticos). A explicação destas opções consta no apêndice.

SWAP = GLOBAL

MULPARS

MAXTREE = 100

HOLD = n

ADDSEQ= CLOSEST, SIMPLE, ROOTLESS ou ASIS.

Como não há certeza de qual será a "melhor" combinação dos parâmetros HOLD e ADDSEQ que garantirá uma árvore globalmente mais parcimoniosa, será utilizado uma variação destes dois parâmetros como recomendado por Platnick (1987), fazendo HOLD = 1, 5, 10, 15, 20 e 25, e ADDSEQ = CLOSEST, SIMPLE, ROOTLESS e ASIS, dando 24 execuções para uma matriz.

Das múltiplas árvores igualmente parcimoniosas resultantes das análises das combinações mais parcimoniosas de HOLD e ADDSEQ foram calculadas árvores de consenso, que é uma maneira útil de apresentar a informação comum destas árvores, embora a

árvore de consenso possa não ser tão parcimoniosa quanto as árvores utilizadas para gerá-la. Para tanto foi utilizado o programa CONTREE (D. L. Swofford, distribuído junto com o PAUP), com a opção STRICT (método de Rohlf, 1982), que corresponde às árvores de "Nelson".

Para o desenho das árvores foi utilizado o programa PLOTGRAM (C. A. Meacham, distribuído junto com o PAUP).

(B) HENNIG86 versão 1.5 (Farris, 1988), com as opções abaixo (métodos heurísticos). A explicação destas opções consta no apêndice.

MHENNIG*

BB*

NELSEN

(C) NTSYS-pc versão 1.4 (Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, Rohlf, 1988).

Embora não seja o objetivo principal deste trabalho, foi realizada uma análise fenética preliminar com o método de agrupamento UPGMA (Unweighted Pair-Group Method using Arithmetic averages), usando os coeficientes de correlação de Pearson e os de distância taxonômica, euclidiana e manhattan. Os postulados teóricos destes métodos estão em Sneath & Sokal (1973).

12 - Conjuntos de dados utilizados

Além da matriz resultante do presente estudo, baseada em caracteres do ovo de Ithomiinae (chamada PCM, com 28 taxa e 32 caracteres), foram utilizados, para comparação, outros conjuntos de dados retirados da matriz de Brown (não publicada, mas descrita sucintamente em Brown & Henriques, no prelo). Esta matriz foi retrabalhada para dar 90 caracteres, obtidos do ovo (9), larva de 5º estágio (14), pupa (13), evolução da espécie (3), comportamento do adulto (8), química (5) e morfologia do adulto - asa, perna e genitália do macho - (38); estes caracteres foram polarizados de acordo com o grupo externo (principalmente Tellervo e Lycorea). As matrizes estão descritas na Tabela 4.

Tabela 4. Matrizes utilizadas.

Nome	Nº de espécies	Nº de caracteres	Descrição sucinta
PCM	28	32	Baseada somente em ovos.
KB1	47	90	Parte da matriz de K. Brown (Brown & Henriques, no prelo), com caracteres divididos e recodificados para este trabalho.
KB2	23	90	KB1 com as espécies que coincidem com as 28 da matriz PCM.
KB3	23	9	KB2 com os 9 caracteres do ovo.
KBPCM	28	113	28 espécies deste estudo com os 81 caracteres de KB1 (90 menos os 9 do ovo) mais os 32 caracteres de PCM.

III - RESULTADOS E DISCUSSÃO

1 - Morfologia geral do ovo de Ithomiinae e análise da polaridade

1.1 - Forma e tamanho

Há diferenças no formato geral do ovo entre as espécies examinadas. Alguns dos termos utilizados nas descrições abaixo constam na Figura 9, e a Figura 10 ilustra as principais formas de ovos encontrados em Ithomiinae.

O formato geral do ovo é oval, sendo geralmente mais alto do que largo, e a relação altura/diâmetro e os formatos da base e do topo conferem alguns atributos úteis para diferenciar as formas (Figs. 9 e 10).

A base do ovo (aderente ao substrato) pode ser achatada (Fig. 10b) ou afunilada (Fig. 10c). A base achatada, na qual a largura da base é igual ou pouco menor que o diâmetro na porção mediana do ovo, está presente em Danaus e Lycorea, sendo considerada assim como o estado primitivo. O outro estado (base afunilada, largura da base bem menor que o diâmetro) é considerado derivado. Este caráter pode variar dentro da população e talvez dependa da pressão que a fêmea exerce sobre o ovo no momento da oviposição.

O topo do ovo, onde se encontra a região micropilar, também apresenta dois aspectos básicos: afunilado (Fig. 10c) ou

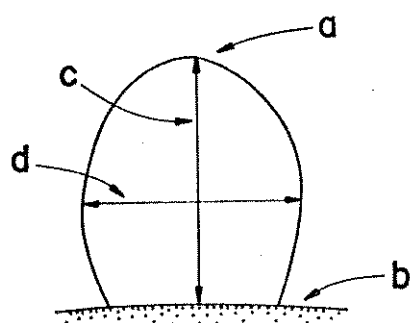


Figura 9. Termos utilizados na descrição do formato geral do ovo.

(a) topo do ovo, onde situa-se a região micropilar; (b) base do ovo, fixa no substrato; (c) eixo micropilar, comprimento ou altura; (d) eixo transversal, diâmetro ou largura.

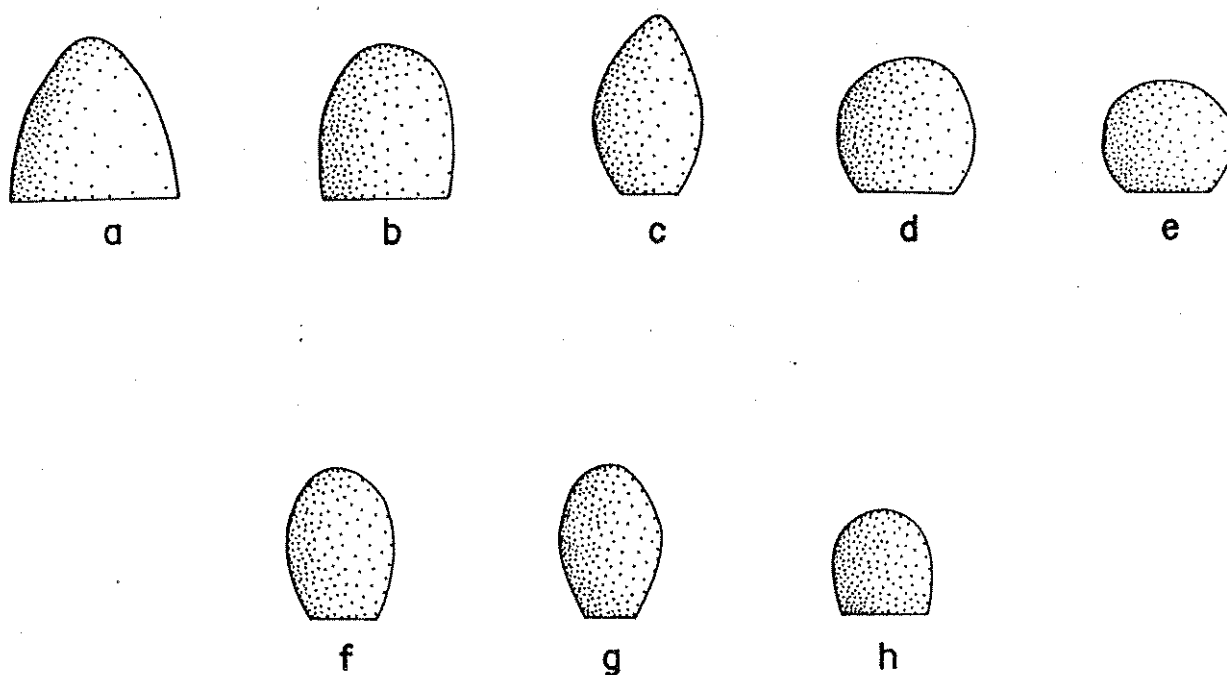


Figura. 10. Principais formatos de ovos em Ithomiinae e no grupo externo. Alguns gêneros podem apresentar mais de um formato geral. (a) *Danaus*, *Lycorea*; (b) *Aeria*, *Methona*, *Tellervo*, *Hypothyris*, *Oleria*, *Episcada philoclea*; (c) *Placidula*, *Mechanitis*; (d) *Epityches*, *Callithomia*, *Ithomia*, *Prittwitzia*; (e) *Episcada*, *Pteronymia*; (f) *Melinaea*; (g) *Thyridia*, *Prittwitzia*; (h) *Pseudoscada*, *Mcclungia*, *Hypoleria*, *Hyalenna*, *Dircenna*.

curvado (Fig. 10d). O topo curvado presente em Tellervo, Idea e Euploea, é considerado plesiomorfia. Os demais gêneros de Danainae tem topo afunilado.

A relação entre o eixo micropilar (altura) e o eixo transversal (diâmetro) define os dois tipos básicos de ovos de Lepidoptera, citados por Chapman, 1896 (apud Common, 1975) (ver Fig. 11). Segundo este autor, o tipo mais primitivo de ovo é o achatado, ou seja, aquele cujo diâmetro é bem maior que a altura (Fig. 11a) e o eixo micropilar paralelo a superfície; o tipo mais derivado seria o ovo mais alto do que largo, ou seja, com o eixo micropilar vertical ao substrato (Fig. 11b). Os ovos de Ithomiinae e Danainae (e provavelmente de todos os Nymphalidae) são do tipo vertical, porém há variações na relação eixo micropilar/eixo transversal.

A hipótese de Chapman da polaridade da razão altura/diâmetro, que considera o ovo mais achatado (pequenos valores da razão) como primitivo, deve ser vista com restrições como tendência geral em Lepidoptera (ver Fig. 12), uma vez que pode haver homoplasias considerando a ordem toda. A distinção entre ovo achatado e vertical não é natural, não tem base filogenética, e algumas vezes ambos os tipos de ovos ocorrem na mesma família e até no mesmo gênero (Hinton, 1981).

A comparação de ovos de Lycaenidae ou Riodinidae (ver Fig. 28c), que são achatados e com razão em torno de 0.5 (Downey & Allyn 1979, 1980, 1981, 1984), com os de Danainae ou Ithomiinae, deve levar à justaposição de atributos que nem são homólogos, uma vez que o ancestral que une Lycaenidae/Riodinidae

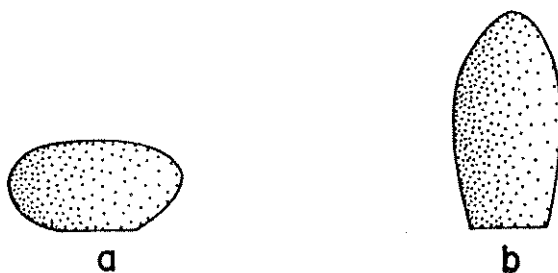


Figura 11. Os dois tipos básicos de ovos em Lepidoptera. (a) achatado, (b) vertical.

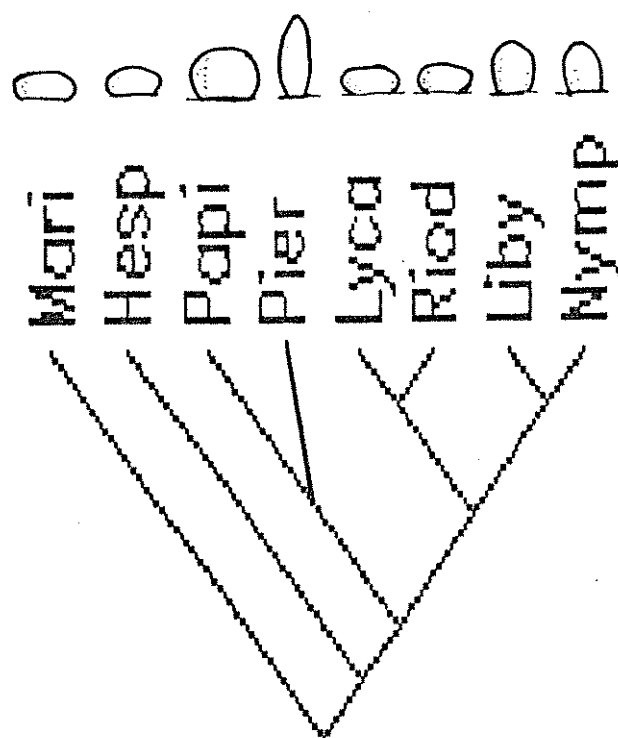


Figura 12. Relações filogenéticas das borboletas (segundo Scott, 1985) com os principais formatos de ovo (segundo Scott, 1986).

a Danainae/Ithomiinae é muito mais antigo em relação àquele ancestral que une Danainae a Ithomiinae (níveis diferentes de universalidade). Os ovos de Lycaenidae/Riodinidae também apresentam um padrão de escultura coriônica bem mais complexa que qualquer ovo de Nymphalidae.

Dentro do grupo monofilético composto por Danainae e Ithomiinae, sendo que a altura do ovo está correlacionado positivamente com o diâmetro do ovo ($r=.6262$, $n=347$), não seria aconselhável utilizar as duas medidas como caracteres separados. Ou seja, quanto mais alto o ovo, mais largo ele será. Usa-se, então, a razão altura/diâmetro como parâmetro de análise.

As razões possuem problemas estatísticos específicos. Por exemplo, a distribuição da razão não é normal, sendo mais inclinada para a direita e leptocúrtica do que as variáveis originais, tornando difícil a determinação de limites de confiança (Phillips, 1983; Arthur, 1984). Mesmo assim, as razões são intuitivamente satisfatórias como expressão da forma, e fornecem indicações válidas da relação geral entre a forma dos organismos estudados.

A Tabela 5 mostra a razão altura/diâmetro de alguns ovos de Danainae, retirados na maioria de tabelas e fotografias da literatura. Foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis na Análise de Variância de um fator. Esta análise indicou que as distribuições dos valores dos gêneros não são significativamente diferentes entre si, ao nível de 0.05 ($H=11.9241$). O teste indica que podem-se usar os valores em torno da média do grupo (1.46) como parâmetro de comparação. Pode-se considerar co-

Tabela 5. Razão entre altura e diâmetro de algumas espécies de Danainae e de Tellervo.

Gênero	Espécie	Razão ¹	Fonte ²	Média do Gênero ³
Euploea	mulciber	1.65	1	1.45
	core	1.53	2	
	midamus	1.18	2	
Idea	leucone	1.44	1	1.46
	leucone	1.47	1 *	
	leucone	1.48	2	
Amauris	crawshayi	1.61	1	1.62
	crawshayi	1.45	1 *	
	echeria	1.55	1	
	ochlea	1.88	2	
Ideopsis	juventa	1.76	1	1.72
	juventa	1.68	2	
Parantica	vitrina	1.87	1	1.62
	aspasia	1.23	1	
	aglaea	1.73	2	
	sita	1.66	2	
Tirumala	petiverana	1.3	1	1.43
	ishmoides	1.48	1	
	limniace	1.09	1	
	limniace	1.25	2	
	hamata	1.64	1	
	hamata	1.81	2	
Danaus	plexippus	1.32	1	1.33
	plexippus	1.52	2	
	plexippus	1.1	3	
	erippus	1.17	1	
	genutia	1.28	1	
	genutia	1.24	2	
	melanippus	1.46	1	
	philene	1.36	1	
	gilippus	1.51	1	
	chrysippus	1.34	1	
Lycorea	chrysippus	1.23	1 *	1.28
	chrysippus	1.45	2	
	cleobaea	1.28	3	
	zoilus	1.34	4	
Tellervo	zoilus	1.25	3	1.29
	zoilus	1.25	3	

1. Valores individuais.

2. Fonte: 1 = Kitching (1985), 2 = Ackery & Vane-Wright (1984), 3 = obs. pessoal, 4 = A.G. Orr. Em 2 e 4 os valores foram obtidos medindo-se as fotografias, e em 1 as medidas constavam em tabela (exceto as anotadas com *).

3. Danainae: média=1.46, desvio padrão=0.21, n=35.

mo plesiomorfia o estado encontrado no grupo externo, que foi uma razão entre 1.2 e 1.7 (pouco mais que um desvio padrão). Valores menores que 1.2 ou maiores que 1.7 seriam apomorfias. Em Danainae não há gênero com média menor que 1.2, e apenas um (*Ideopsis*) mostra média maior que 1.7.

Esta análise de polaridade coincidiu com a norma que diz "comum igual a primitivo", mas foi na verdade uma aplicação do método de determinação do estado ancestral de um caráter (Maddison *et al.*, 1984), já citado anteriormente. Na Figura 13, os gêneros foram rotulados por "M" (1.2 - 1.7) ou "A" (acima de 1.7), conforme os estados observados (Tab. 5); os nodos internos foram designados "M" se os braços eram "M" e "M" ou "M" e "A,M", resultando em "M" para o nodo do grupo externo.

As hipóteses para as séries de transformação do caráter razão altura/diâmetro estão representadas na Figura 14, considerando valores entre 1.2 e 1.7 como primitivo. As séries lineares 14a e 14b, onde a razão menor descende da maior, ou vice-versa, sem passar pelo valor intermediário, parece requerer maior número de passos sendo, portanto, mais improvável. Entre as hipóteses não lineares 14c e 14d, esta última parece mais adequada, uma vez que a razão maior que 1.7 já aparece em Danainae. Os ovos mais baixos e largos (razão menor que 1.2) seria o estado mais apomórfico, presente em Ithomiinae. Entretanto, algumas espécies de *Danaus* podem ter razão menor que 1.2.

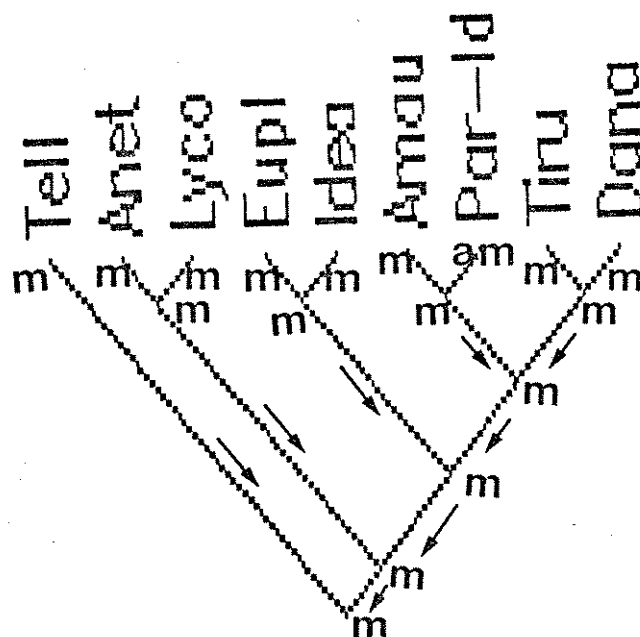


Figura 13. Determinação do estado ancestral, razão altura/diâmetro. M = razão entre 1.2 e 1.7, A = acima de 1.7.

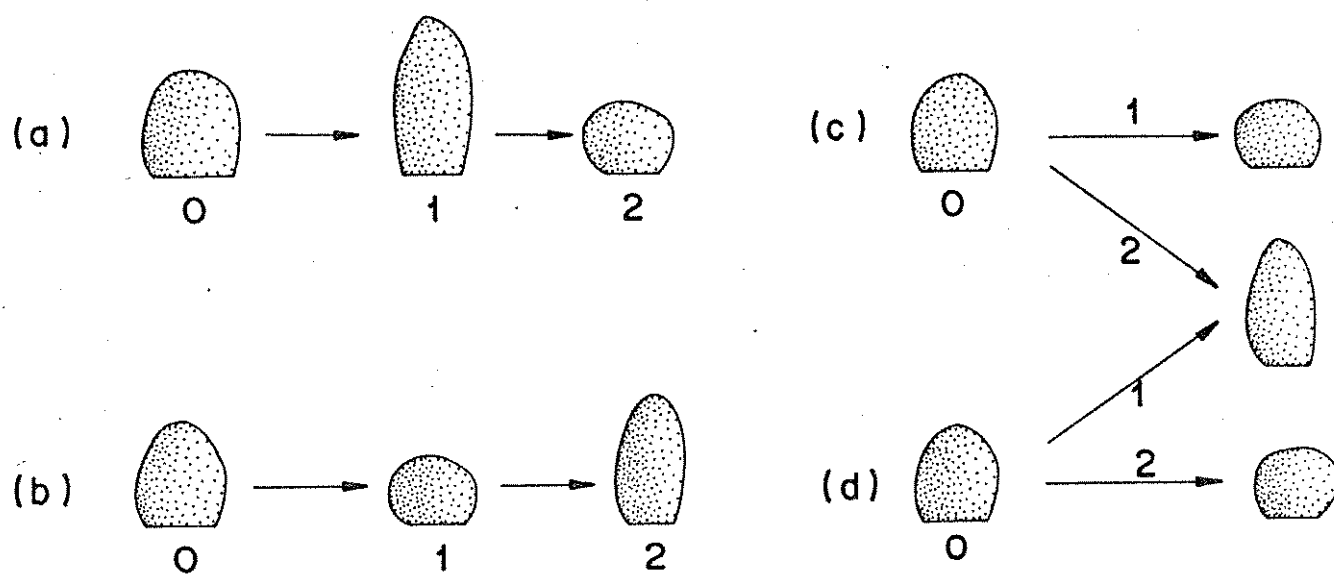


Figura 14. Hipóteses para as séries de transformação para a razão altura/diâmetro.

A tabela 6 mostra a razão altura/diâmetro para algumas espécies de Ithomiinae que não fazem parte do presente trabalho. A tabela 7 mostra a média dos seguintes dados para cada espécie estudada: altura, diâmetro e razão altura/diâmetro; número de nervuras longitudinais e transversais. Esta tabela foi utilizada na designação dos estados dos caracteres 1, 5 e 6.

Tabela 6. Razão entre altura e diâmetro de outras espécies de Ithomiinae. Dados obtidos da literatura.

Gênero	Espécie	Razão	Fonte
Tithorea	tarricina	1.35	1 *
Oleria	zelica	2	4
Dircenna	relata	1.17	5
Ceraticada	canaria	1.16	7
Pteronymia	notilla	1.2	2
Hypoleria	cassotis	1.17	6
Hymenitis	nero	1.07	3

1. Fonte: 1= Muyshondt et al. (1976); 2= Young (1974a); 3= Young (1972); 4= Young (1974b); 5= Young (1973); 6=Young (1978b); 7= Brown & D'Almeida (1970). Valores obtidos de tabelas, exceto o anotado com *.

Tabela 7. Dados quantitativos das espécies estudadas¹. (Ithorea harmonia não entrou nos totais)

Espécie	Altura			Diâmetro			Comp/Diam			Longitudinais			Transversais		
	n	x	dp	n	x	dp	n	x	dp	n	x	dp	n	x	dp
<u>Ithorea harmonia</u>	9	0.90			0.67			1.34		10.00			10.00		
<u>Aeria plena</u>	12	0.84	0.04	12	0.65	0.03	12	1.31	0.07	8	22.00	1.85	10	12.70	1.06
<u>Methona themisto</u>	11	1.41	0.07	11	1.09	0.07	11	1.30	0.07	9	24.33	0.50	19	14.11	1.05
<u>Placidula euryanassa</u>	17	1.00	0.07	16	0.66	0.05	16	1.53	0.17	8	18.63	0.74	16	17.63	1.54
<u>Melinasa ludovica</u>	9	1.28	0.09	9	0.95	0.04	9	1.34	0.08	7	12.14	0.69	3	9.33	1.53
<u>Ithyridia psidia</u>	10	0.89	0.05	10	0.68	0.05	10	1.32	0.08	7	29.14	2.04	11	17.73	1.19
<u>Mechanitis polymnia</u>	29	1.44	0.06	30	0.71	0.04	29	2.03	0.15	30	13.17	0.83	29	17.00	0.96
<u>Mechanitis lysimnia</u>	25	1.40	0.08	25	0.74	0.06	25	1.90	0.19	20	14.55	1.16	22	17.18	2.02
<u>Oleria aquata</u>	4	0.95	0.01	4	0.75	0.04	4	1.26	0.05	2	21.00	2.83	1	13.00	0.00
<u>Epityches eupomae</u>	26	0.73	0.04	27	0.64	0.04	25	1.15	0.10	28	18.00	1.72	29	15.00	1.63
<u>Hypothyris ninonia</u>	29	0.95	0.04	29	0.76	0.04	28	1.25	0.07	17	22.41	1.42	24	12.25	0.90
<u>Hypothyris euclea</u>	19	0.83	0.08	19	0.60	0.08	19	1.44	0.36	11	22.46	0.69	20	11.45	1.00
<u>Ithomia lichyi</u>	20	0.79	0.06	20	0.63	0.04	19	1.27	0.12	11	14.09	1.22	10	12.20	0.42
<u>Ithomia drymo</u>	4	0.66	0.05	4	0.59	0.01	4	1.13	0.10	4	17.25	1.71	4	12.25	0.50
<u>Ithomia agnosia</u>	14	0.80	0.05	14	0.61	0.05	14	1.33	0.09	12	16.50	1.45	24	14.00	1.14
<u>Callithomia lenea</u>	3	0.93	0.03	3	0.75	0.09	3	1.26	0.18	2	21.50	0.71	4	13.25	0.50
<u>Darcenna dero</u>	4	0.62	0.02	6	0.57	0.01	4	1.08	0.02	6	19.33	0.82	3	12.33	0.58
<u>Hyalenna pasqua</u>	13	0.79	0.06	13	0.69	0.03	13	1.16	0.10	9	20.00	1.12	18	18.44	1.46
<u>Praitwitzia hymenaea</u>	23	0.68	0.05	23	0.52	0.08	23	1.33	0.15	20	20.90	1.94	26	16.62	1.63
<u>Episcada clausina</u>	8	0.59	0.06	10	0.64	0.07	8	0.92	0.07	8	22.75	1.04	10	14.70	0.95
<u>Episcada philoclea</u>	16	0.60	0.05	19	0.59	0.03	16	1.03	0.12	15	26.27	2.49	16	28.94	2.41
<u>Episcada carcinia</u>	9	0.60	0.02	9	0.52	0.02	9	1.16	0.07	9	23.00	0.87	9	18.11	1.62
<u>Pteronymia carlia</u>	7	0.71	0.03	7	0.64	0.04	7	1.12	0.06	6	25.33	2.34	8	16.38	0.92
<u>Pseudoscada erruca</u>	11	0.75	0.05	11	0.68	0.05	11	1.10	0.05	16	21.00	1.21	17	14.53	1.07
<u>McClungia salomina</u>	20	0.73	0.05	20	0.63	0.03	20	1.16	0.10	20	19.75	0.77	20	12.15	1.04
<u>Hypolaria adasa</u>	2	0.83	0.04	2	0.75	0.00	2	1.10	0.05	2	22.50	0.71	4	15.25	0.96
TOTAL	351	0.91	0.28	360	0.67	0.12	347	1.36	0.32	297	19.53	4.36	367	15.61	3.84

1. n = número estudado, x = média; dp = desvio padrão.

1.2 - Número de nervuras

A polaridade do número de nervuras transversais e do número de nervuras longitudinais foi estimada através do método de codificação de intervalos de Archie (1985). A Figura 15 apresenta o número médio de nervuras longitudinais e transversais, ordenados; o gráfico mostra a média $\pm$ desvio padrão. Para simplificar a análise, será considerado um desvio padrão geral de 2 unidades. Os valores ordenados não mostram uma descontinuidade marcante. Segundo Archie (1985), não há intervalos se nenhuma das amostras difere mais do que "c" desvios padrão (c é uma constante arbitrária, geralmente 1.0). Sendo assim, a distribuição dos valores das nervuras longitudinais e transversais não fornece variação para codificar como caráter. Pode-se usar então a média destes valores como parâmetro.

Existem então três estados para as nervuras, que seriam valores abaixo, em torno e acima da média (Fig. 16). Para as nervuras longitudinais serão considerados os estados "x" (menor que 19), "y" (entre 19 e 23) e "z" (maior que 23), e para as transversais os estados "a" (menor que 17), "b" (entre 17 e 21) e "c" (maior que 21) (Fig. 16).

Para encontrar o estado mais primitivo e a suposta série de transformação, utilizou-se o método de Maddison et al. (1984) para caracteres de multiestado ordenados. Considerando o cladograma do grupo externo, um nodo é rotulado conforme as faixas mais próximas se não há intersecção nas faixas, caso contrário o nodo é rotulado pela intersecção. Por exemplo, "p" e "qr"

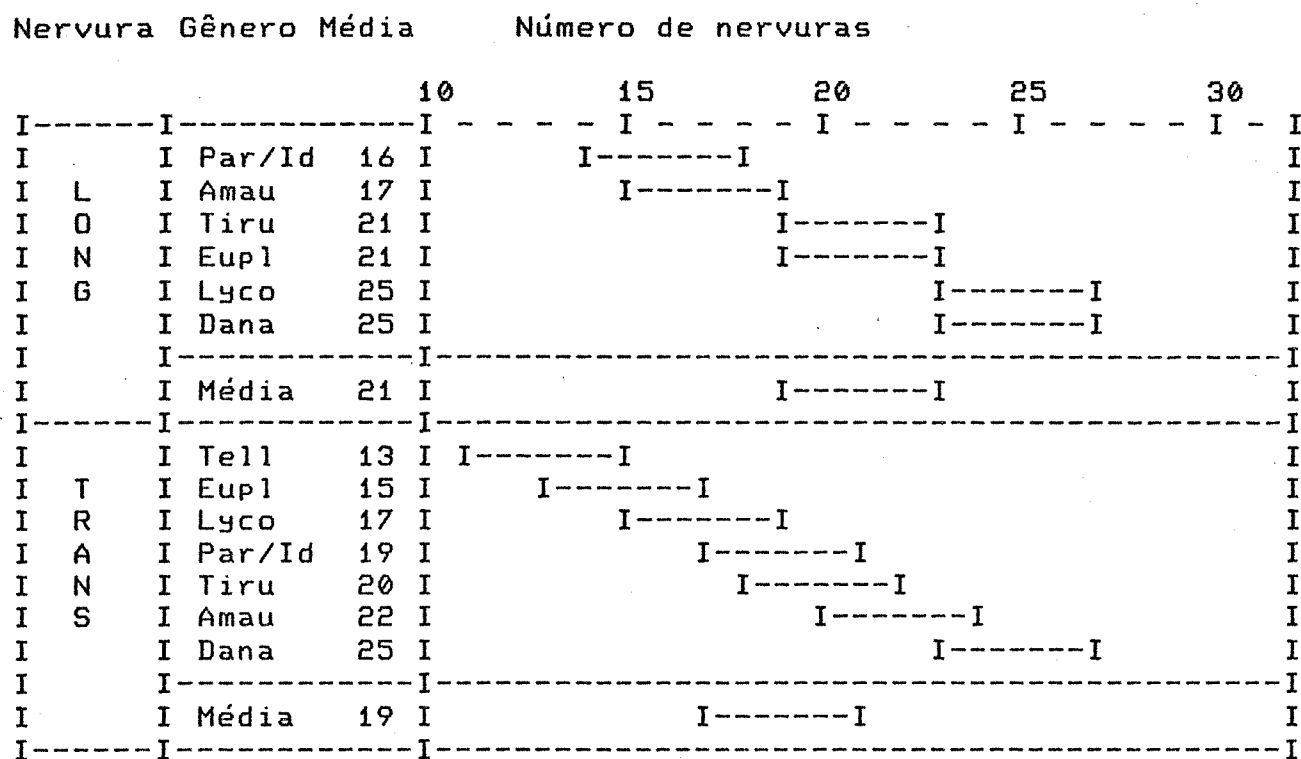


Figura 15. Número médio de nervuras longitudinais e transversais nos gêneros de Danainae.

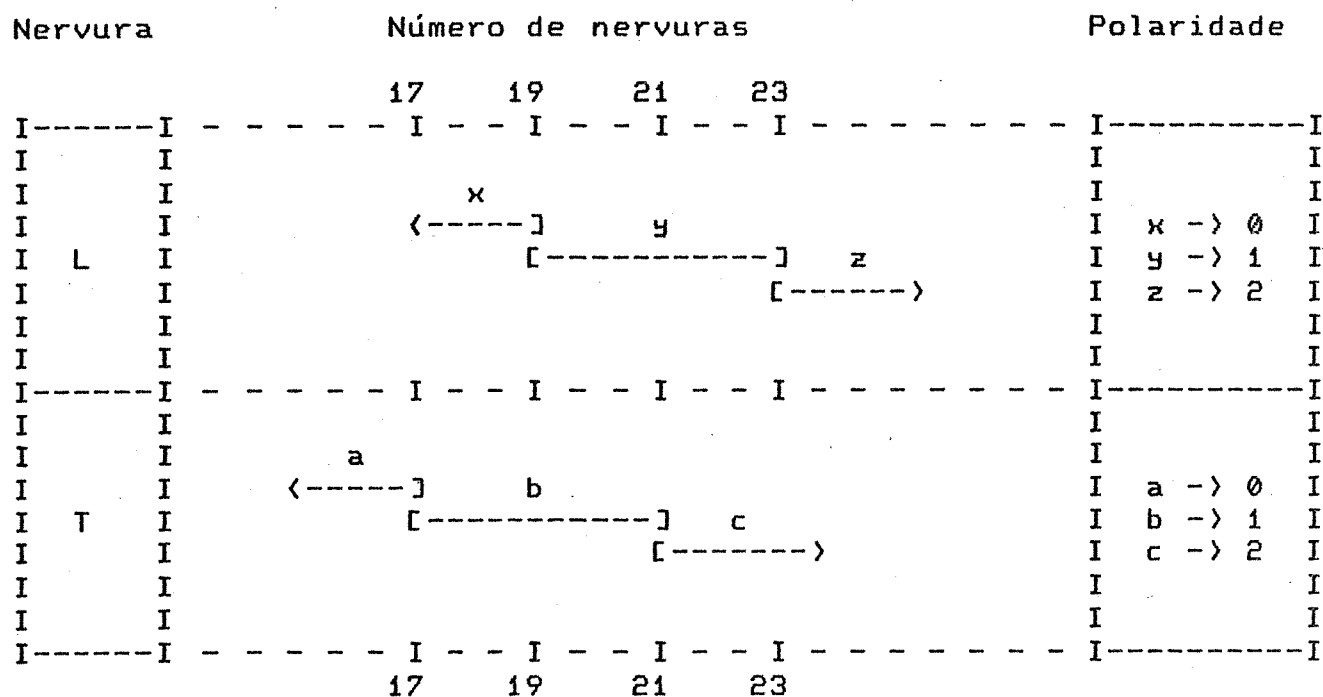


Figura. 16. Polaridades dos estados das nervuras longitudinais (L) e transversais (T).

produz "pq" e "q" e "pq" produz "q" (Fig. 17).

Aplicando este método em cada nodo do cladograma do grupo externo (ver Fig. 18), obtem-se "xy" para longitudinal (ou seja, menor ou igual a 23), e "ab" para transversal (ou seja, menor que 21), que seriam os estados mais primitivos, com decisão ambígua para ambos caracteres. Trocando a posição de Euploea/Idea com Anetia/Lycorea (Fig. 19), continua "xy" para longitudinal, mas com "a" para transversal, tornando inequívoca a decisão para transversal.

O ancestral hipotético que une Tellervo a Danainae (nodo do grupo externo) poderia ter menos que 19 ou entre 19 e 21 nervuras longitudinais, e como Tellervo apresenta menos de 19, este será considerado o mais plesiomórfico; o mais apomórfico seria mais do que 23 nervuras. Com relação à nervura transversal, plesiomorfia seria menos do que 17 nervuras, presente em Tellervo, Euploea e Idea, o estado intermediário entre 17 e 21 e o estado mais apomórfico seria um número maior do que 21 nervuras transversais.

Os ovos de Ithomiinae estudados (Tabela 7) são comparados com estes valores, vendo onde se enquadram na distribuição do grupo externo, dando-se o estado adequado conforme a Figura 16.

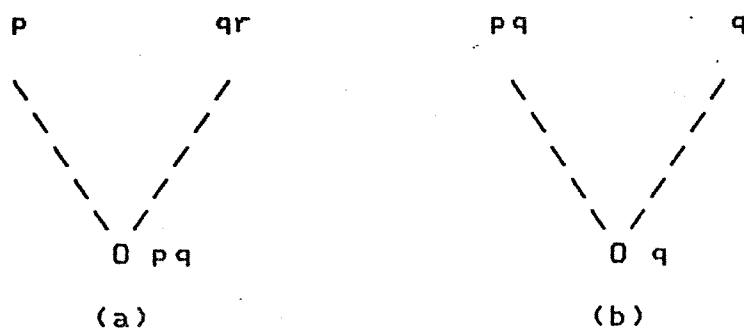


Figura 17. Método para designar o estado ancestral. (a) não há intersecção: p e qr; (b) há intersecção: xy e y.

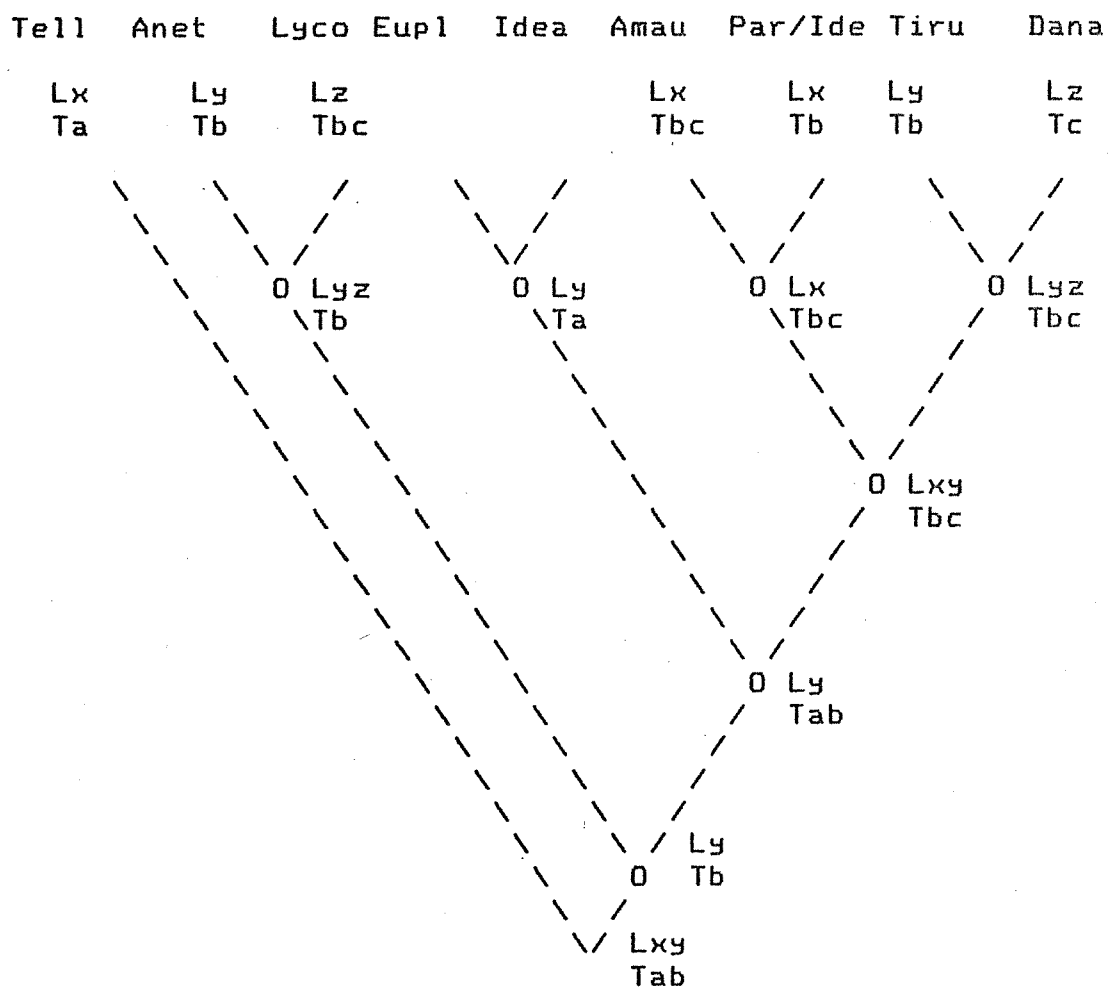


Figura 18. Avaliação da polaridade do número de nervuras longitudinais (L) e transversais (T).

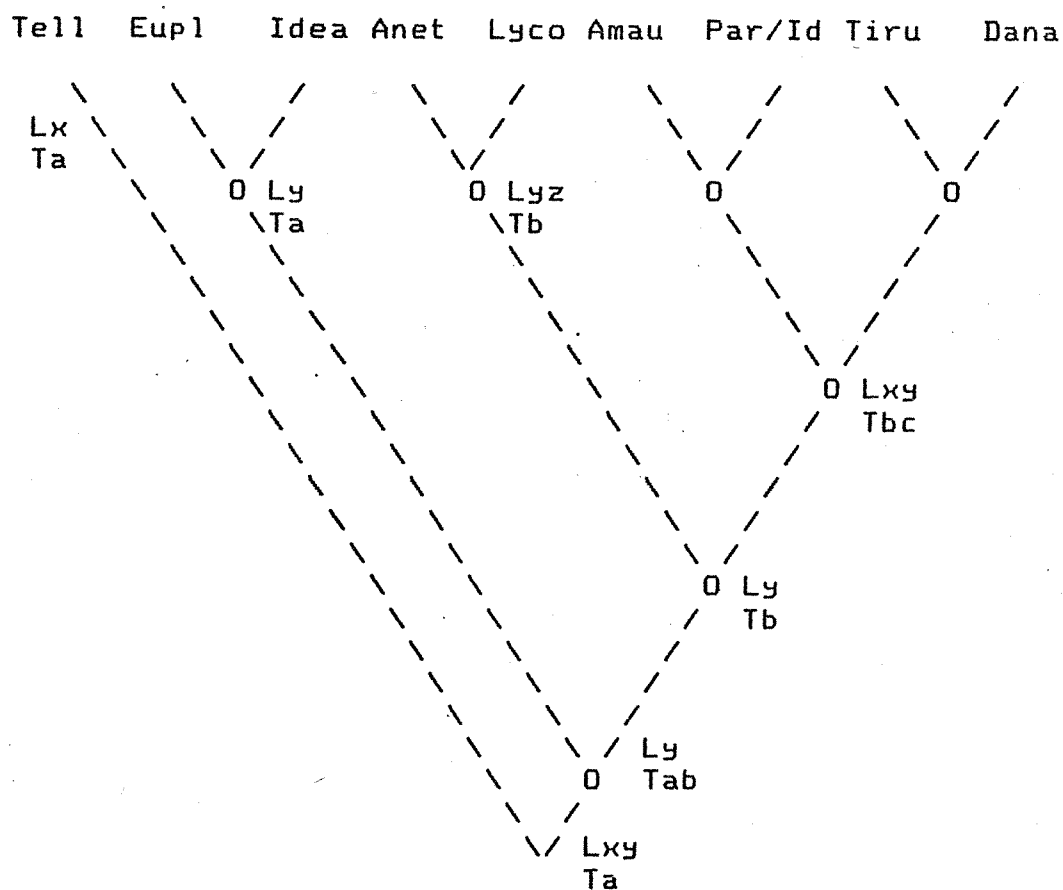


Figura 19. Avaliação da polaridade do número de nervuras longitudinais (L) e transversais (T). Invertendo as posições de Euploea/Idea com Anetia /Lycorea.

1.3 - Escultura coriônica

1.3.1 - Padrão de células e nervuras

O córion, que é a casca ou cobertura externa do ovo, pode ser esculpido em diferentes padrões. As nervuras, também chamadas de friso ou parede, são proeminências coriônicas (ou arestas), cuja forma, textura ou padrão definem diferentes tipos de ovos. Célula, disco celular ou impressão da célula folicular é a área inter-nervuras, uma depressão ou cavidade do córion entre nervuras elevadas. A palavra "célula" utilizada aqui não tem relação direta com as células citoplasmáticas, a unidade básica da citologia.

Em Ithomiinae (Figs. 20-23), a estrutura coriônica consiste basicamente de uma série de nervuras longitudinais e transversais, formando células retangulares ou hexagonais. O padrão das nervuras e o tipo de células definem os padrões básicos de ovos em Ithomiinae.

No padrão tipo "A" (Figs. 20 e 21a-e), as nervuras que saem da base chegam ao topo, fundindo-se em diferentes proporções. As células são sempre retangulares, sendo maiores, geralmente, na porção mediana, e gradualmente menores em direção à região micropilar. As células próximas ao topo podem ser retangulares (Figs. 20d-e, 21a,d,e) ou arredondadas (Fig. 20a-c).

No segundo tipo de ovo (tipo "B" - Figs. 21f, 22a-c) o "corpo" do ovo que compreende as porções mediana e basal (50 a

60% da altura) possui células retangulares. Acima desta altura as células mudam de formato, tornando-se hexagonais. Não há continuação das nervuras longitudinais, formando-se uma anastomose de células. As células hexagonais são grandes, côncavas e com ângulo arredondado nas intersecções das nervuras. As células continuam assim até o topo, onde diminuem de tamanho repentinamente para dar lugar às células da região micropilar.

O terceiro tipo de ovo ("C" - Figs. 22d-f, 23a-c) é aparentemente muito semelhante ao anterior. As células retangulares chegam até cerca de 70 a 95% da altura do ovo, quando então ocorre fusão das nervuras longitudinais. A partir deste ponto começam as células hexagonais, que são grandes e com ângulo reto nas intersecções das nervuras, e com o disco celular não côncavo.

Algumas espécies apresentam características mistas dos padrões "B" e "C", como as da Figura 23d-f.

Os tipos de ovos "A" e "B" são encontrados no grupo externo. Aplicando-se o método de Maddison et al. (1984), obtem-se "A,B" no nodo do grupo externo (Fig. 24). Esta é uma decisão ambígua, pois o primeiro ancestral hipotético comum ao grupo externo e Ithomiinae tanto pode ter tido o padrão A como o B. Para tornar a decisão inequívoca, ter-se-ia que encontrar a alternativa mais parcimoniosa.

Com o nodo do grupo externo como "A" teria mais passos (Fig. 25 - mudança do nodo para Tellervo e do nodo para o ramo que daria origem aos itomíneos do estudo considerados mais primitivos, como Tithorea, Aeria e Methona), enquanto se a designação

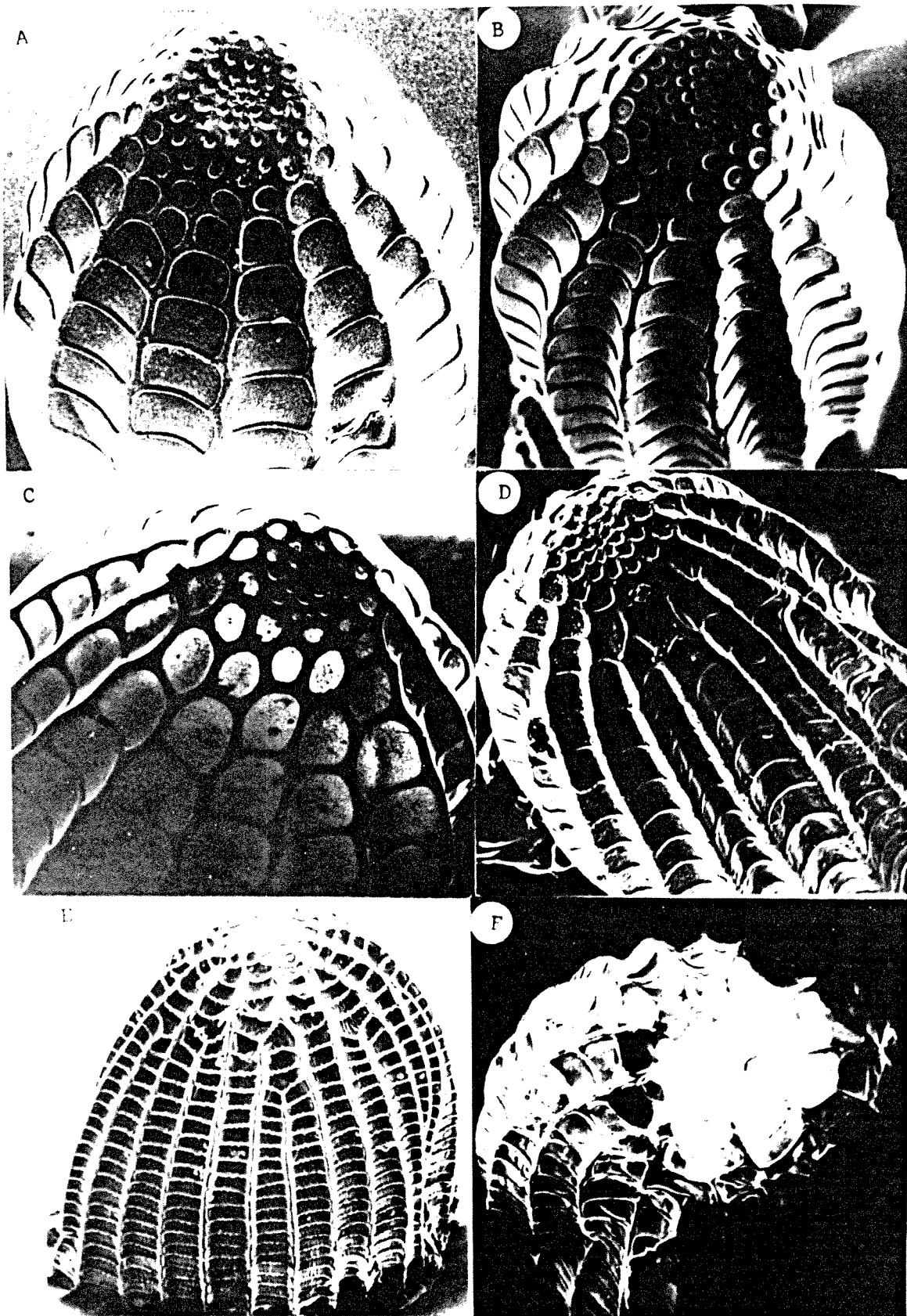


Figura 20. Padrão de ovo tipo "A". Mechanitis polymnia, (a) 160x, (b) 100x; (c) Mechanitis lysimnia, 210x; (d) Placidula euryanassa, 200x; (e) Episcada philoclea, 185x; (f) Episcada clausina, 210x.

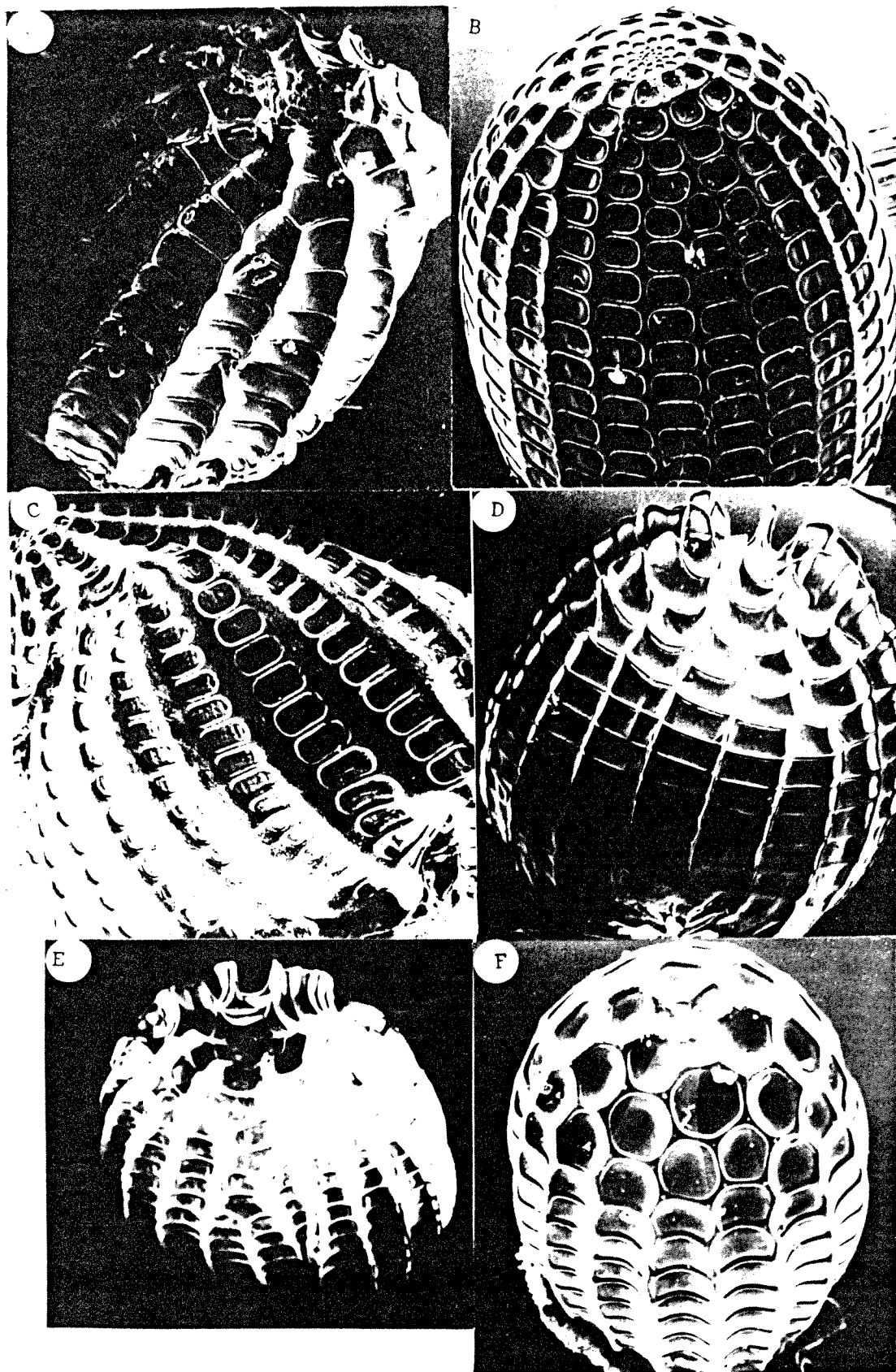


Figura 21. Padrão de ovo tipo "A" (a-e) e "B" (f). (a) Epityches eupompe, 180x; (b) Lycorea cleobaea (Danainae), 95x; (c) Danaus gilippus (Danainae), 170x; (d) Dircenna dero, 200x; (e) Hyalenna pascua, 165x; (f) Ithorea harmonia, 95x.

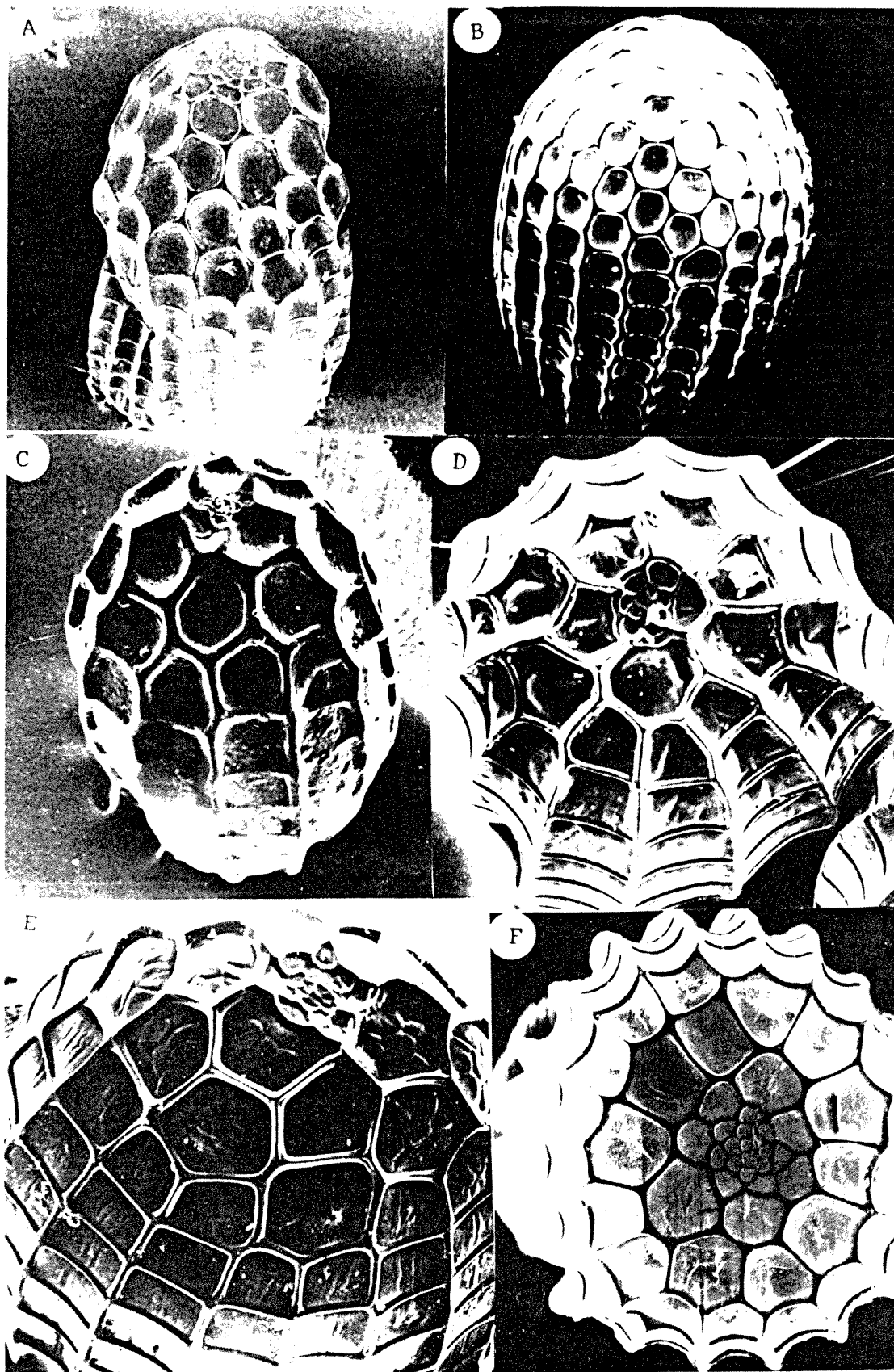


Figura 22. Padrão de ovo tipo "B" (a-c) e "C" (d-f). (a) Aeria olena, 100x; (b) Methona themisto, 55x; (c) Melinaea ludovica, 95x; (d) Ithomia lichyi, 180x; (e) Oleria aquata, 180x; (f) Prittwitzia hymenaea, 200x.

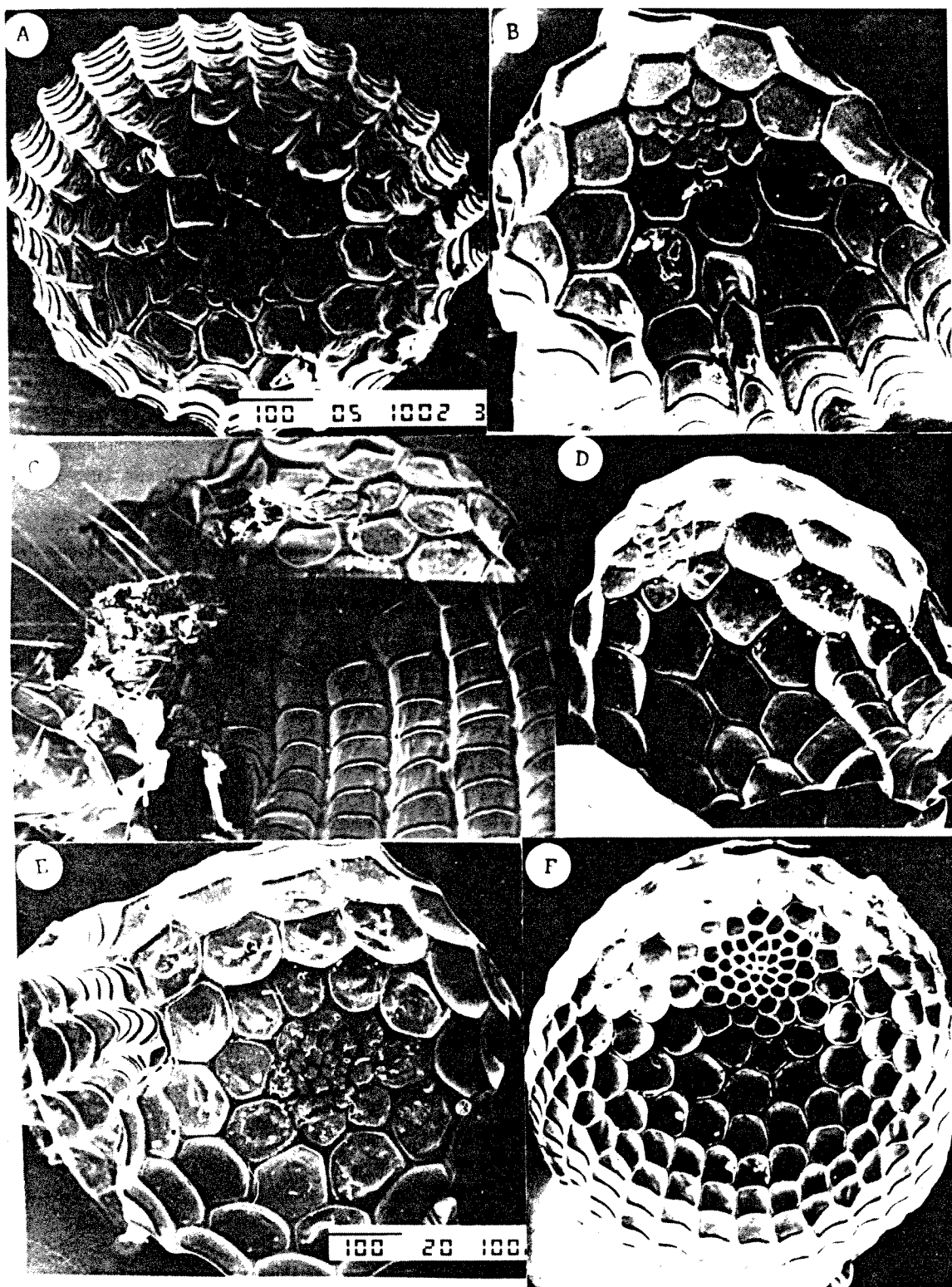


Figura 23. Padrão de ovo tipo "C" (a-c) e misto de "B" e "C" (d-f). (a) Pteronymia carlia, 150x; (b) McClungia salonina, 200x; (c) Pseudoscada erruca, 150x (larva eclodindo); (d) Hypothyris euclea, 200x; (e) Hypothyris ninonia, 150x; (f) Thyridia psidii, 180x.

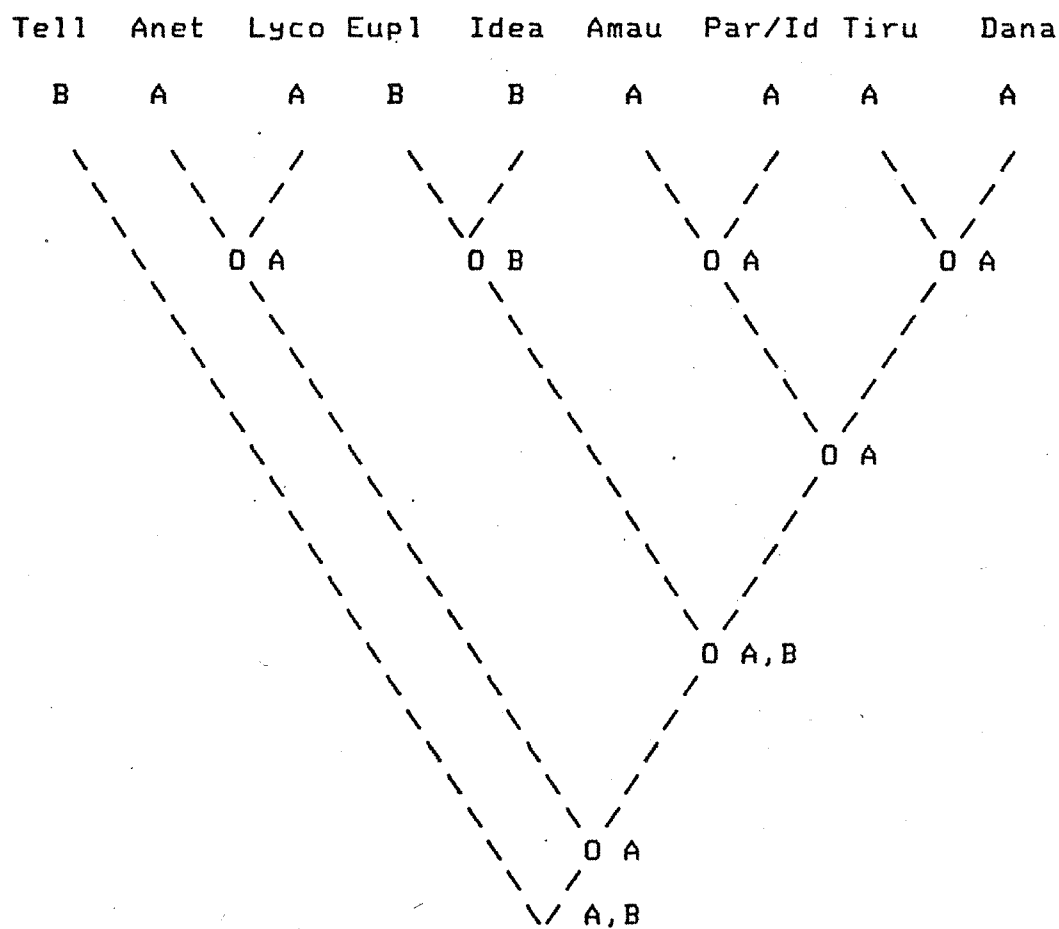


Figura 24. Avaliação da polaridade dos padrões "A" e "B". O nodo do grupo externo possui decisão ambígua.

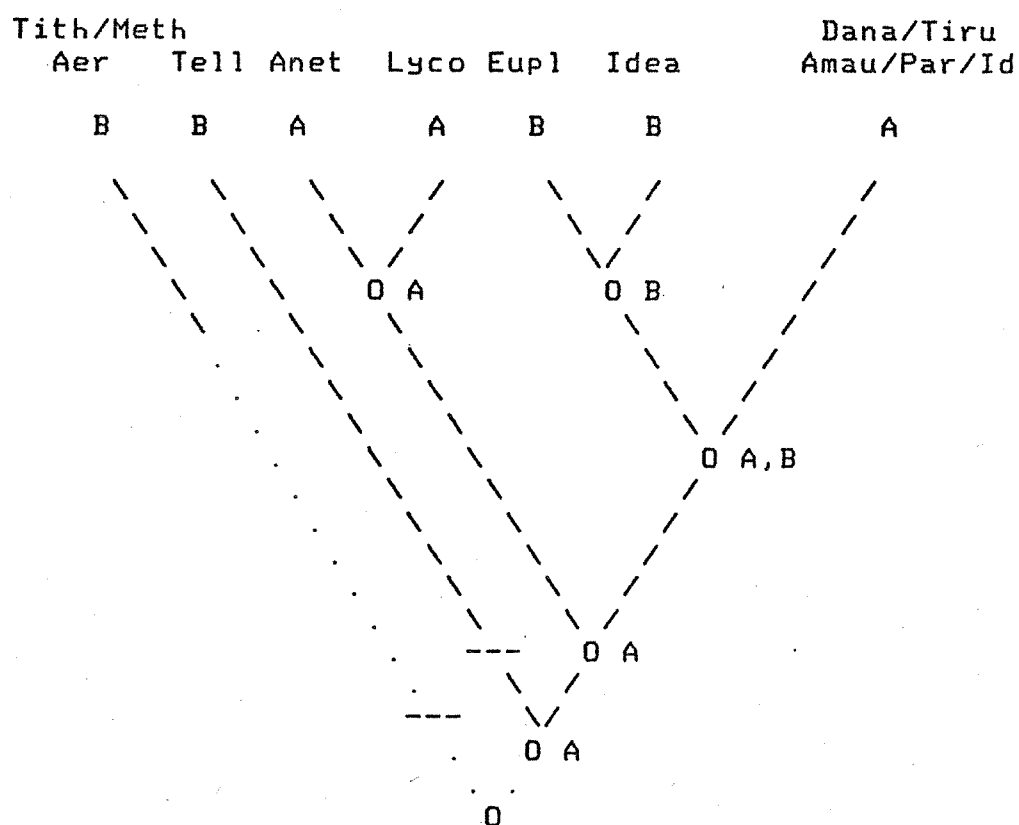


Figura 25. Avaliação da polaridade dos padrões "A" e "B". Considerar o nodo do grupo externo como "A" requer dois passos.

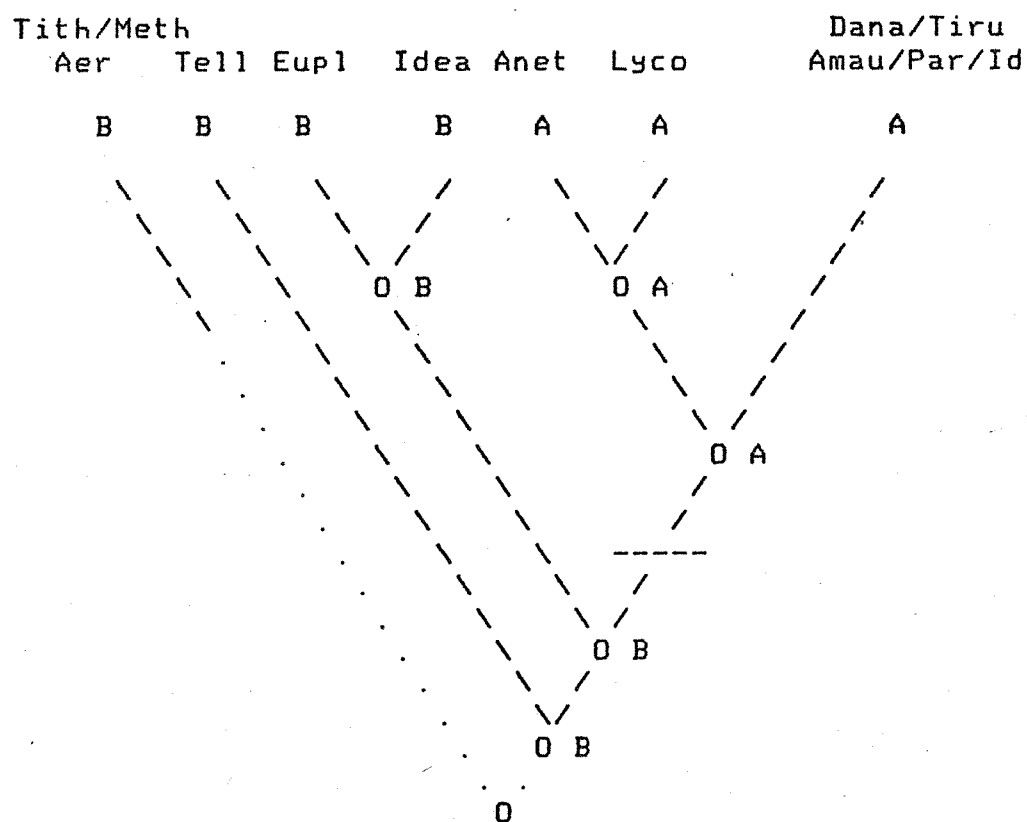


Figura 27. Avaliação da polaridade dos padrões "A" e "B". Alterando as posições Eup/Idea com Ane/Lyc torna a decisão inequívoca para "B".

fosse "B" necessitaria de menos mudanças (Fig. 26 - 1 passo, mudança do nodo para o ramo de Danainae).

A troca de posição entre os ramos (considerados parafiléticos) de Euploea/Idea e de Lycorea/Anetia (Fig. 27) corrobora a decisão inequívoca para "B" como tipo ancestral de ovo, apoiando-a como mais parcimoniosa. O padrão tipo "C", encontrado apenas em Ithomiinae, seria o estado mais apomórfico da série de transformação.

Além do critério de estimar a polaridade dos caracteres da escultura coriônica através da comparação com o grupo externo, foi realizada uma tentativa de se observar uma mudança na sequência do padrão coriônico na formação de ovos no oviduto. Isto foi feito com o intuito de verificar alguma polaridade, alguma sequência de indução embriônica na ontogenia dos ovos. Não foi observada nenhuma diferença no padrão coriônico (Fig. 32c), mesmo quando o ovo estava "em formação" no início do oviduto, muito embora não tenha sido feito um acompanhamento detalhado deste desenvolvimento.

Subpadrões do tipo "A"

Como visto anteriormente, o ovo tipo "A" possui um tipo de célula (geralmente retangular) e as nervuras que saem da base podem chegar ao topo ou não. Neste último caso, uma célula pentagonal une as nervuras adjacentes àquela que desapareceu, fundindo duas colunas em uma só. A partir de então as células continuam retangulares até o topo (Figs. 20d-f e 21a,d,e).

A fusão das nervuras longitudinais ocorre a partir da sexta célula antes do topo ("anullus"), envolvendo de 10 a 60% das nervuras longitudinais, conforme a espécie. As demais nervuras longitudinais que saem da base chegam ao topo (cerca de 40 a 90%).

Em Mechanitis polymnia e M. lysimnia (Fig. 20a-c), geralmente 90% das nervuras chegam ao topo. Nos ovos de Placidula euryanassa (Fig. 20d), Epityches eupompe (Fig. 21a), Episcada philoclea e E. clausina (Fig. 20e,f), de 60 a 80% das nervuras longitudinais que saem da base chegam ao topo. Nos ovos de Hyalenna pascua e Dircenna dero (Fig. 21d,e), das nervuras que saem da base, 40 a 50% chegam ao topo.

No grupo externo, a porcentagem de nervuras longitudinais que chegam ao topo é cerca de 90% em Anetia briarea e cerca de 60 a 80% em Danaus e Lycorea (Fig. 21b,c). O subpadrão mais primitivo será considerado quando cerca de 90% das nervuras chegarem ao topo, sendo o próximo da sequência um valor de 60 a 80%. O mais derivado será quando 40 a 50% das nervuras chegarem ao topo, não observado em Danainae.

O formato das células na região de transição próximo ao topo do ovo pode continuar o mesmo da porção mediana (células retangulares, Figs. 20d-f, 21a,d,e), ou tornar-se arredondado e pequeno (Fig. 20a-c). Neste último caso, pode haver de 2 a 3 séries destas pequenas e arredondadas células, como em Mechanitis lysimnia (Fig. 20c) ou de 3 a 5 séries, como em M. polymnia (Fig. 20a,b). A presença de células do mesmo formato, presentes em Danaus e Lycorea, será considerada plesiomorfia.

Subpadrões dos tipos "B" e "C"

Os ovos dos tipos "B" e "C" se caracterizam por possuírem células retangulares na porção mediana e células hexagonais no terço superior. Desta forma, as nervuras longitudinais destes tipos de ovos nunca chegam até o topo.

O alcance das nervuras longitudinais, ou seja, até que altura as células retangulares atingem antes de mudarem de forma, varia entre as espécies estudadas. Algumas vezes as nervuras longitudinais atingem até cerca de 50 a 70% da altura do ovo, da base para o topo, e em outras vezes elas chegam até cerca de 75 a 95% da altura do ovo.

A primeira situação, que é comum no ovo tipo "B" (Figs. 21f, 22a-c, 23d,e), está presente também em Tellervo (e provavelmente em Euploea e Idea), e será considerada como estado primitivo. A segunda situação, que é um alcance de 75 a 95% da altura do ovo (Figs. 22d-f, 23a-c,f), é comum no ovo tipo "C" e não ocorre no grupo externo, será considerada como estado derivado.

O ângulo formado pela junção das nervuras das células hexagonais pode ser arredondado ou reto. O ângulo arredondado (Figs. 21f, 22a-c, 23f) é encontrado no grupo externo, e o reto (Figs. 22d-f, 23a-e) não.

O disco celular das células hexagonais pode ser côncavo (Figs. 21f, 22a-c, 23d,e) (plesiomorfia - Tellervo) ou normal (Figs. 22d-f, 23a-c,f).

As nervuras das células hexagonais podem ser normais (Figs. 21f, 22a,b,d-f, 23a,d-f) (plesiomorfia - Tellervo), ou elevadas, grossas (apomorfia - Figs. 22c e 23b,c).

A região de transição para o "annulus" pode ter uma série de células hexagonais menores (Figs. 21f, 22d,f e 23a-c) (plesiomorfia - Tellervo), ou uma série intermediária e uma série menor (apomorfia - Figs. 22a,b, 23f), ou ainda transição sem células definidas (Figs. 22c e 35a).

Outros padrões

Os lepidópteros apresentam grande diversidade de padrões de escultura coriônica, e as Figuras 28 e 29 ilustram alguns destes padrões em outros grupos de borboletas e em algumas mariposas.

O córion pode ser ricamente ornamentado, possuindo projeções, protuberâncias ou cavidades (alguns ilustrados nas Figuras 28a-c,f). Muito comum é o padrão de células dispostas como andares de um prédio, com as nervuras longitudinais e transversais formando células retangulares ou arredondadas (Fig. 29d-f). Em outros ovos, o córion não possui padrão de nervação (Fig. 28d,e), sendo praticamente liso.

O córion pode se apresentar com nervuras transversais e longitudinais regulares, formando pequenas depressões entre elas (Fig. 29c). Em mariposas é comum o padrão de mosaico regular de células com 5 a 8 lados (Figs. 29b e 37a,b). Há ainda outros pa-

drões, como por exemplo, os da Figura 29a. Scott (1986) ilustra com desenhos vários outros padrões.

Os padrões existentes em Ithomiinae e Danainae parecem não ocorrer em outros grupos, corroborando talvez os argumentos para a monofilia destas duas subfamílias. Alguns ninfalídeos (Fig. 29d, por exemplo), entretanto, apresentam padrões semelhantes aos tipos "B" e "C", embora sejam diferentes em outras características, indicando ou que este padrão evoluiu mais de uma vez em Nymphalidae ou que há convergência quanto a este padrão geral nesta família.

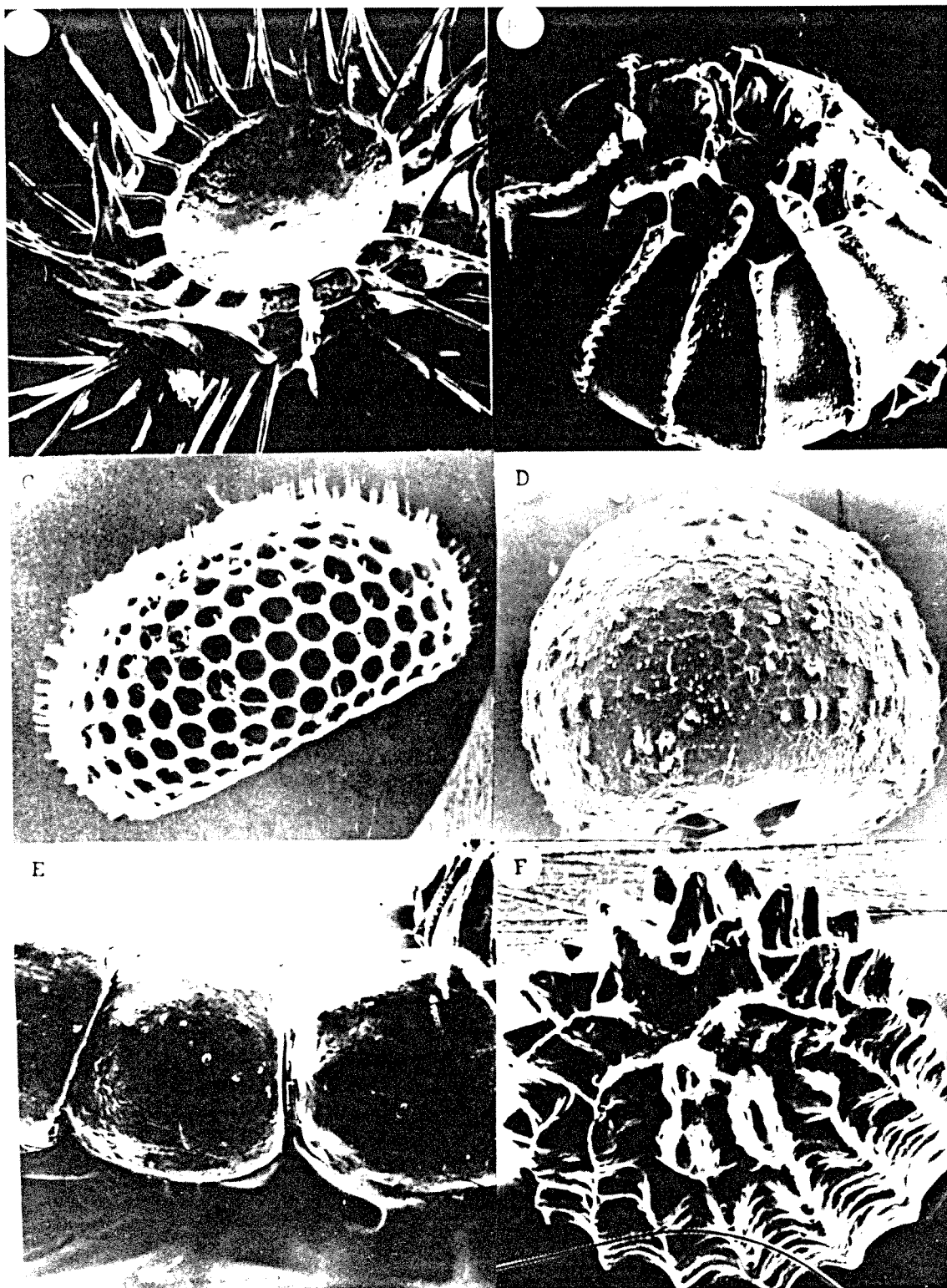


Figura 28. Ovos de outros grupos. (a) Biblis hyperia, 125x; (b) Dynamine mylitta, 180x; (c) Calycopis sp, 105x; (d) Papilio scamander, 50x; (e) Hamadryas amphinome, 60x; (f) Hamadryas epinome, 100x. Nymphalinae: a, b, e, f; Lycaenidae: c; Papilionidae: d.

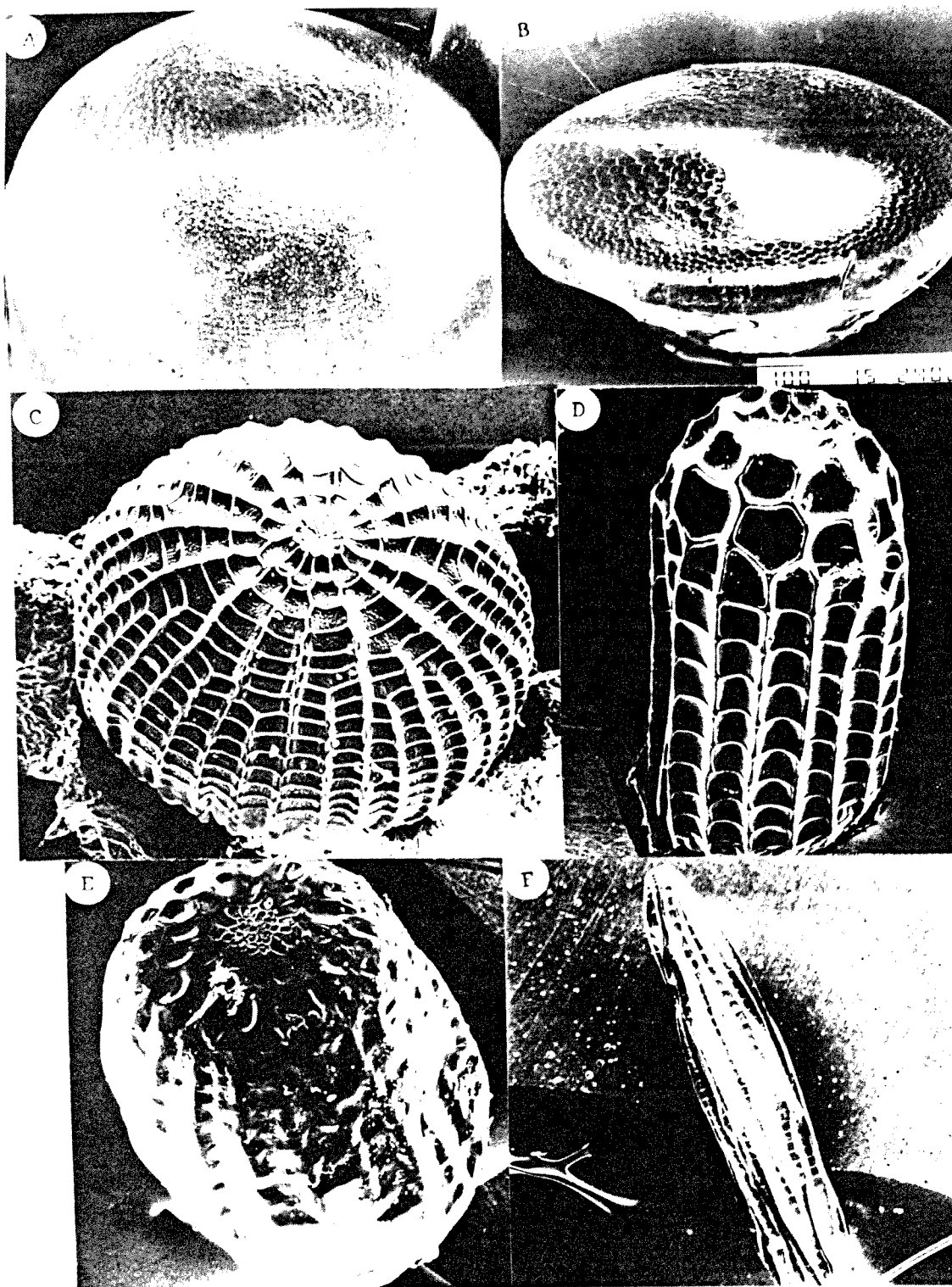


Figura 29. Ovos de outros grupos (continuação). (a) Brassolis sophorae, 75x; (b) Hyalurga syma, 100x; (c) não identificado (planta de alimentação é Tournefortia paniculata, Boraginaceae); (d) Heliconius ethilla narcaea, 90x; (e) Actinote sp, 160x; (f) Anteos clorinde, 90x. Brassolini: a; mariposa: b, c; Nymphalinae: d, e; Pieridae: f.

1.3.2 - Formato e tamanho relativo das células

Na porção mediana do ovo, o disco celular sempre tem o formato retangular, e é delimitado pelas paredes longitudinais e pelas paredes transversais. A distância entre estas paredes varia, fornecendo diferentes graus de alongamento, no sentido transversal (Fig. 30), do disco celular.

Esta relação entre o comprimento da parede longitudinal e da parede transversal das células da porção mediana permite distinguir duas relações principais entre as espécies estudadas.

Tellervo possui células retangulares normais, não muito alongadas, com a razão transversal/longitudinal entre 1.4 e 2, o que será considerado plesiomorfia (Figs. 20d, 21f, 22a,b,f, 23). O estado derivado será células alongadas transversalmente (razão maior que 2) (Figs. 20a-c,e,f, 21a,d,e, 22c-e).

O ângulo formado pelas nervuras das células na porção mediana também varia, podendo ser quase reto ou levemente arredondado (Figs. 31c, 32e), ou fortemente arredondado (Fig. 31a,b). Este último será considerado plesiomorfia, estando presente em Tellervo. Danaus e Lycorea apresentam este ângulo ainda mais curvado (Figs. 21b,c e 31a).

As células variam de tamanho no ovo, e a maior célula pode estar próxima ao topo (padrões A, B e C), ou na porção mediana (padrão A). A primeira alternativa, presente em Tellervo, será considerado plesiomorfia.

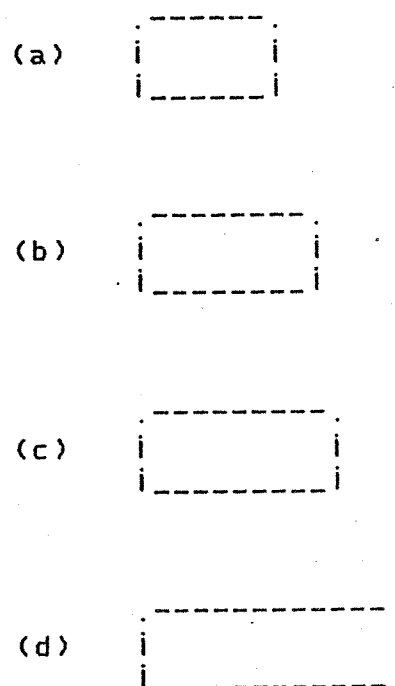


Figura 30. Relação entre as paredes transversal e a longitudinal das células da porção mediana. (a) 1.7, (b) 2.0, (c) 2.5, (d) 3.0.

1.3.3 - Nervuras

A nervura longitudinal, que é bem nítida, geralmente é um pouco mais espessa que a transversal (Figs. 31b, 32e), mas ela pode ser ainda mais espessa, uma característica de Melinaea ludovica (Fig. 22c). Lycorea e Danaus (Figs. 21b,c, 31a) apresentam a nervura longitudinal bem mais larga, estado que não é encontrado em Ithomiinae, exceto talvez em Tellervo.

A presença de uma elevação na nervura longitudinal, formando uma espécie de carina, é uma exclusividade, neste estudo, de Hyalenna pascua e Dircenna dero (Figs. 21e,d, 31c), e não há descrição dos ovos das outras espécies destes dois gêneros. Nas espécies de outros grupos examinados também não se encontrou carina como a acima, embora existam carinas bem mais conspícuas, algumas com ornamentações (ver Fig. 28b). Libytheana carinenta (Libytheidae), provável grupo irmão de Nymphalidae (ver Fig. 12) aparentemente as possui, conforme desenho simplificado de Scott (1986). É provável que outros ninfalídeos também possuam este padrão. No caso dos itomíneos, o estado mais simples seria com nervura normal (plesiomorfia).

As nervuras transversais (porção mediana), também são nítidas (Fig. 31b, por exemplo), mas algumas vezes elas podem ser mal definidas, sendo pouco salientes em relação ao disco celular (Figs. 20d, 22c, 31d). Este último estado é considerado apomorfia, pois não se encontra no grupo irmão. Ainda considerando a nervura transversal, ela geralmente é reta, lisa, mas pode apresentar-se tortuosa (Figs. 20e, 32e), uma autapomorfia de Episcada

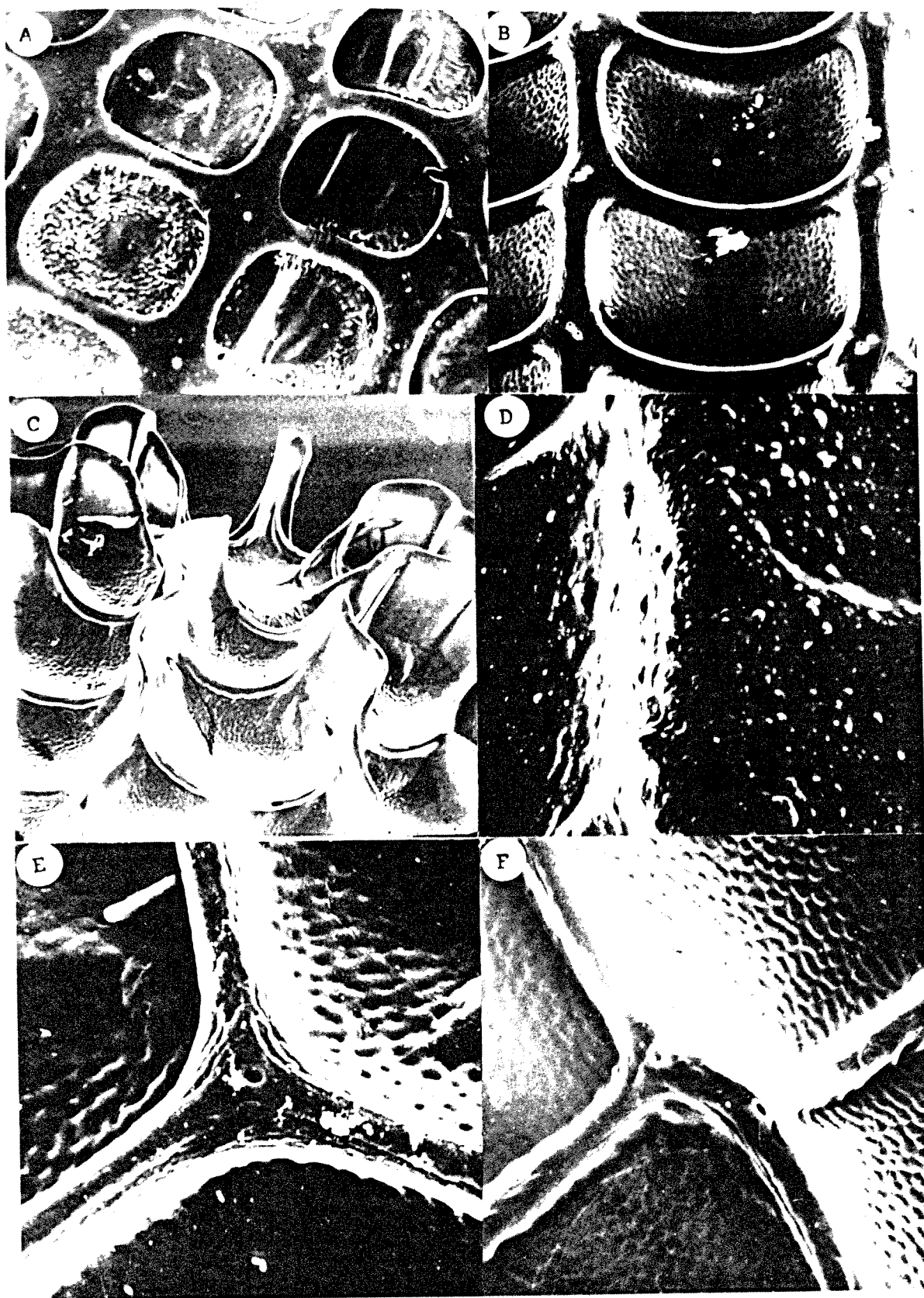


Figura 31. Padrão de células, de nervuras e do disco celular. (a) Lycorea cleobaea, 350x; (b) Lithorea harmonia, 525x; (c) Diricenna dero, 500x; (d) Placidula euryanassa, 1900x; (e) Aeria olena, 2050x; (f) Epityches eupompe, 2000x.



Figura 32. Padrão do disco celular. (a) Thyridia psidii, 2400x; (b) Mechanitis polymnia, 1100x; (c) M. polymnia, 1000x, ovo no oviduto; (d) Melinaea ludovica, 450x; (e) Episcada philoclea, 1750x; (f) Danaus gilippus, 1700x.

philoclea que muito provavelmente está correlacionada com a presença de estrias no disco celular.

As nervuras podem apresentar uma textura lisa (Figs. 31f, 32a-c) ou semelhante a do disco celular (Fig. 31d), aspectos encontrados em Tellervo e Lycorea e considerados plesiomórficos. Apomorfia seria a presença de leves estrias longitudinais, formando canalículos nas laterais ou no topo das nervuras (Figs. 31e). Danaus gilippus apresenta nervuras com textura de aparência mais porosa (Fig. 32f), aspecto ainda não encontrado em Ithomiinae.

Os padrões observados na ultraescultura das nervuras podem ter variação populacional e individual. Estes padrões podem também ser um artefato, pois algumas vezes, em grandes aumentos, o feixe de elétrons do MEV "queima" o material, danificando-o.

1.3.4 - Disco celular

O disco celular pode apresentar diferentes texturas, desde praticamente liso ou com pequenos grânulos esparsos (Fig. 31d), passando por diversos níveis de mosaicos de reentrâncias (Figs. 31e,f, 32a-c), de circunvoluções (Fig. 32d), até estrias grossas ou finas (Fig. 32e,f).

O padrão de reentrâncias é o mais comum, tanto em Ithomiinae quanto em Danainae. As estrias grossas estão presentes em Episcada philoclea (Fig. 32e), enquanto que as finas estão presentes em Danaus gilippus (Fig. 32f) da região de Campinas (na

literatura consultada não consta este padrão, Kitching, 1985).

O estado mais primitivo é aquele encontrado em Tellervo e Lycorea (reentrâncias leves, rasas, distribuídas igualmente, com as "bordas" grossas - ver Fig. 31e), mas a série de transformação dos vários estados merece estudo mais detalhado. Este caráter será considerado como não ordenado, ou seja, não será assumida nenhuma sequência de evolução.

O contato do disco celular com a nervura pode ser normal, direto, ao nível inferior da nervura (Figs. 31e), com o mesmo padrão do disco celular. Algumas ou todas reentrâncias podem tornar-se alongadas, formando pequenas ligações do disco com a nervura (Fig. 31f). Podem ocorrer ainda trabéculas de ligação, que podem ser acentuadas (Fig. 32e) ou mais discretas (Fig. 32a). O contato mais simples, encontrado em Tellervo e Lycorea, será considerado plesiomorfia, e os demais estados, quanto mais complexos, mais apomórficos.

Eventualmente, o disco celular de algumas espécies apresenta peculiaridades. Uma delas é a presença de placas de secreção oriundas da oviposição. Em Thyridia psidii (Fig. 33a,b), elas são eventuais em alguns ovos, com coloração ferrugínea e possuem aerópilos. Em alguns indivíduos de Lycorea, as placas cobrem praticamente todas as células (Fig. 31a), e aquelas que não são cobertas parecem defeituosas. Outra peculiaridade é a presença de pequeníssimos grânulos com formato de cone que aparecem depositados no topo de alguns ovos (Fig. 33d), provavelmente não fazendo parte da estrutura coriônica. Sulcos ou ranhuras no disco celular das células hexagonais (Fig. 33c) são frequentes, e o

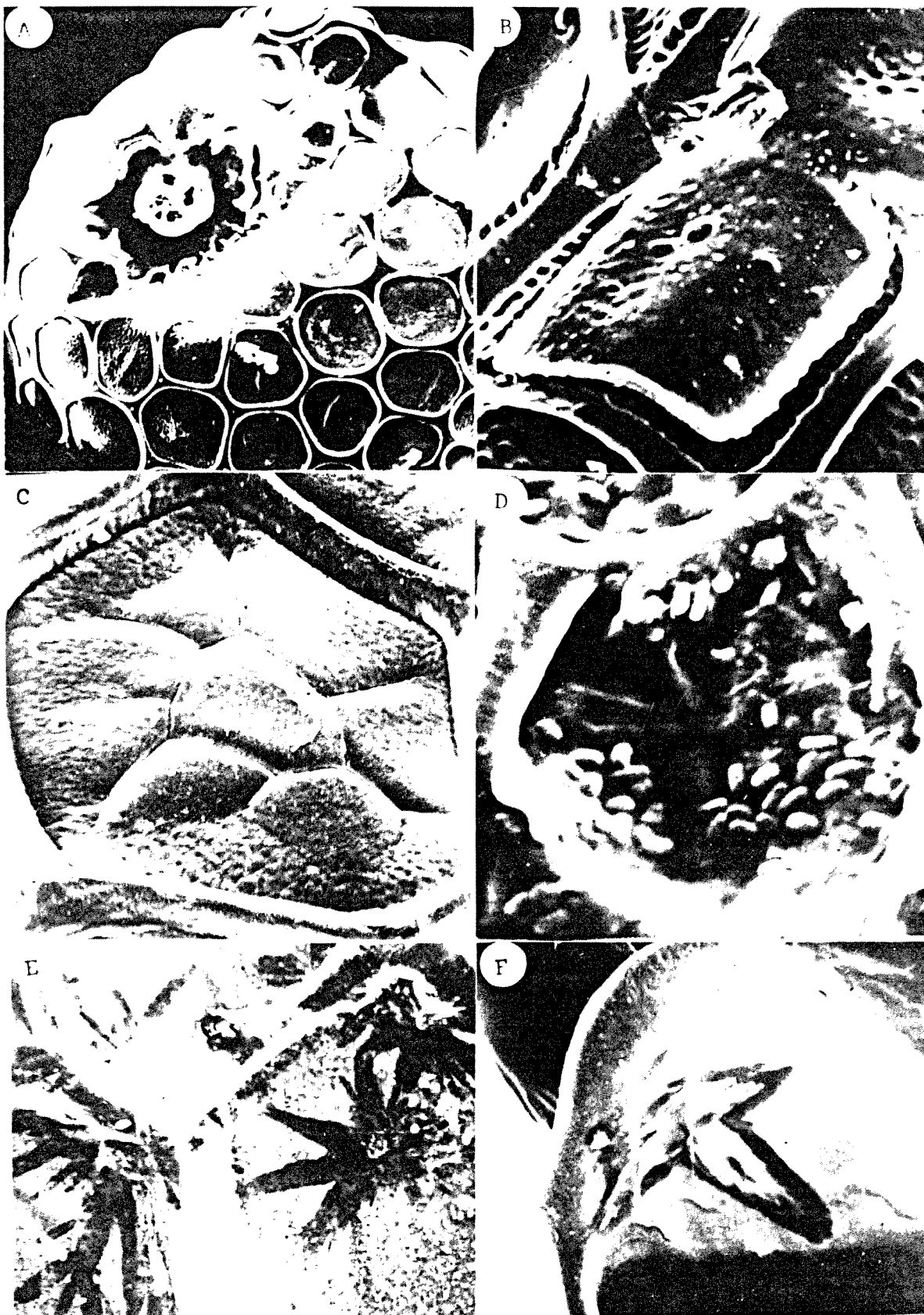


Figura 33. Disco celular: placas de secreção, sulcos, deposições e desenhos. *Thyridia psidii*, (a) 230x, (b) 1800x; (c) *Oleria aquata*, 950x; (d) *Episcada philoclea*, 4400x; (e) *Ithomia lichyi* (no oviduto), 1000x; (f) *Dircenna dero* (metalizado 2 vezes), 2200x.

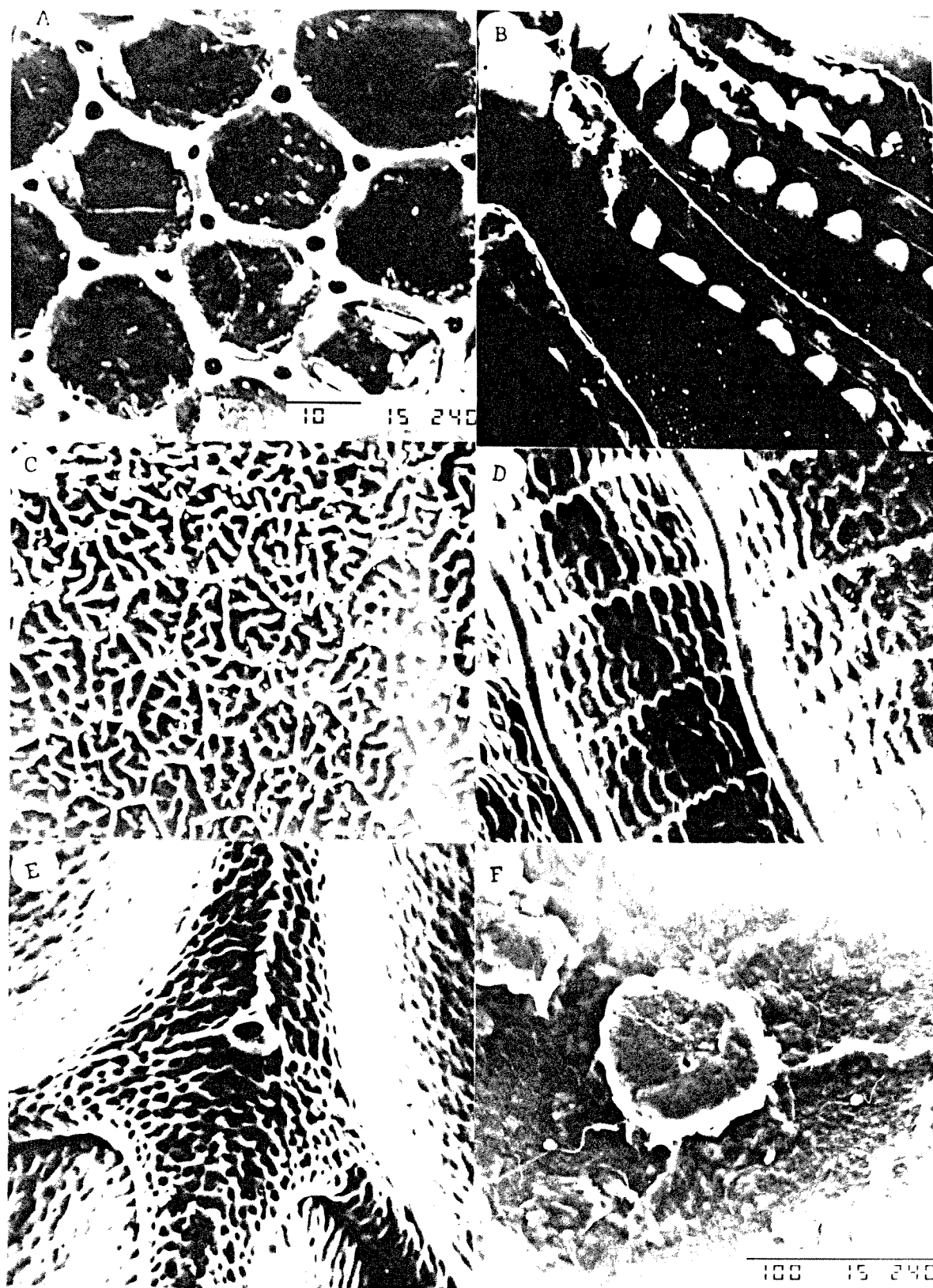


Figura 34. Padrão do córion e aerópilos de outros lepidópteros.
 (a) Hyalurga syma, 1500x; (b) Dynamine myllita, 540x;
 (c) Brassolis sophorae, 500x; (d) Anteos clorinde, 900x;
 (e) Heliconius ethilla narcaea, 1800x; (f) Papilio scamander,
 500x.

mesmo não se pode dizer dos intrigantes "desenhos" formados no córion (Fig. 33e,f), cuja origem ainda não foi esclarecida. Estes fenômenos, com exceção talvez das placas, não são citados na literatura consultada.

Texturas do córion de alguns dos ovos das outras espécies de lepidópteros examinados estão representadas na Figura 34.

1.3.5 - Aerópilos

Muito pouco é conhecido sobre a permeabilidade do córion, e em todas as espécies de Ithomiinae e Danainae examinadas ele é aparentemente impermeável, de forma a impedir a perda de água por evaporação. Acredita-se que a maioria ou todas as trocas gasosas ocorram via aerópilos (Figs. 31b,e,f, 32b,c), que são pequenos poros que ocorrem na intersecção das nervuras longitudinais e transversais, raramente sobre o disco celular, e que se comunicam com tubos respiratórios, conectando a camada de gás ao ar do ambiente.

Os aerópilos distribuem-se por todo o ovo, com exceção do topo, próximo à micrópila. Geralmente encontram-se isolados, possuindo formato circular, elíptico (Fig. 31e), ou raramente alongado. O tamanho dos aerópilos varia em torno de $1.2 \mu\text{m}$ ($1.2 \times 10^{-3} \text{ mm}$). A textura da nervura na área próxima ao aerópilo pode ser lisa (Fig. 31f) ou salpiegada. Parece haver variação na população e no indivíduo em várias características dos aerópilos, e seu uso como caráter filogenético requer maiores estudos.

A Figura 34a,c,e,f ilustra os aerópilos de espécies de outras subfamílias. As suas estruturas variam, situando-se às vezes acima de protuberâncias, e outras com uma espécie de colar envolvendo o orifício.

1.3.6 - Topo do ovo - Região micropilar

No topo do ovo, geralmente em uma depressão, encontra-se a região micropilar, também conhecida como "annulus" (Fig. 35a). Esta região possui 1 a 4 séries de células com nervuras e depressões bem definidas, que circundam a "fovea centralis" (Fig. 35c), que é uma pequena área em depressão, geralmente com os lados bem delineados. Nesta área estão os micrópilos (ver setas nas Figs. 35b,c), que são minúsculas aberturas que conduzem o esperma para a parte interna do ovo. Estas aberturas micropilares são de difícil visualização, mesmo com aumentos superiores a 5.000 vezes, devido a sua localização.

Em torno da "fovea centralis" há um grupo de células em forma de ferradura ou de pétala (Fig. 35c). Esta série de células é conhecida como "roseta" ou células primárias (anel interno do "annulus"). As demais séries são conhecidas como secundárias e terciárias. As células do "annulus" caracterizam-se por possuírem as nervuras espessas ou elevadas, geralmente com prolongamentos para o interior do disco celular, conhecidos como "esporões carenais".

O formato da "fovea centralis" varia, podendo ser losangonal/arredondado/irregular (Fig. 35b), ou com formato triangular (Figs. 35d,e). O primeiro tipo, presente em Danainae, é considerado primitivo.

O número de células primárias (células da roseta) é outro atributo que varia entre as espécies e também dentro da população, mas podem ser detectadas duas diferenças. Em algumas espécies, o "annulus" pode possuir, geralmente, até 6 células primárias (Figs. 35b, 36c-f), e em outras, ele pode conter 7 ou mais destas células. Este último estado está presente em Tellervo, Danaus (Fig. 35f) e Lycorea (Fig. 36a), além de alguns Ithomiinae (Figs. 35d,e, 36b), e será considerado plesiomorfia.

O "annulus" pode ter em média 2 séries de células (Figs. 35b,e, 36c,d), incluindo as primárias, e raramente uma única série. Esta condição é encontrada em Tellervo (plesiomorfia). Apomorfia seriam 3 séries (raramente 2 ou 4) (Figs. 35d, 36b,e,f), embora isto ocorra também em Danainae (Danaus e eventualmente Lycorea, por exemplo).

A espessura da parede (nervura) das células do "annulus" pode ser fina (Figs. 35b, 36b), média (Fig. 36c-f) ou grossa (Fig. 35e), sendo que a forma mediana é encontrada no grupo externo. A parede desta nervura, no sentido oposto à fóvea, pode ser um pouco mais elevada que o disco celular (Figs. 35b,e, 36c), ou bem mais elevada, tendendo a formar uma cavidade entre a nervura e o disco celular (Figs. 35c,d, 36b,e,f). A primeira condição, encontrada em Tellervo e Lycorea, é considerada primitiva. O formato desta porção distal pode ser arredondado (Figs.

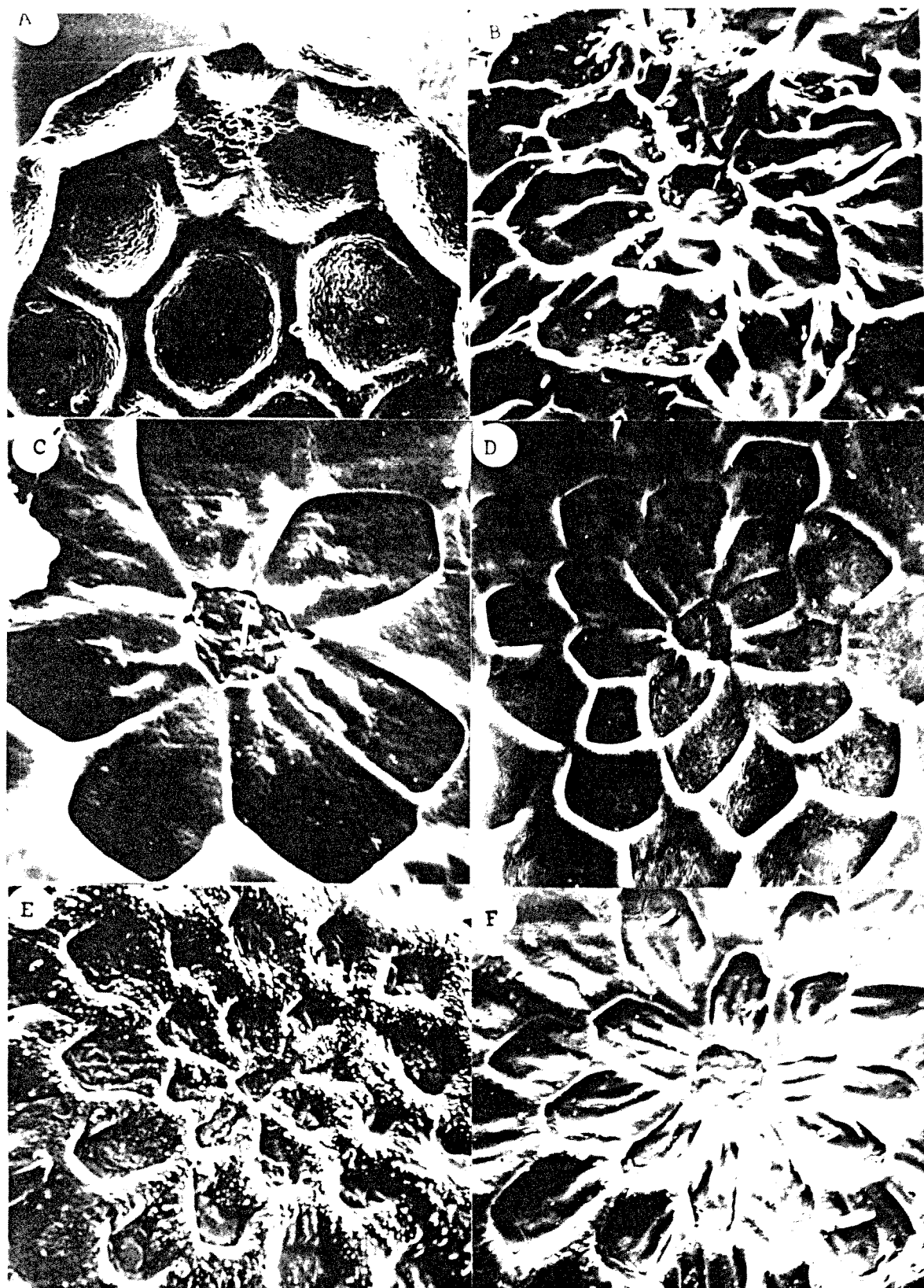


Figura 35. Região micropilar ou "annulus". Melinaea ludovica, (a) topo do ovo, 180x, (b) "annulus", 1800x; (c) roseta e "fovea centralis" de Methona themisto, 1870x; (d) M. themisto, 850x; (e) Placidula euryanassa, 1000x; (f) Danaus plexippus, 130x. As setas em (b) e (c) indicam os micrópilos.

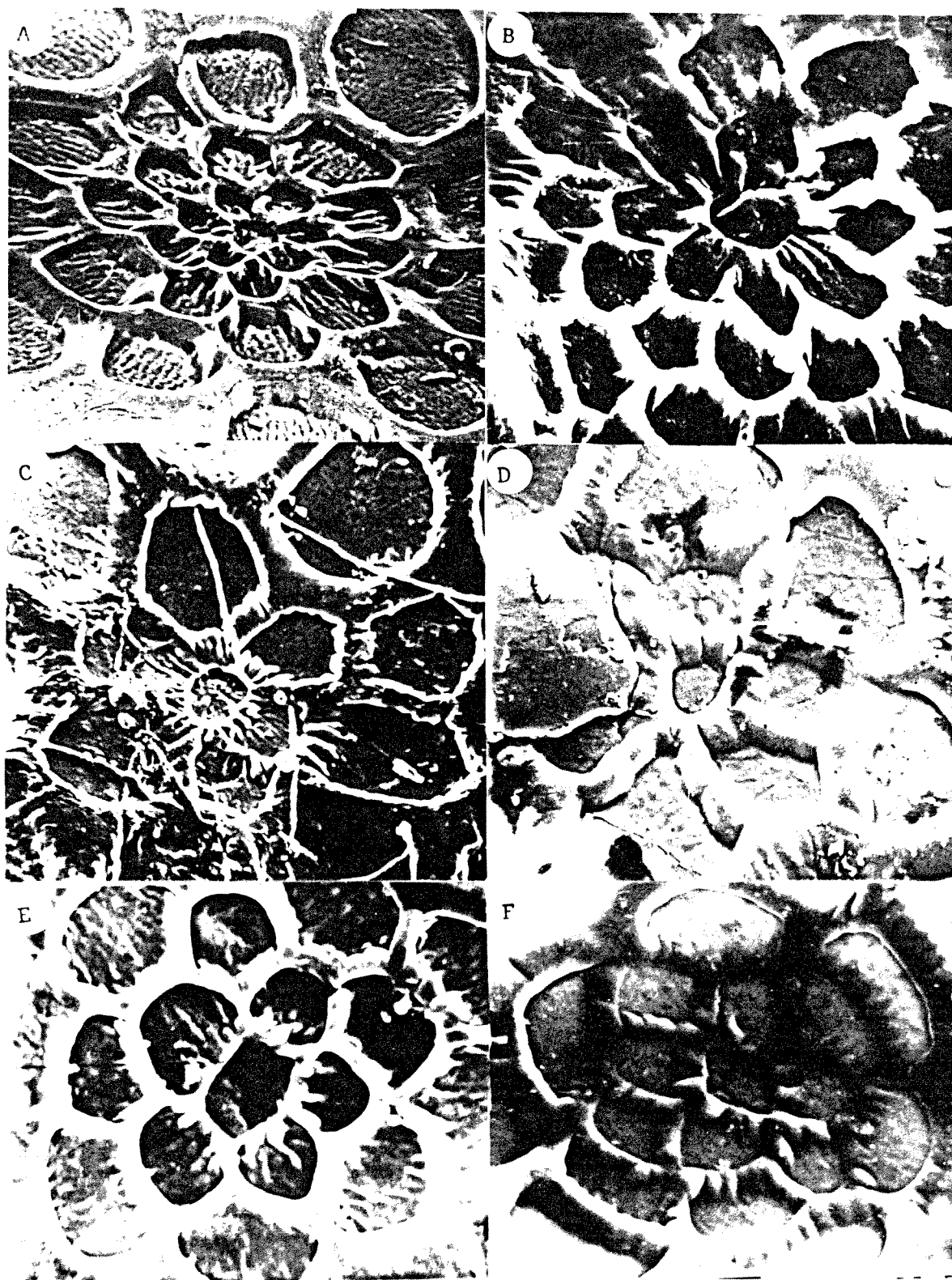


Figura 36. Região micropilar ou "annulus" (continuação).
 (a) Lycorea cleobaea, 850x; (b) Thyridia psidii, 1700x;
 (c) Epityches eupompe; (d) Ithomia lichyi, 1900x; (e)
Prittwitzia hymenaea, 1500x; (f) Pseudoscada erruca, 1000x.

36b,d-f), estado encontrado em Tellervo e Lycorea, ou reto (Figs. 35b,d,e, 36b). Este último formato é considerado apomórfico.

Os esporões carenais (prolongamentos das paredes proximais das células - mais próximas à fóvea) caracterizam-se pelo tamanho e espessura. A espessura normal (Figs. 35b,d,e, 36b,e) é o estado mais primitivo (encontrado em Tellervo, Danaus (Fig. 35f) e Lycorea (Fig. 36a)), e a mais grossa (Figs. 36c,d,f), é o estado derivado. O tamanho, ou seja, o alcance do esporão sob o disco celular, pode ser longo, indo até quase a parede distal (Fig. 35b,e), médio (Figs. 35d, 36c) ou curto (Fig. 36d-f). O esporão de tamanho médio é plesiomorfia (Tellervo, Lycorea), o longo (Danaus) é o próximo da série de transformação, e o mais apomórfico seria esporões curtos.

Uma peculiaridade da região micropilar é que ela pode conter um "corpo estranho" sobre algumas células primárias e secundárias. Este objeto, que só foi encontrado no ovo de Ithomia lichyi, pode ser em forma de placa (Fig. 36d) ou outros formatos de aspecto afunilado.

Em mariposas (Fig. 37a-c), a roseta apresenta formato mais regular. O padrão da região micropilar nas outras espécies de borboletas examinadas está ilustrado nas Figuras 37d-f e 38a-d.

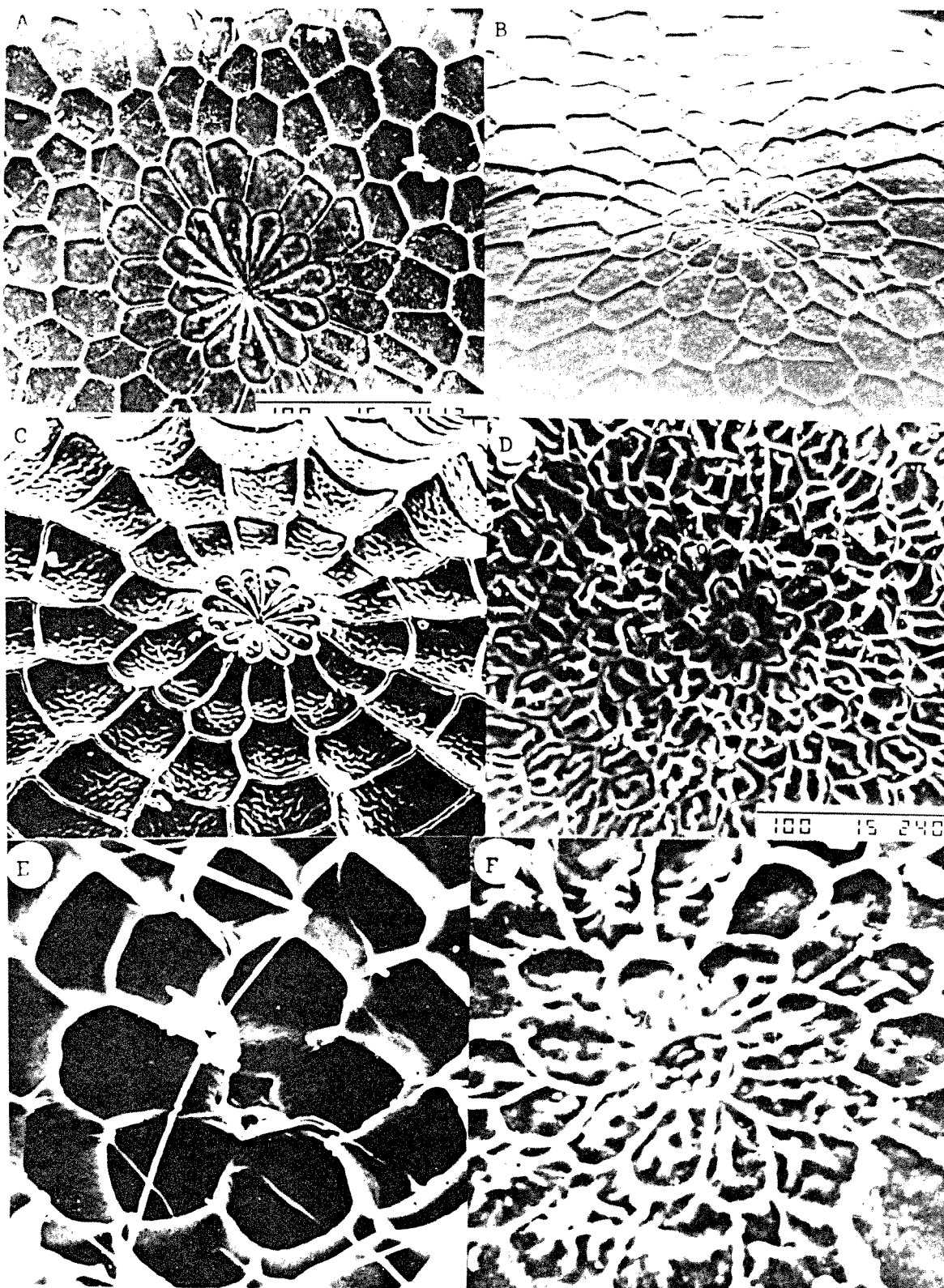


Figura 37. Região micropilar de outros lepidópteros. (a) Hyalurga syma, 350x; (b) mariposa não identificada, planta é Prestonia coalita (Apocynaceae), 550x; (c) mariposa não identificada, planta é Tournefortia paniculata, 450x; (d) Brassolis sophorae, 500x; (e) Calycopis sp, 1820x; (f) Actinote sp, 1600x.

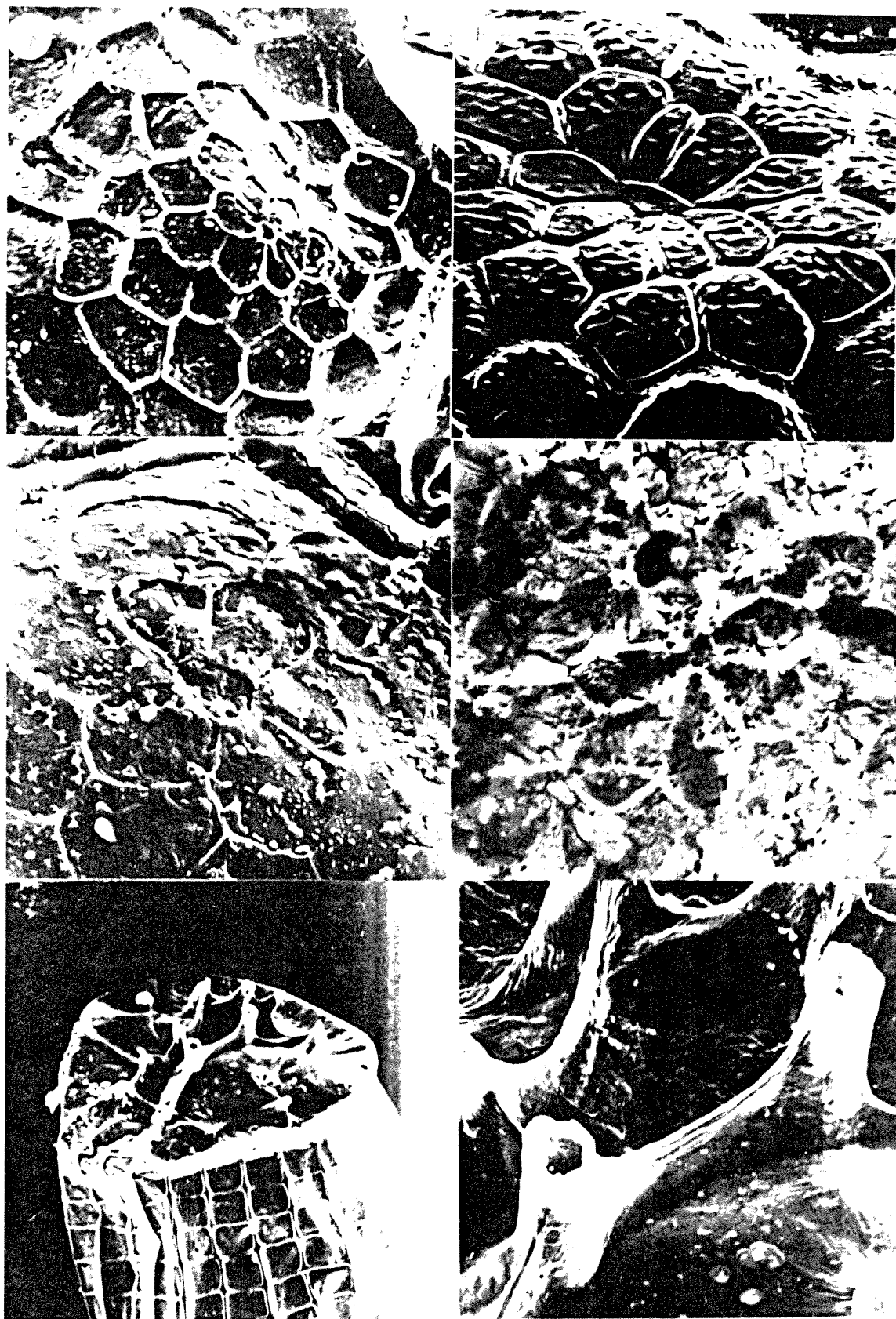


Figura 38. Região micropilar de outros lepidópteros (a-d) e base do ovo em Ithomiinae (e,f). (a) Dione juno, 570x; (b) Heliconius ethilla narcaea, 900x; (c) Dynamine mylitta, 1800x; (d) Hamadryas epinome, 2000x. Projeções basais no ovo de Thyridia psidii, (e) 200x, (f) 1000x.

1.3.7 - Base do ovo

A base do ovo (aderência ao substrato) geralmente é lisa (plesiomorfia), mas pode conter placas de aderência ou ainda projeções, que talvez funcionem como poros. Estas projeções só foram encontradas em ovos de Thyridia psidii (Fig. 38e,f). Em algumas espécies (Hypothyris sp, Oleria aquata), o pêlo da planta, que serve como substrato, pode ficar aderido à base do ovo.

1.4) Lista de caracteres

Os seguintes caracteres foram utilizados na análise, citando a sequência de transformação para codificação aditiva, quando necessário:

Padrão geral do ovo - Formato - Tamanho

(1) Razão comprimento/diâmetro (em mm) (0 -> 1 e 0 ->2)

0 -> entre 1.20 e 1.70

1 -> maior ou igual que 1.71

2 -> menor ou igual que 1.19

(2) Formato - topo

0 -> curvado, arredondado

1 -> afunilado

(3) Formato - base

0 -> achatada ou arredondada (base do ovo com largura pouco menor ou igual que porção mediana).

1 -> afunilada (largura da base bem menor que o diâmetro)

(4) Base - aderência ao substrato (0 -> 1 e 0 -> 2)

0 -> lisa, normal

1 -> com placas

2 -> com projeções

(5) Número de nervuras longitudinais

0 -> menor que 19

1 -> entre 19 e 23

2 -> maior que 23

(6) Número de nervuras transversais

0 -> menor que 17

1 -> entre 17 e 21

2 -> maior que 21

(7) Alcance das nervuras longitudinais (altura das células retangulares - da base para o topo) (0 -> 1 e 0 -> 2)

0 -> até 50 a 75% da altura - tipo "B"

1 -> de 95 a 100% (até o topo ou próximo ao topo) - tipo "A"

2 -> de 75 a 95% da altura - tipo "C"

Se padrão "B" ou "C" -> caracteres 8 a 11

(8) Células hexagonais - junção das nervuras - ângulo formado

0 -> arredondado

1 -> reto

(9) Células hexagonais - concavidade do disco celular

0 -> côncava

1 -> normal

(10) Células hexagonais - nervuras

0 -> normais

1 -> nervuras elevadas, grossas

(11) Topo do ovo, transição para região micropilar, com células hexagonais (0 -> 1 e 0 -> 2)

0 -> hexagonais grandes, 1 série células menores, região

1 -> hexagonais grandes, 1 série de células com tamanho intermediário, 1 série menor, região

2 -> hexagonais grandes, transição sem células definidas

Se padrão "A" -> caracteres 12 e 13

(12) Porcentagem das nervuras longitudinais que chegam ao topo

(0 -> 1 -> 2)

0 -> > 90%

1 -> 60 - 80%

2 -> 40 - 50%

(13) Topo do ovo, transição para a região micropilar, sem hexagonais (0 -> 1 -> 2)

0 -> diminuição gradual, sendo que as células continuam do mesmo formato

1 -> diminuição gradual, com 2 a 3 séries de células arredondadas e pequenas

2 -> idem ao 1, porém com 3 a 5 séries

(14) Posição da maior célula

0 -> próximo ao topo

1 -> porção mediana

(15) Nervura longitudinal com carina elevada

0 -> ausência

1 -> presença

(16) Nervura transversal

0 -> reta

1 -> com invaginações

Porção mediana do ovo - células retangulares

17) Relação entre o comprimento da parede longitudinal e a parede transversal (razão transversal/longitudinal)

0 -> entre 1.4 e 2 (retangular normal)

1 -> bem maior que 2 (retangular c/ transversal maior)

(18) Ângulo formado pelas paredes longitudinais e transversais

0 -> curvado / arredondado fortemente

1 -> arredondado levemente

(19) Elevação das nervuras (principalmente a transversal) em relação ao disco celular.

0 -> nitidamente mais elevada

1 -> pouco mais elevada que o disco celular

(20) Espessura da nervura longitudinal em relação à transversal

0 -> longitudinal pouco mais espessa (aproximadamente a mesma espessura)

1 -> longitudinal bem mais espessa, ou mais espessa

(21) Textura do disco celular (não é considerada nenhuma sequência)

- 0 -> com reentrâncias leves, rasas, distribuídas igualmente, com as "bordas" das reentrâncias grossas
- 1 -> como 0, com reentrâncias quase superficiais e de diâmetro bem menor
- 2 -> reentrâncias leves, rasas, distribuídas igualmente, com bordas mais delgadas
- 3 -> como 2, mas com bordas mais elevadas (reent. mais acentuadas, circulares, como ferraduras superpostas)
- 4 -> com estrias longitudinais, salientes, grossas, atravessando o disco celular
- 5 -> padrão sinuoso, com circunvoluções
- 6 -> liso, com pequenos grânulos esparsos
- 7 -> estrias finas

(22) Contato do disco celular com as nervuras

(0 -> 1 -> 2 -> 3 ou 0 -> 1 -> 2 e 0 -> 3)

- 0 -> ao nível inferior da nervura, com contato direto, o padrão do disco celular continua o mesmo, e algumas reentrâncias podem ser alongadas
- 1 -> como 0, com todas reentrâncias alongadas próximo às nervuras longitudinais, formando pequenas ligações
- 2 -> como 1, com trabéculas mais acentuadas
- 3 -> com trabéculas grossas

(23) Textura das nervuras

- 0 -> lisa ou mesma textura do disco
- 1 -> com estrias longitudinais, formando canaliculos, nas laterais ou no topo das nervuras

Região micropilar - "Annulus"

(24) Fovea centralis - formato

- 0 -> losangonal, arredondado, outro
- 1 -> triangular

(25) Número de células da roseta (células primárias)

- 0 -> geralmente maior que 7
- 1 -> geralmente menor ou igual a 6

(26) Série de células do "annulus" (incluindo as primárias)

- 0 -> 2 em média (raramente 1)
- 1 -> geralmente 3 (raramente 2 ou 4)

(27) Parede das células (0 ->1 e 0 ->2)

- 0 -> médias
- 1 -> grossas
- 2 -> finas

(28) Esporões carenais - espessura

- 0 -> médio
- 1 -> grosso

(29) Esporões carenais - tamanho (0 -> 1 e 0 -> 2)

- 0 -> médio
- 1 -> longo
- 2 -> curto

(30) Parede da célula - sentido oposto à fóvea

0 -> pouco mais elevada

1 -> elevada formando cavidade

(31) Formato da célula - sentido oposto à fóvea

0 -> arredondado

1 -> ângulo agudo, reto

(32) Presença de placa sobre o "annulus"

0 -> ausente

1 -> presente

2 - Relações filogenéticas em Ithomiinae

2.1) Baseadas em caracteres do ovo

A Tabela 8 traz os códigos das tribos e espécies de Ithomiinae que serão usadas nas discussões. Na matriz utilizada na análise (PCM - ver Tab. 9), o sinal de interrogação ("?",) significa "Não Comparado" (NC). Nos caracteres 8 a 13 é um NC lógico, ou seja, não se aplica devido à codificação dos caracteres. Na maioria dos caracteres de escultura coriônica do MEV (caracteres 21 a 32), faltam dados de Ithomia drymo, Ithomia agnosia, Episcada carcinia e Heterosais edessa. Para esta última espécie faltam também os dados quantitativos (razão comprimento/diâmetro e número de nervuras longitudinais e transversais).

A Tabela 9 mostra, abaixo das colunas dos caracteres, o índice de consistência de cada caráter (Kluge & Farris, 1969), que traduz o número mínimo possível de passos para um determinado caráter dividido pelo número real de passos (mudanças) deste caráter na árvore. Este índice varia de 0 a 1, e o valor 1 indica que o caráter evoluiu uma só vez na árvore. Caracteres com índices pequenos são mais homoplásicos, mas um índice acima de 0.3 é considerado satisfatório (J. S. Moure, com. pessoal).

As apomorfias (ver Tab. 2 e a lista de caracteres do item III.1.4) que definem os grupamentos monofiléticos estão representadas na árvore filogenética da Figura 39. Nesta árvore, o tamanho de um ramo é desenhado proporcionalmente ao número de caracteres que mudaram de estado neste ramo. A árvore da Figura 40

Tabela 8. Tribos e espécies (exceto Tellervo), com os respectivos códigos.
Os códigos entre parênteses são somente da matriz KB1.

I	I	I	(Elz-pav)	I	<u>Elzunia pavonii</u>
I	I	I	(Tit-tar)	I	<u>Tithorea tarricina</u>
I	I	I	Tit-har	I	<u>Tithorea harmonia</u>
II	I	I	Aer-ole	I	<u>Aeria olena</u>
III	I	I	Met-the	I	<u>Methona themisto</u>
IV	I	I	Pla-eur	I	<u>Placidula euryanassa</u>
V	I	I	(Oly-cra)	I	<u>Olyras crathis</u>
V	I	I	(Eut-hyp)	I	<u>Eutresis hypercia</u>
V	I	I	Mel-lud	I	<u>Melinaea ludovica</u>
V'	I	I	(Ath-cle)	I	<u>Athesis clearista</u>
VI	I	I	Thy-psi	I	<u>Thyridia psidii</u>
VI	I	I	(Sai-ros)	I	<u>Sais rosalia</u>
VI	I	I	(Sca-zib)	I	<u>Scada zibia</u>
VI	I	I	(For-oli)	I	<u>Forbestra olivencia</u>
VI	I	I	Mec-pol	I	<u>Mechanitis polymnia</u>
VI	I	I	Mec-lys	I	<u>Mechanitis lysimnia</u>
VII	I	I	(Hyp-egr)	I	<u>Hyposcada egra</u>
VII	I	I	(Nov-can)	I	Gênero novo <u>canilla</u>
VII	I	I	(Ole-ast)	I	<u>Oleria astrea</u>
VII	I	I	Ole-aqu	I	<u>Oleria aquata</u>
VIII	I	I	Epi-eup	I	<u>Epityches eupompe</u>
VIII	I	I	(Nap-sul)	I	<u>Napeogenes sulphurina</u>
VIII	I	I	(Rho-can)	I	<u>Rhodussa cantobrica</u>
VIII	I	I	(Gar-xan)	I	<u>Garsauritis xanthostola</u>
VIII	I	I	(Hya-oul)	I	<u>Hyaliris oulita</u>
VIII	I	I	Hyp-nin	I	<u>Hypothyris ninonia</u>
VIII	I	I	Hyp-euc	I	<u>Hypothyris euclea</u>
IX	I	I	(Mir-cym)	I	<u>Miraleria cymothoe</u>
IX	I	I	Ith-lic	I	<u>Ithomia lichyi</u>
IX	I	I	Ith-dry	I	<u>Ithomia drymo</u>
IX	I	I	Ith-agn	I	<u>Ithomia agnosia</u>
X	I	I	Cal-len	I	<u>Callithomia lenea</u>
X	I	I	(Nov-lon)	I	Gênero novo <u>lonera</u>
X	I	I	(Vel-cru)	I	<u>Velamysta cruxifera</u>
X	I	I	Hya-pas	I	<u>Hyalenna pascua</u>
X	I	I	Dir-der	I	<u>Dircenna dero</u>
XI	I	I	(Cer-nes)	I	<u>Ceratinia neso</u>
XI	I	I	(Cer-tut)	I	<u>Ceratinia tutia</u>
XI	I	I	(Cer-can)	I	<u>Ceraticada canaria</u>
XI	I	I	Pri-hym	I	<u>Prittwitzia hymenaea</u>
XI	I	I	Epi-cla	I	<u>Episcada clausina</u>
XI	I	I	Epi-car	I	<u>Episcada carcinia</u>
XI	I	I	Epi-phi	I	<u>Episcada philoclea</u>
XI	I	I	Pte-car	I	<u>Pteronymia carlia</u>
XI	I	I	(Pte-lat)	I	<u>Pteronymia latilla</u>
XII	I	I	(God-zav)	I	<u>Godyris zavaleta</u>
XII	I	I	Pse-err	I	<u>Pseudoscada erruca</u>
XII	I	I	(Gre-and)	I	<u>Greta andromica</u>
XII	I	I	Mcc-sal	I	<u>Mcclungia salonina</u>
XII	I	I	Hyp-ada	I	<u>Hypoleria adasa</u>
XII	I	I	Het-edede	I	<u>Heterosais edessa</u>

Tabela 9. Matriz PCM, com 28 taxa e 32 caracteres, com o índice de avanço (índice de derivação - I.D.) de cada taxon e o índice de consistência (I.C.) de cada caráter. Não comparado (NC) é ? O caráter 21 é "não ordenado", e no cálculo do I.D. foi considerado como 0 (= 0) e 1 (= 1,2,3,4,5,6).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	I.D.	
Tel_zoi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.000	
Tit_har	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0.167	
Ar_ole	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0.200	
Met_the	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0.267	
Pla_eur	0	1	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1	1	0	6	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0.500	
Mel_lud	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	?	?	?	0	0	1	1	1	1	5	0	0	0	1	0	2	0	1	0	1	0	0.433	
Tys_psi	0	0	1	2	2	1	2	0	1	0	1	?	?	0	0	0	1	0	0	0	3	2	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	0.613	
Mec_pol	1	1	1	1	0	1	1	?	?	?	?	2	2	1	0	0	1	0	0	0	3	2	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0.714	
Mec_lys	1	1	1	1	0	1	1	?	?	?	?	2	1	1	0	0	1	0	0	0	3	2	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0.714	
Ole_aqu	0	0	0	0	1	0	2	1	1	0	0	?	?	?	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0.300	
Epi_eup	2	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	0	0	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0.357	
Hyp_nin	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	?	?	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0.200	
Hyp_euc	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	?	?	?	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0.167	
Ith_lic	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	?	?	?	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	1	0	0	1	2	0	0	1	0.433	
Ith_ory	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	?	?	?	0	0	1	1	0	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0.333
Ith_agn	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	?	?	?	0	0	1	1	0	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0.350
Cal_len	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	?	?	?	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0.333	
Dir_der	2	0	0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	0	0	1	1	1	0	0	5	0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0.429	
Hya_pas	0	0	0	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	0.464	
Pri_hya	0	0	0	0	1	1	2	1	1	0	0	?	?	?	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	0.467	
Epi_cla	2	0	1	0	1	0	1	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1	1	0	0	3	2	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0.500	
Epi_phi	2	0	0	0	2	2	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	1	0	0	4	3	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0.643	
Epi_car	2	0	0	0	2	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0.529
Pte_car	2	0	0	0	2	1	2	1	1	0	0	?	?	?	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	0.567	
Pse_err	2	0	0	0	1	0	2	1	1	1	0	?	?	?	0	0	0	1	0	0	2	1	1	0	1	1	0	0	1	2	1	0	0.600	
Mcc_sal	2	0	0	0	1	0	2	1	1	1	0	?	?	?	0	0	0	1	0	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0.500	
Hyp_ada	2	0	0	0	1	0	2	1	1	1	0	?	?	?	0	0	0	1	0	0	2	1	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	0.536	
Hel_ede	?	?	?	?	?	?	2	1	1	0	?	?	?	?	0	0	0	1	0	0	2	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0.571
I.C.	0.4	1	0.5	1	0.22	0.4	0.29	1	0.5	0.5	0.67	1	1	1	1	1	1	0.2	0.33	0.5	1	0.67	0.38	0.33	0.5	0.25	0.25	0.5	0.2	0.2	0.25	1	1	

é idêntica à da Figura 39, mas desenhada de forma a mostrar apenas o padrão de ramificação, sem informação sobre os caracteres que sofreram mudanças. Todas as árvores filogenéticas deste trabalho serão apresentadas no formato da Figura 40, por motivos de simplicidade de comparação e facilidade de visualização.

Dos caracteres utilizados, os mais homoplásicos (i.c. < 0.30), considerando as árvores das Figuras 39 e 40, foram 5, 7, 17, 25, 26, 28, 29 e 30, e os menos (i.c. = 1.0) foram 2, 4, 8, 12, 13, 14, 15, 16, 20, 31 e 32. Há indícios de que pode haver variação populacional nos caracteres 3, 17, 23 e 32, devido talvez a aspectos mecânicos do ato de oviposição.

As análises do programa PAUP geraram 992 árvores (Tab. 10), sendo 756 igualmente parcimoniosas, com o tamanho de 112 passos, a maioria, provavelmente, com topologias similares. Foram geradas árvores de consenso para os conjuntos de árvores de menor tamanho de cada sequência de adição, mantendo-se o maior número de árvores na memória (54 árvores de CLOSEST/25, 18 de SIMPLE/25, 18 de ROOTLESS/15 e 54 de ASIS/25), resultando em 4 árvores de consenso, com duas topologias diferentes. A Figura 40 mostra a árvore de CLOSEST e ASIS, e a Figura 41 a árvore de consenso de SIMPLE e ROOTLESS. A Figura 40 representa também a árvore de consenso geral, quando todas as árvores dos 4 conjuntos citados acima (144 árvores) são reunidas em um único arquivo de entrada para o programa CONTREE.

As Figuras 42, 43 e 44 ilustram algumas das árvores geradas pelo programa Hennig86. As Figuras 42 e 43 trazem 2 das 31 árvores de menor tamanho geradas e a Figura 44 traz a árvore de

Tabela 10. Matriz PCM. Combinações de HOLD e ADDSEQ na análise do PAUP. Tamanho das árvores e número de árvores encontradas entre parênteses. Encontradas 992 árvores, sendo 756 igualmente parcimoniosas (*) com 112 passos. O tempo de processamento foi de 8 h 30 min.

H O L D	ADDSEQ			
	CLOSEST	SIMPLE	ROOTLESS	ASIS
1	* 112 (18)	* 112 (18)	* 112 (54)	114 (100)
5	* 112 (54)	* 112 (18)	* 112 (54)	* 112 (54)
10	* 112 (54)	* 112 (18)	* 112 (54)	114 (100)
15	* 112 (54)	* 112 (18)	* 112 (18)	* 112 (54)
20	* 112 (54)	* 112 (18)	113 (18)	* 112 (54)
25	* 112 (54)	* 112 (18)	113 (18)	* 112 (54)

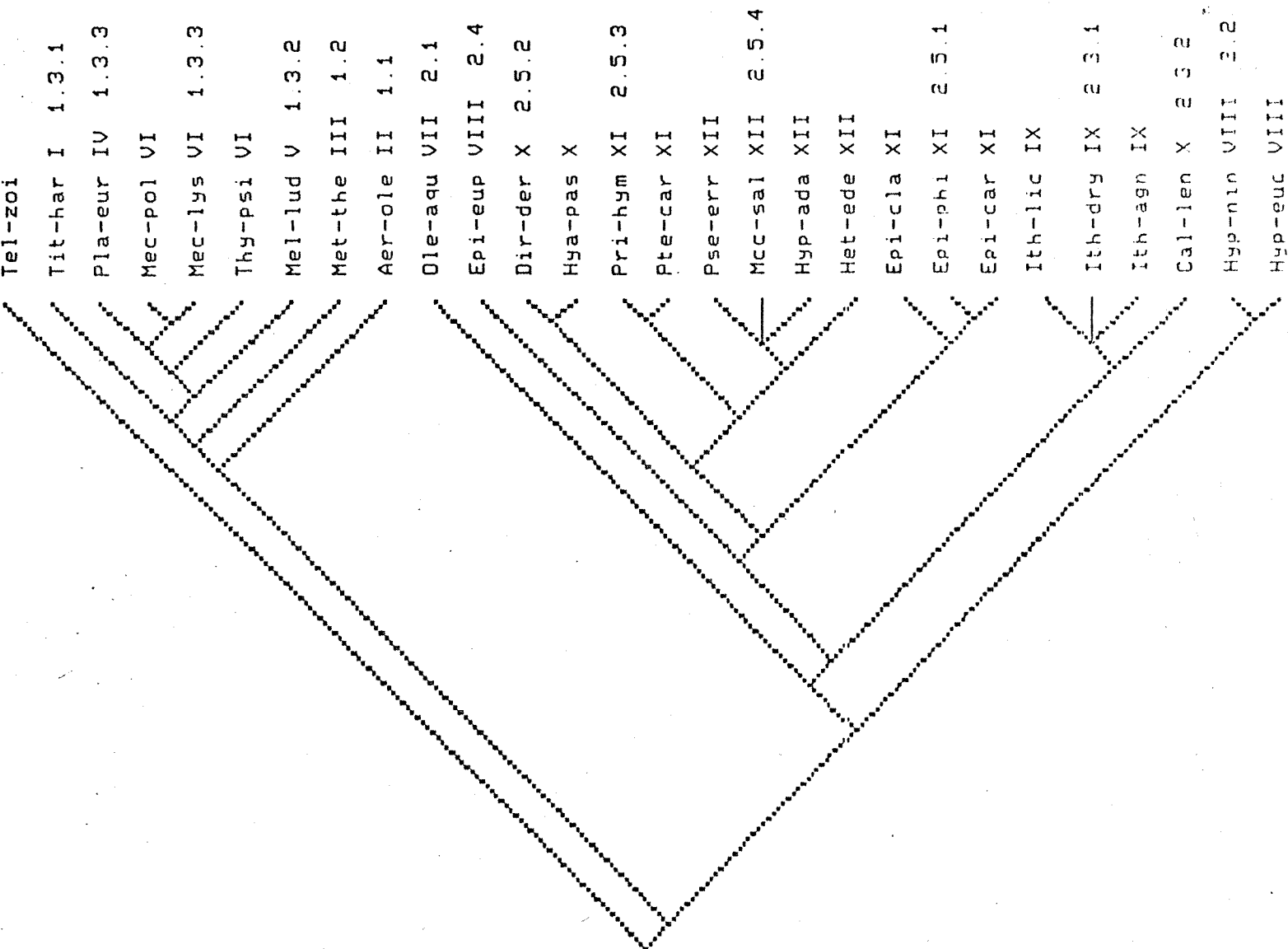


Figura 40. Matriz PCM, análise do PAUP, árvore de consenso. Tamanho é de 112 passos, sequências CLOSEST e ASIS.

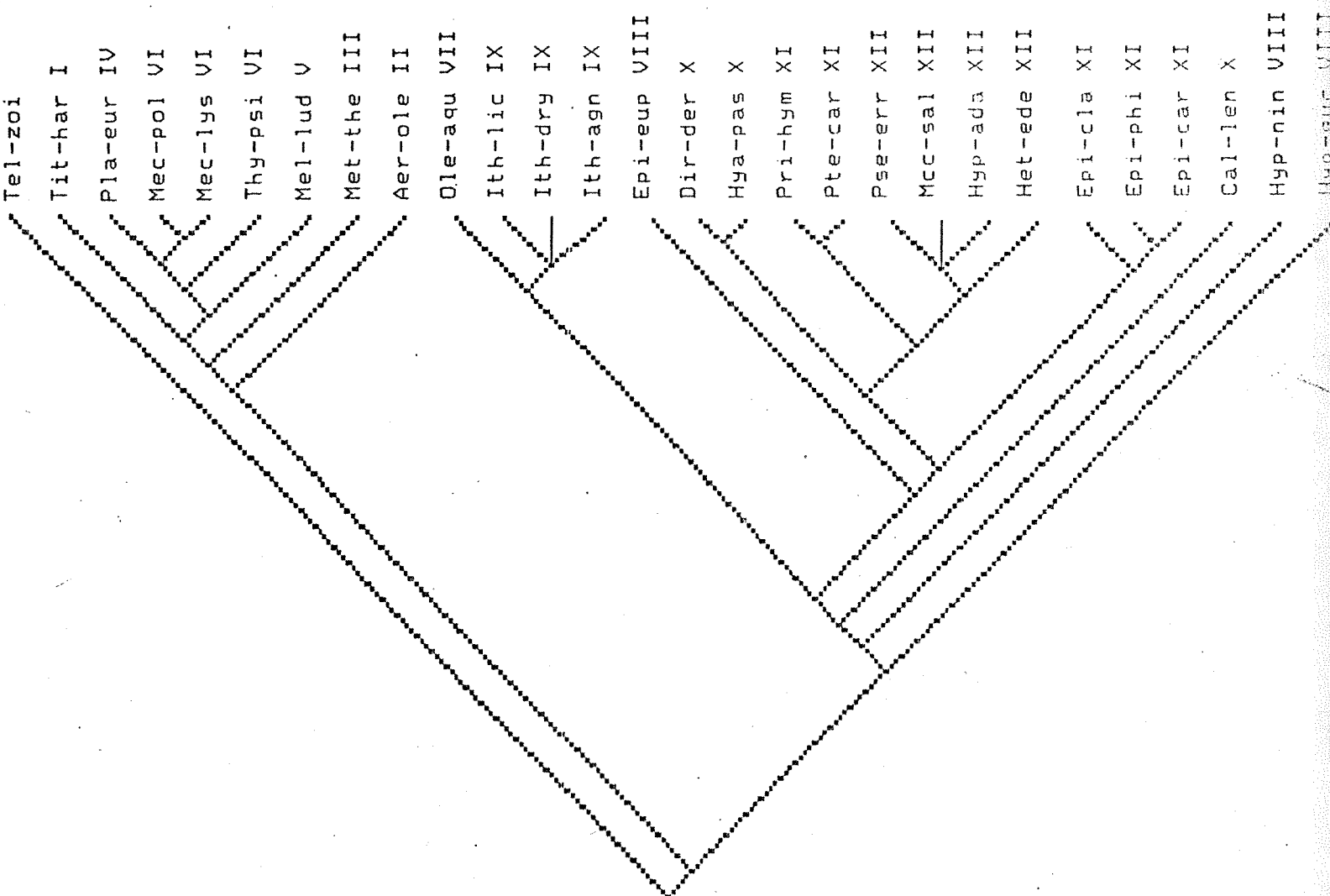


Figura 41. Matriz PCM, análise do PAUP, árvore de consenso. Tamanho é de 112 passos, sequências SIMPLE e ROOTLESS.

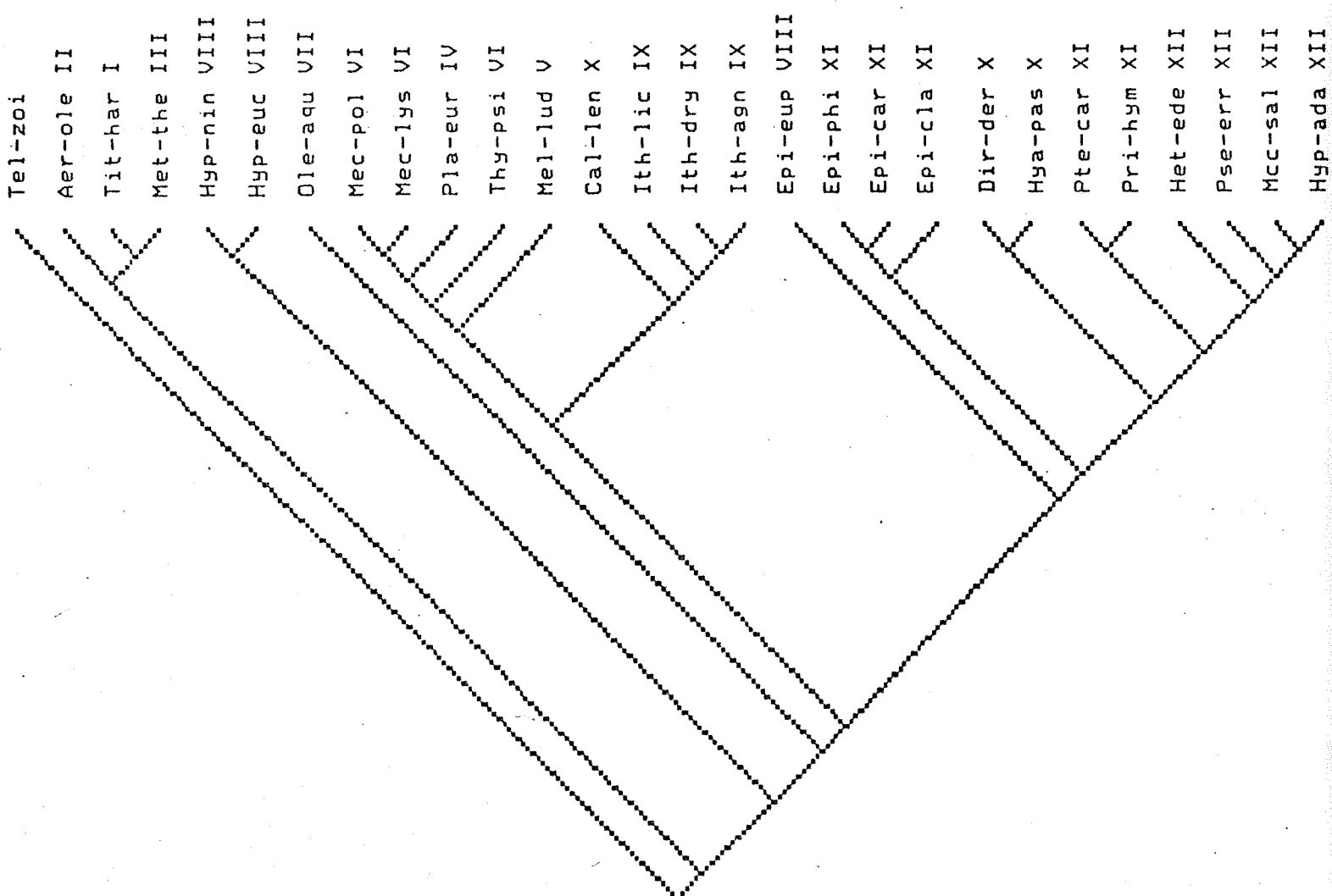


Figura 42. Matriz PCM, análise do Hennig86, uma das 31 árvores de menor tamanho (118 passos) geradas pelo comando bb*.

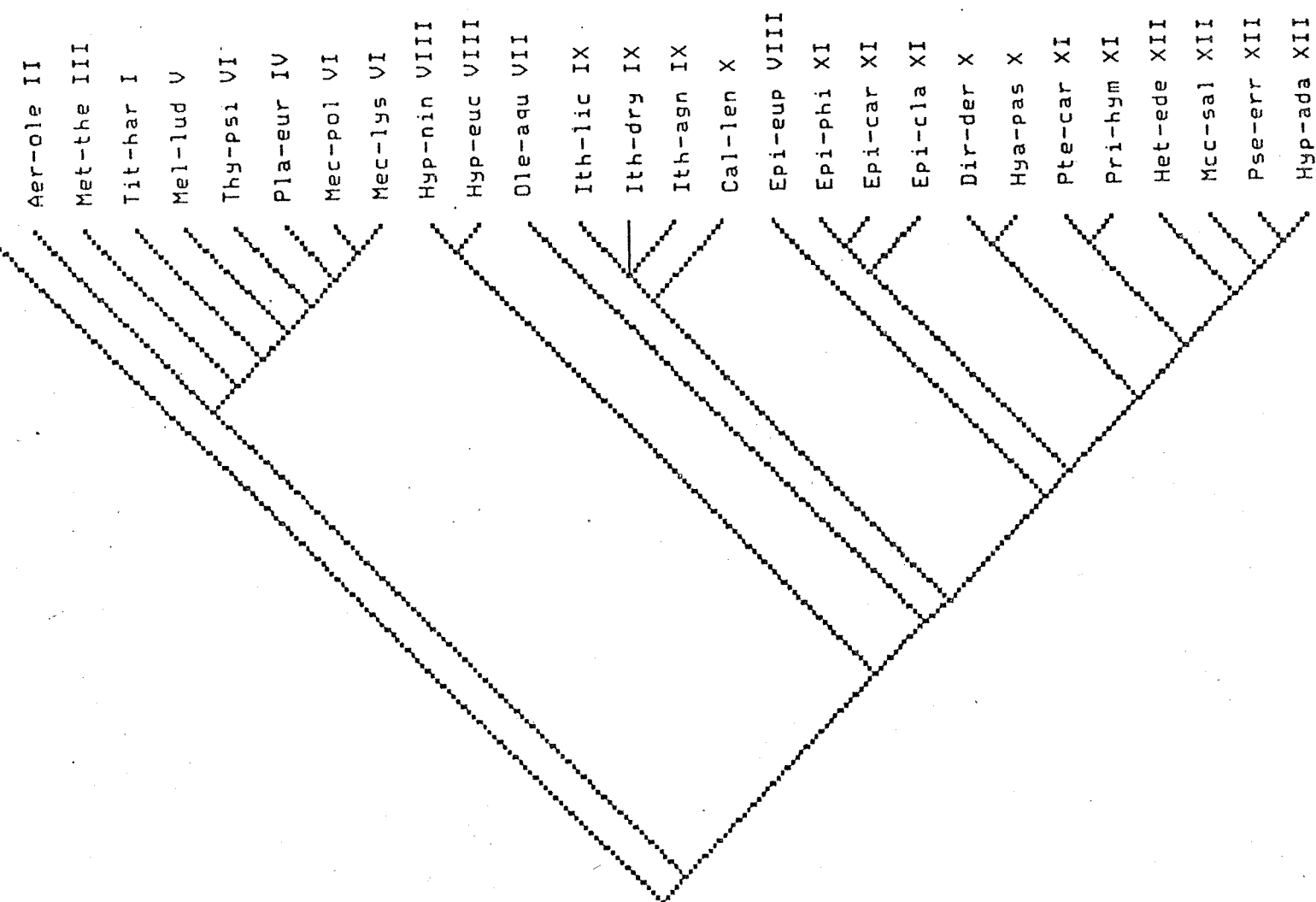


Figura 43. Matriz PCM, análise do Hennig86, outra das 31 árvores de menor tamanho (118 passos) geradas pelo comando bb*.

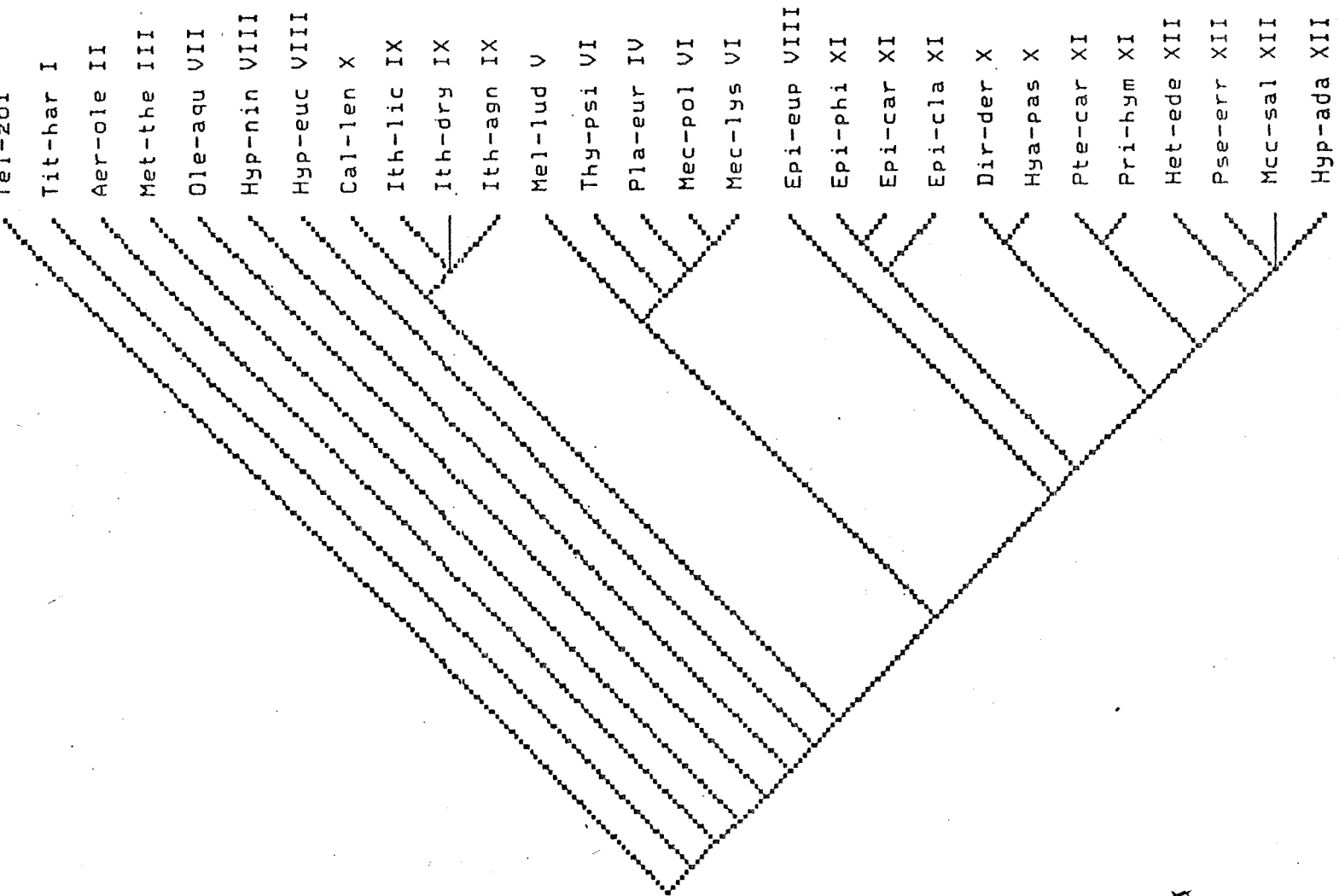


Figura 44. Matriz PCM, análise do Hennig86, árvore de consenso das 31 árvores de menor tamanho (118 passos) geradas pelo comando bb*.

consenso. As árvores geradas pelo Hennig86 são de maior tamanho (118) do que as do PAUP (112), e com um índice de consistência (Kluge & Farris, 1969) menor (.41 no Hennig86 e .44 no PAUP). Provavelmente, estas diferenças são devidas aos algoritmos ou pressupostos utilizados em cada programa, embora o manual do Hennig86, ao contrário do PAUP, não explicita claramente os métodos.

Em todas as árvores analisadas (Figs. 40-44), as tribos VI (Mechanitini), VIII (Napeogenini), X (Dircennini) e XI (tribo nova) mostraram-se polifiléticas. Na tribo VI, Mechanitis tem um ancestral comum compartilhado com Placidula e não compartilhado por Thyridia.

Na tribo VIII, Epityches e Hypothyris não são monofiléticos. Epityches agrupa-se com os membros de Dircennini (exceto Callithomia), nova tribo (XI) e Godyridini (XII), sendo o membro mais primitivo deste grupo. Hypothyris separa-se antes do grupo composto por Oleriini (VII), Ithomiini (IX), Dircennini (X) e nova tribo (XI). Dois dos três diagramas de consenso (Figs. 41 e 44) colocam o gênero Hypothyris como parafilético.

Callithomia lenea não está próxima dos outros Dircennini (Dircenna e Hyalenna), juntando-se com Ithomia (Figs. 40, 42, 43 e 44) ou ficando parafilética com Hypothyris e com o grupo que une as tribos VII, VIII, IX, X, XI e XII (Fig. 41).

Com relação a tribo nova (XI) composta, na matriz PCM, por Prittwitzia, Episcada e Pteronymia, Pri e Pte são monofiléticas entre si e fazem parte do grupo monofilético da tribo XII, enquanto que Episcada é parafilética em relação ao grupo formado

por Dir-der/Hya-pas + Pri-hym/Pte-car/Pse-err/Mcc-sal/Hyp-ada/Het-edede.

Tendências gerais

Como tendência geral pode-se identificar dois grupos distintos (exceto na Fig. 42). O primeiro, que pode ser mono ou parafilético, é composto pelos membros das tribos I a VI, e o segundo, mais avançado e provavelmente monofilético, reúne as tribos VII a XII. Os subgrupos monofiléticos de cada um destes grupos, bem como seus códigos que serão usados daqui para a frente, encontram-se resumidos na Tabela 11. A análise das apomorfias foi feita levando-se em consideração a árvore da Figura 39 e a lista de caracteres da Tabela 2 e do item III.1.4.

O ancestral hipotético compartilhado pelo grupo 1 mas não pelo grupo 2 é definido pelas apomorfias 11 e 23, e o nodo do grupo 2 caracteriza-se pelas apomorfias 8 e 18. Na Figura 42, o grupo 2 caracteriza-se pelas apomorfias 8 e 18. Na Figura 42, o grupo 2.3 seria monofilético com o 1.3, e na Figura 44, 1.3 seria monofilético (ou parafilético) com 2.4 e 2.5. De maneira geral, as Figuras 40 e 43 parecem refletir melhor as relações filogenéticas dos ovos de Ithomiinae, e o grupo 1 pode não ser monofilético como um todo, mas provavelmente não se mistura com o grupo 2. No grupo 1, o mais primitivo seria Tit-har, Aer-ole ou Met-the, e no grupo 2 seria Hyp-nin/euc ou eventualmente Ole-aqu.

Por motivos de comparação, foi realizada uma análise de agrupamento fenético usando o método UPGMA e os coeficientes de correlação de Pearson e os de distâncias taxonômica média, eucli-

Tabela 11. Grupos e subgrupos monofiléticos de Ithomiinae, levando-se em consideração os atributos do ovo, com as respectivas apomorfias. Ver Figuras 39 a 44.

Subgrupos	Tribos	Espécies	Apomorfias
1.1	II	Aer-ole	29
1.2	III	Met-the	5,24,25,26,30
1.3.1	I	Tit-har	11,28
1.3.2	V	Mel-lud	10,11,17,19,20
1.3.3	IV e VI	Pla,Thy e Mec	3,4,6,7,9,21,22,25
		Thy	4,5,7,26,29,30
		Pla,Mec	2,14,24,27
		Pla	19,21,22
		Mec	1,12,13,17,18,25
2.1	VII	Ole-aqu	7
2.2	VIII	Hyp-nin/euc	21,27,28
2.3	IX e X	Cal-len e Ith	29
2.3.1	IX	Ith	5,7,32
2.3.2	X	Cal	7,17
2.4	VIII	Epi-eup	5
2.5.1	XI	Epi-cla/phi/car	3,5,6,16,21,22
2.5.2	X	Dir e Hya	6,15,21,22,30
2.5.3	XI	Pri e Pte	1,5,6
2.5.4	XII	Pse,Mcc,Hyp,Het	7,10,17,23,28,29

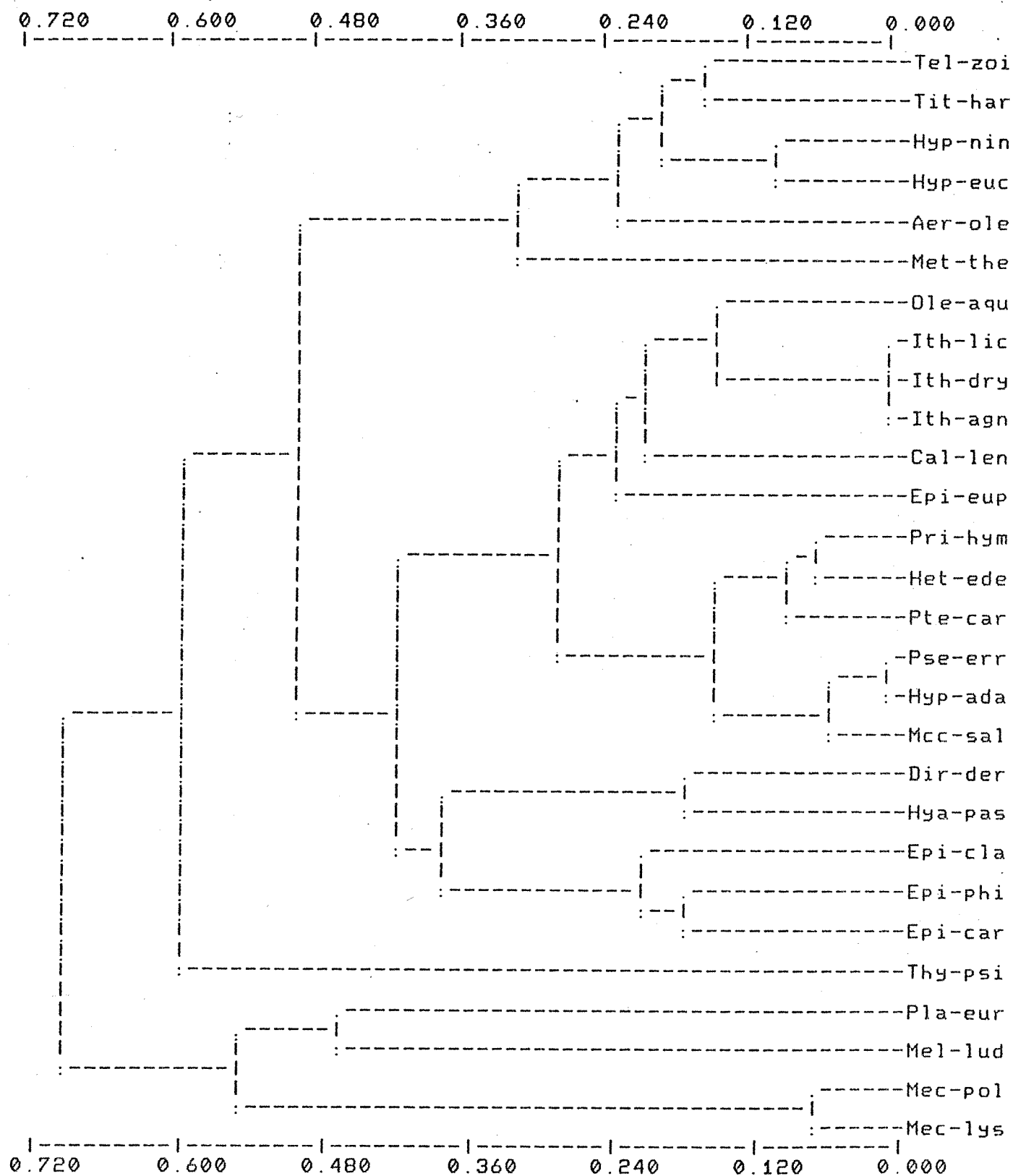


Figura 45. Matriz PCM. Análise de agrupamento, método UPGMA, coeficiente de distância Manhattan.

diana e Manhattan (Sneath & Sokal, 1973). O coeficiente de distância Manhattan (ver fenograma da Fig. 45) foi o único que apresentou resultado razoavelmente de acordo com os supostos grupos de padrão coriônico (1.1/1.2/1.3.1/2.2, 2.1/2.3/2.4/2.5, 1.3.3-Thy e 1.3.2/1.3.3). O método UPGMA é considerado pelos feneticistas como um eficiente estimador da filogenia de um grupo (Sokal, 1986, Sokal et al., 1984).

2.2 - Utilizando outros conjuntos de dados

2.2.1 - Matriz KBPCM

Esta matriz é oriunda da junção dos 32 caracteres do ovo da matriz PCM com os 81 caracteres da matriz KB1 (90 menos os 9 do ovo), com os 28 taxa deste estudo (ver Tab. 4).

A Tabela 12 traz as informações sobre as 911 árvores geradas pelo PAUP, sendo 27 destas igualmente parcimoniosas (tamanho = 541, i.c. = 0.351). As 9 árvores de consenso (para as combinações mais parcimoniosas de ADDSEQ e HOLD, ver Tabela 11) foram exatamente iguais, e a árvore está representado na Figura 46. As Figuras 47 e 48 mostram as árvores de consenso resultantes da análise do Hennig86 (tamanho = 569).

Considerando as espécies estudadas, as tribos Napeogenini (VIII), Ithomiini (IX) e a tribo nova (XI) são polifiléticas nas Figuras 46, 47 e 48, e a tribo Godyridini (XII) é polifilética na Figura 46. O grupo 2 (ver Tab. 7) continua monofilético,

assim como os subgrupos 2.2 e 2.5. Os subgrupos 2.1, 2.3 e 2.4 são monofiléticos em separado na Figura 46 e monofiléticos entre eles nas Figuras 47 e 48.

O grande, monofilético e derivado grupo 2.5 pode apresentar diferentes tendências. Os subgrupos 2.5.1 e 2.5.4 podem estar separados, sendo 2.5.3 parafiléticos entre si e em relação ao 2.5.2 (Fig. 46). As Figuras 47 e 48 indicam que os subgrupos 2.5.1 e 2.5.2 podem ser monofiléticos, assim como os 2.5.3 e 2.5.4. O grupo 2.2 pode ser o mais primitivo (Fig. 47), ou se situar antes de 2.5 e depois de 2.3 (Figs. 46 e 48).

O grupo 1 seria artificial (parafilético nas Figs. 47 e 48 e polifilético na Fig. 46), uma tendência já esboçada nas análises da matriz PCM (Figs. 42 e 44). O grupo mais primitivo, considerando as espécies examinadas, agora seria Mel-lud (tribo V), que pode ser parafilético em relação ao resto do grupo 1 e também ao grupo 2 (Fig. 46) ou não (Figs. 47 e 48). Depois viriam Tit-har, Aer-ole, Met/Pla e Thy/Mec, todos parafiléticos.

Comparando-se com os cladogramas da matriz PCM, o grupo 1.3 é polifilético; Pla-eur (1.3.3) está mais próximo de Met-the (1.2), e eles podem ser monofiléticos (Figs. 47 e 48) ou parafiléticos (Fig. 46). Tit-har (1.3.1) e Mel-lud (1.3.2) também sairiam deste grupo, e os únicos membros monofiléticos do grupo 1.3 seriam Thy e Mec (1.3.3), que são os membros da tribo VI (Mechanitini).

Tabela 12. Matriz KBPCM. Combinações de HOLD e ADDSEQ na análise do PAUP. Tamanho das árvores e número de árvores encontradas entre parênteses. Encontradas 911 árvores, sendo 27 igualmente parcimoniosas (*) com 541 passos. O tempo de processamento foi de 21 h 30 min.

H O L D	ADDSEQ			
	CLOSEST	SIMPLE	ROOTLESS	ASIS
1	543 (6)	* 541 (3)	* 541 (3)	544 (100)
5	* 541 (3)	543 (6)	550 (48)	544 (100)
10	* 541 (3)	543 (6)	* 541 (10)	544 (100)
15	* 541 (3)	543 (6)	543 (6)	543 (100)
20	* 541 (3)	544 (100)	543 (6)	543 (100)
25	* 541 (3)	543 (100)	* 541 (3)	543 (100)

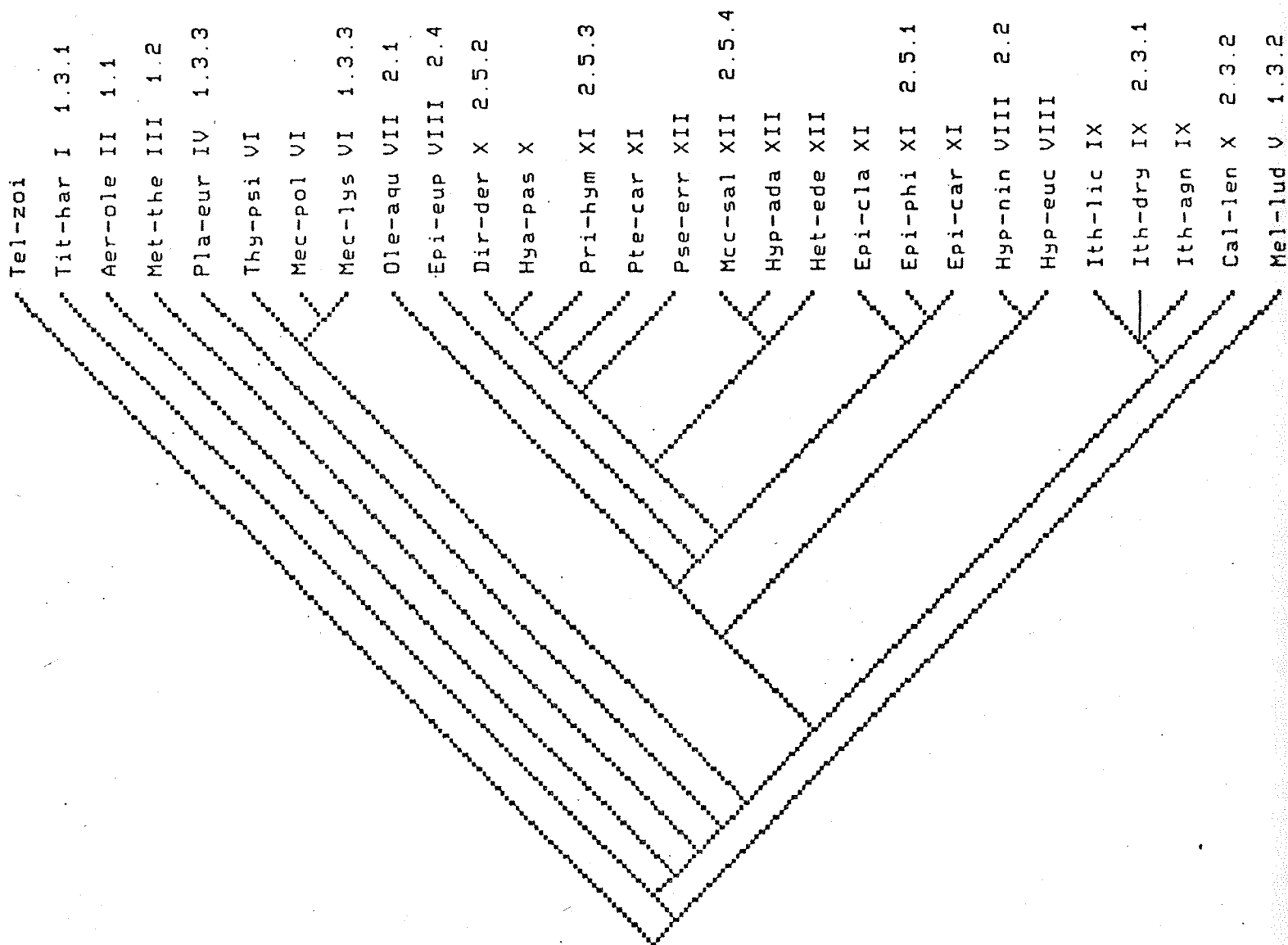


Figura 46. Matriz KBPCM, análise do PAUP, árvore de consenso geral. Tamanho é de 541 passos.

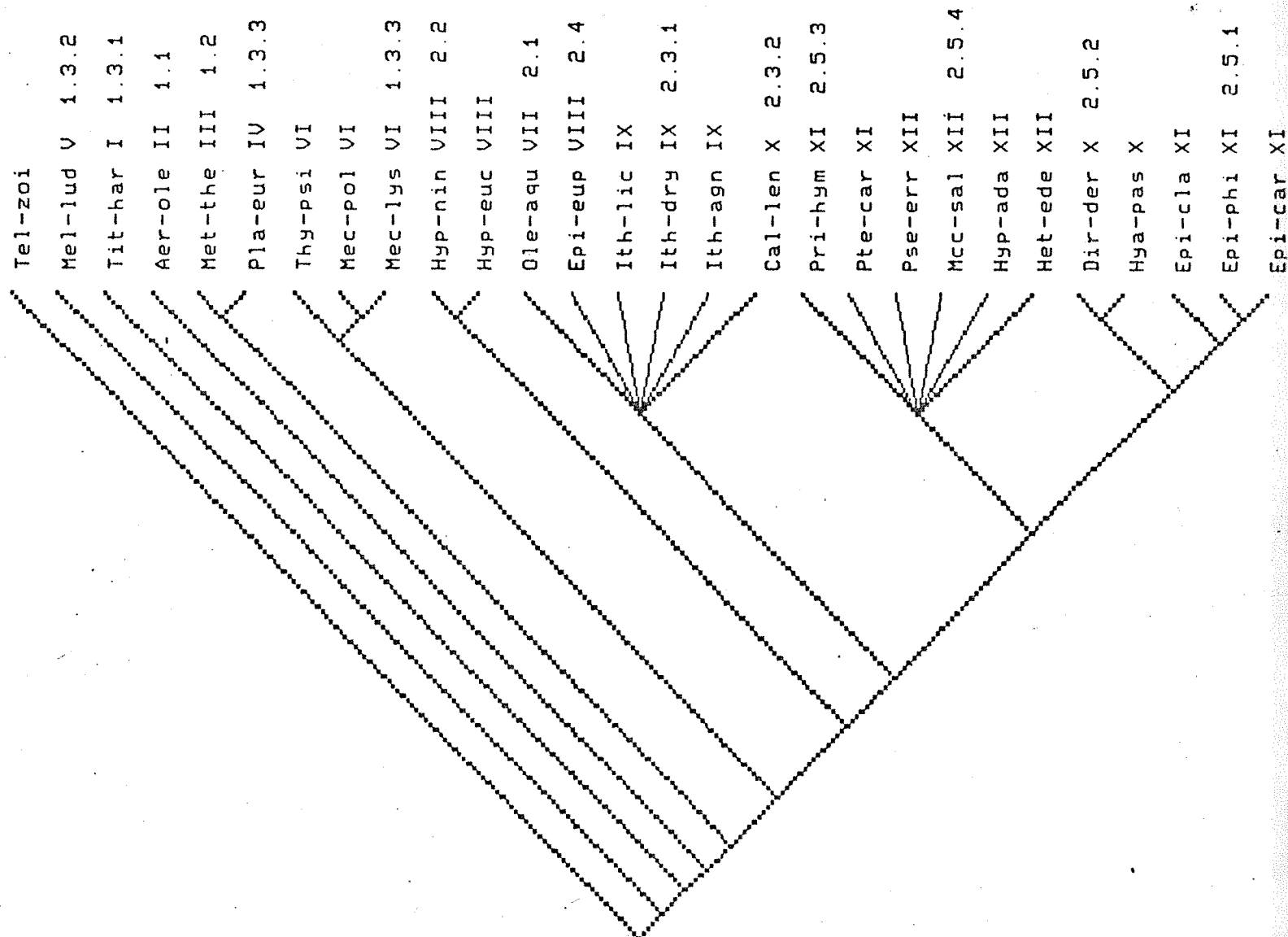


Figura 47. Matriz KBPCM, análise do Hennig86, árvore de consenso, comando mh*. Tamanho é de 569 passos (6 árvores).

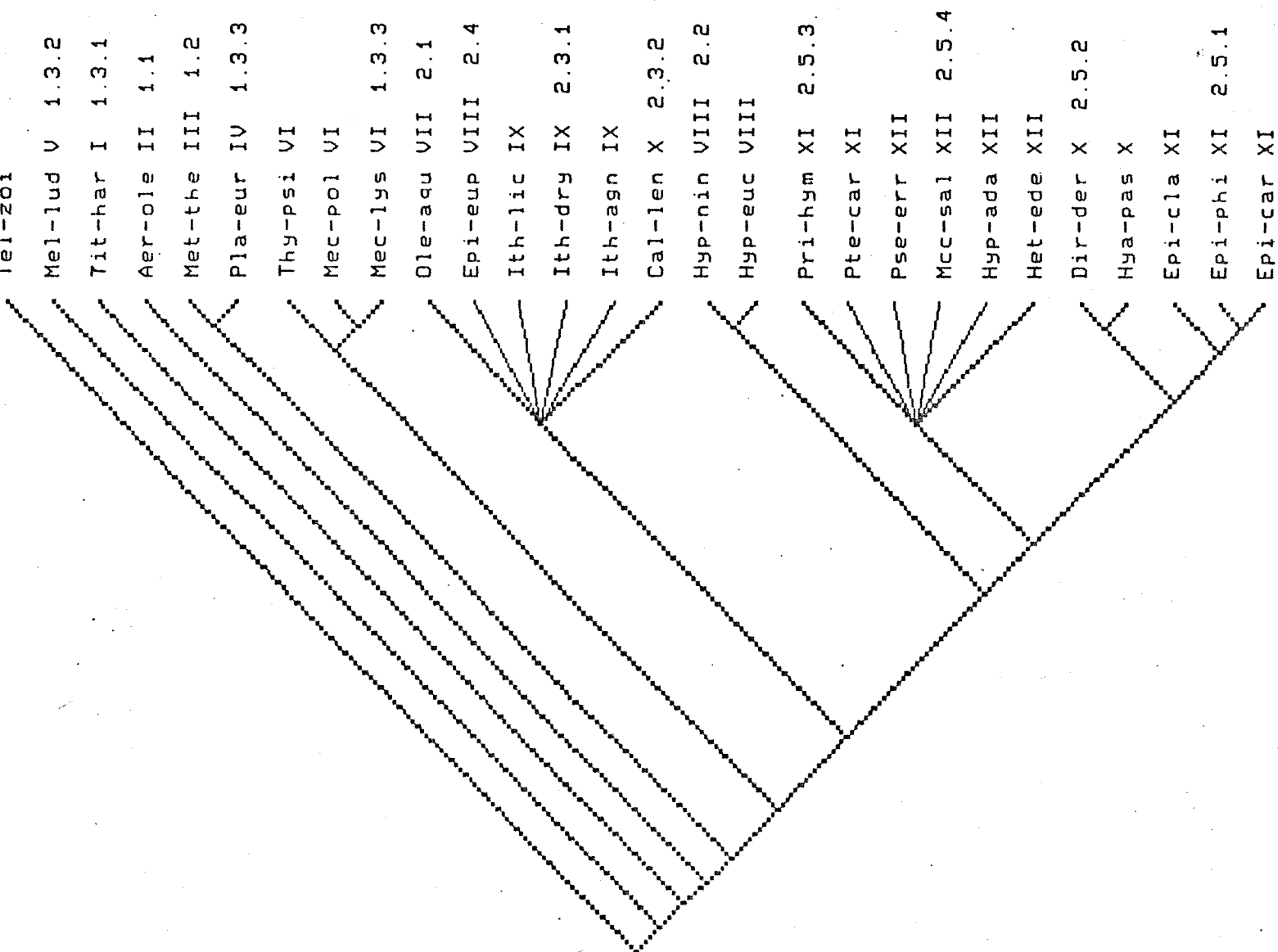


Figura 48. Matriz KBPCM, análise do Hennig86, árvore de consenso, comando bb*. Tamanho é de 569 passos (67 árvores).

2.2.2 - Matriz KB1

A Tabela 13 traz a matriz utilizada nas análises, e a Tabela 14 contém as informações sobre as 360 árvores geradas pelo PAUP, sendo 155 igualmente parcimoniosas (tamanho = 758 passos, i.c. = 0.212), e a árvore de consenso resultante está na Figura 49. Esta árvore é a que mais se assemelha às tribos assumidas neste trabalho, pois foi a partir de uma matriz e de uma análise semelhantes a estas que se originou o arranjo das tribos em Brown 1985, 1987 e Brown & Henriques, no prelo.

As tribos Methonini (III) e IV (nova, Pla-eur) são parafiléticas (embora em algumas análises elas tenham aparecido como monofiléticas). As tribos Oleriini (VII), Napeogenini (VIII) e Ithomiini (IX) formam um grupo monofilético. Outro grupo monofilético é formado pelas tribos Dircennini (X), nova (XI) e Godyridini (XII), e as tribos X e XI estão mais próximas entre si do que em relação a XII. A tribo XII é a única que possui um membro polifilético (God-zav). A tribo nova composta por Ath-cle e presente apenas na matriz KB1, que será chamada de V', é monofilética com a tribo V (Melinaeini).

O grupo 1 (Tab. 11) reflete a mesma tendência de algumas árvores das matrizes PCM e KBPCM (comparar Figs. 46 e 49), sendo agora a tribo Tithoreini (I) a mais primitiva, seguida pelo grupo monofilético formado por V e V'. Todas as outras tribos de Ithomiinae seriam parafiléticas com V e V': as tribos II, III, IV e VI, mais as tribos do grupo 2, compartilham um ancestral não compartilhado pelas tribos I, V e V'. A tribo Mechanitini (VI)

Tabela 14. Matriz KB1. Combinações de HOLD e ADDSEQ na análise do PAUP. Tamanho das árvores e número de árvores encontradas entre parênteses. Encontradas 360 árvores, sendo 155 igualmente parcimoniosas (*) com 758 passos. O tempo de processamento foi de 45 h.

H O L D	ADDSEQ			
	CLOSEST	SIMPLE	ROOTLESS	ASIS
1	761 (4)	* 758 (1)	772 (9)	763 (6)
5	762 (25)	760 (8)	759 (10)	* 758 (22)
10	762 (25)	759 (9)	759 (10)	* 758 (10)
15	762 (25)	765 (2)	759 (10)	* 758 (22)
20	762 (25)	760 (2)	759 (10)	* 758 (10)
25	762 (25)	* 758 (22)	* 758 (22)	* 758 (22)

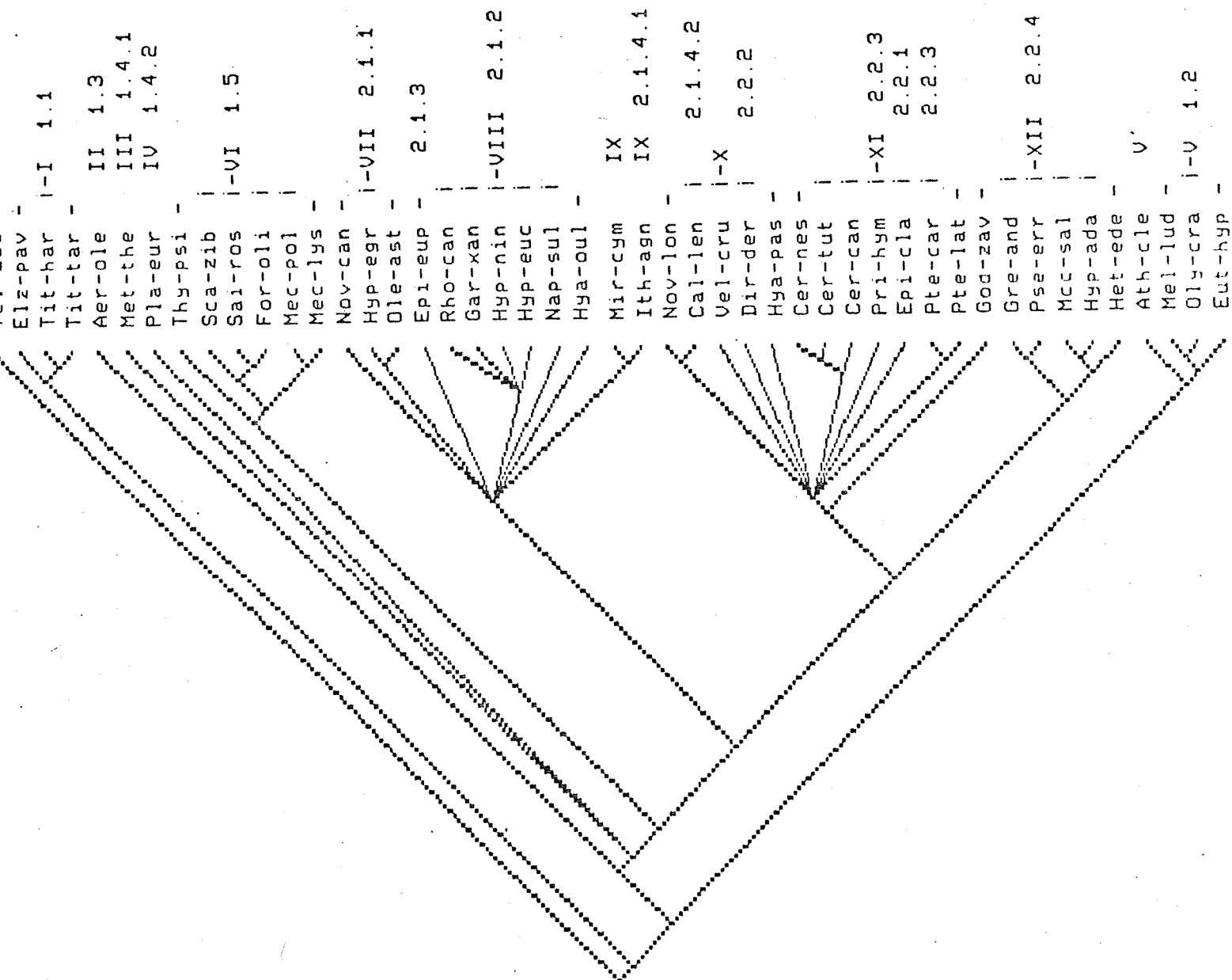


Figura 49. Matriz KB1, análise do PAUP, árvore de consenso. Tamanho é de 758 passos (155 árvores).

seria a mais avançada do grupo 1.

O grupo 2 continua monofilético, com 3 subgrupos distintos. O mais primitivo é formado pelos grupos 2.1, 2.2, 2.4 e 2.3.1 (tribos VII, VIII e IX), o intermediário pelos grupos 2.5.1, 2.5.2, 2.5.3, 2.3.2 e God-zav, e o grupo mais avançado é composto por 2.5.4 (membros da tribo XII exceto God-zav).

As Figuras 50 e 51 trazem as árvores de consenso geradas pelo Hennig86. As tribos I a V são monofiléticas, e a tribo VI passa a fazer parte do grupo 2. A tribo mais primitiva seria a II, depois viriam V', III, IV, V (parafilética) e I. No grupo 2, nenhuma tribo é monofilética, exceto a VI na Figura 50 (e é também a mais avançada). O membro mais primitivo do grupo 2 seria a espécie canilla (Nov-can, tribo VII), depois viriam as tribos VIII, X, XI, XII (God-zav), VII, IX, XI, VIII, XII e VI (ou VI e XII).

A posição da tribo Mechanitini (VI) nas Figuras 50 e 51 é aparentemente estranha, uma vez que em todas as 8 árvores que foram utilizadas para o consenso da Figura 50 (as 177 árvores da Fig. 51 não foram examinadas) esta tribo estava na posição esperada (mais avançada do grupo 1). A Figura 52 traz uma destas 8 árvores, onde se percebe que os padrões de aninhamentos são semelhantes aos discutidos nas Figuras 40 a 49. Outro exemplo da discrepância da árvore de consenso com as árvores de entrada é fornecido pelas tribos V e V', que sempre eram mono ou parafiléticas e, no consenso, apareceram separadas.

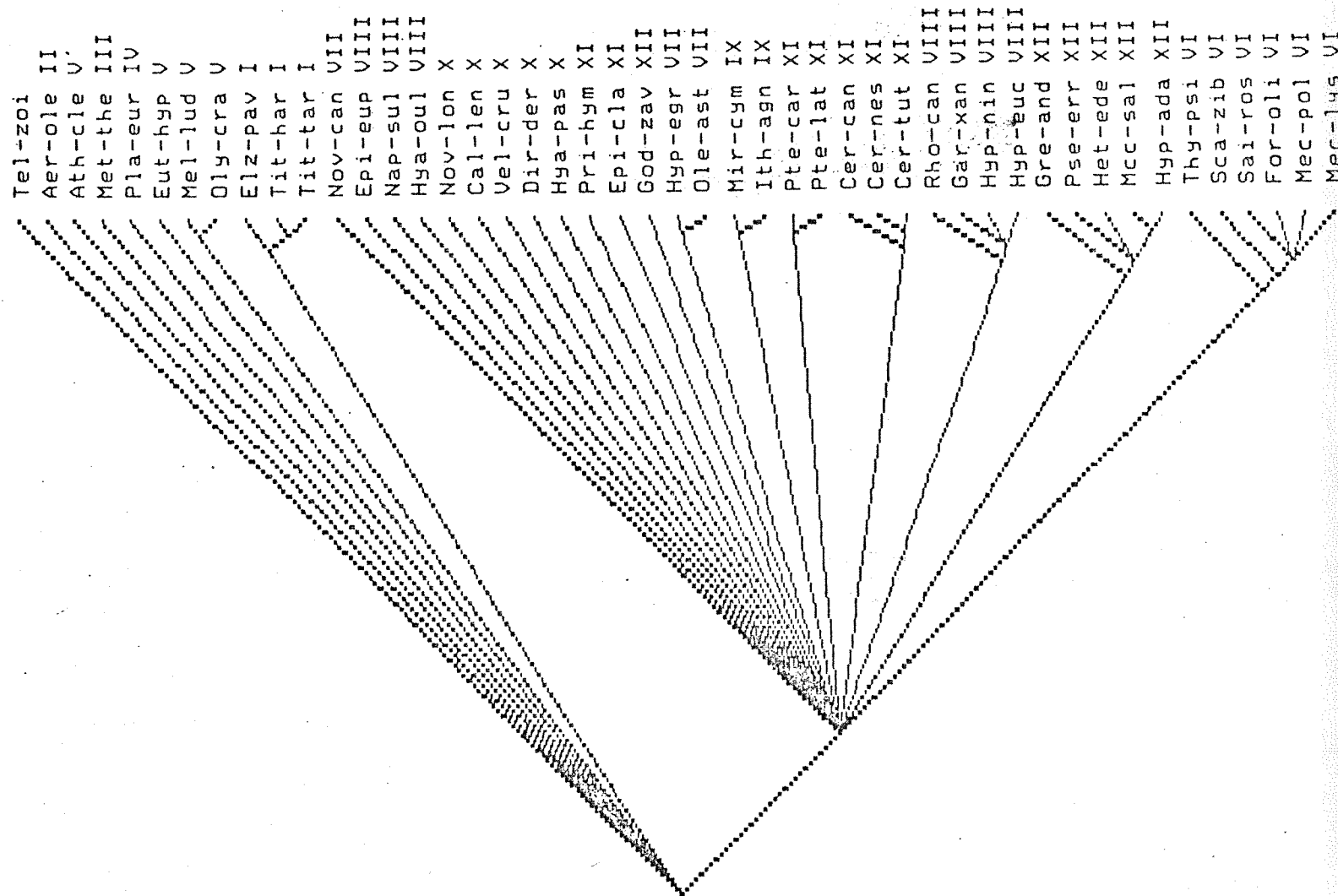


Figura 50. Matriz KB1, análise do Hennig86, árvore de consenso.
 Tamanho é de 779 passos (8 árvores de mh*).

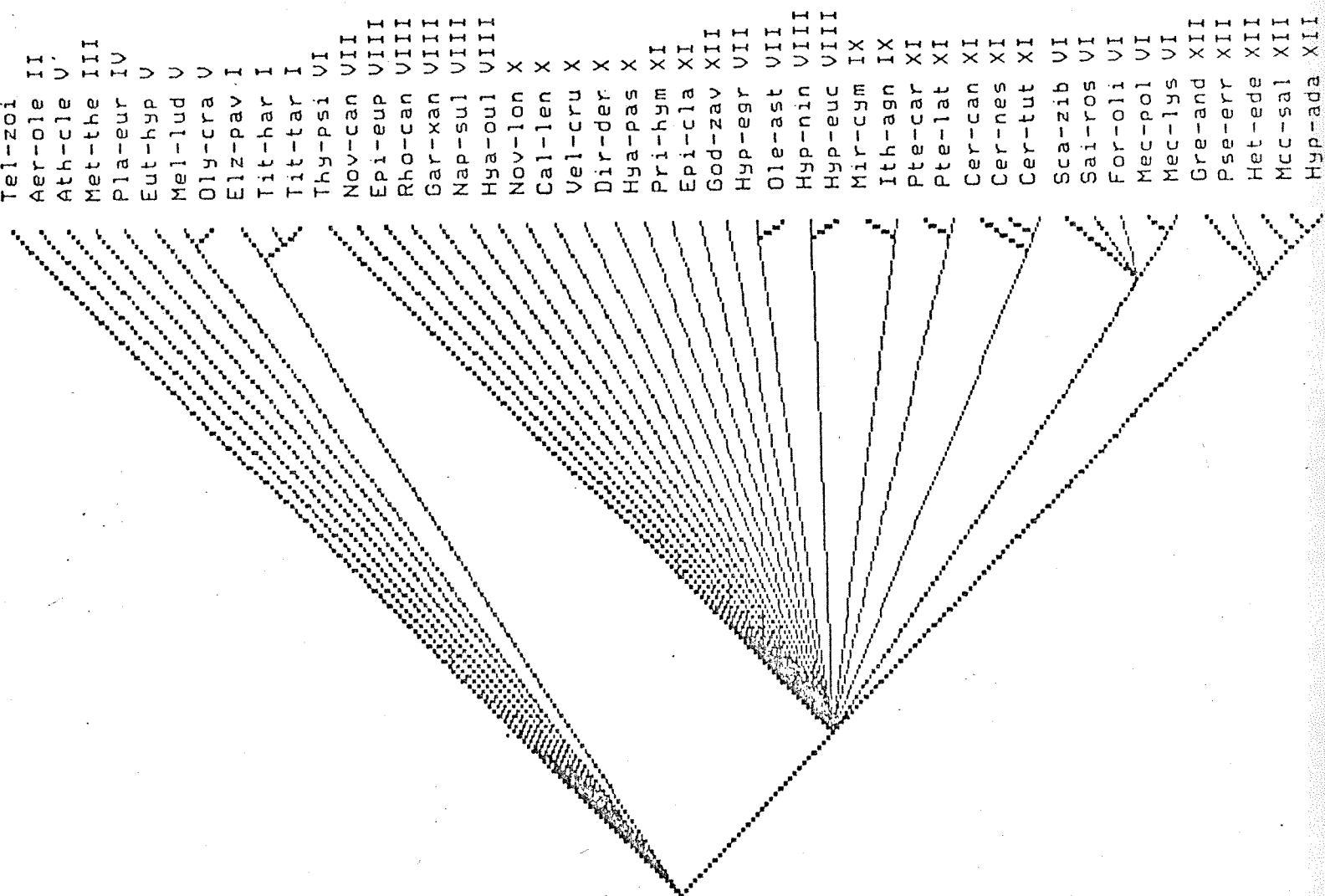


Figura 51. Matriz KB1, análise do Hennig86, árvore de consenso.
 Tamanho é de 779 passos (177 árvores de bb*).

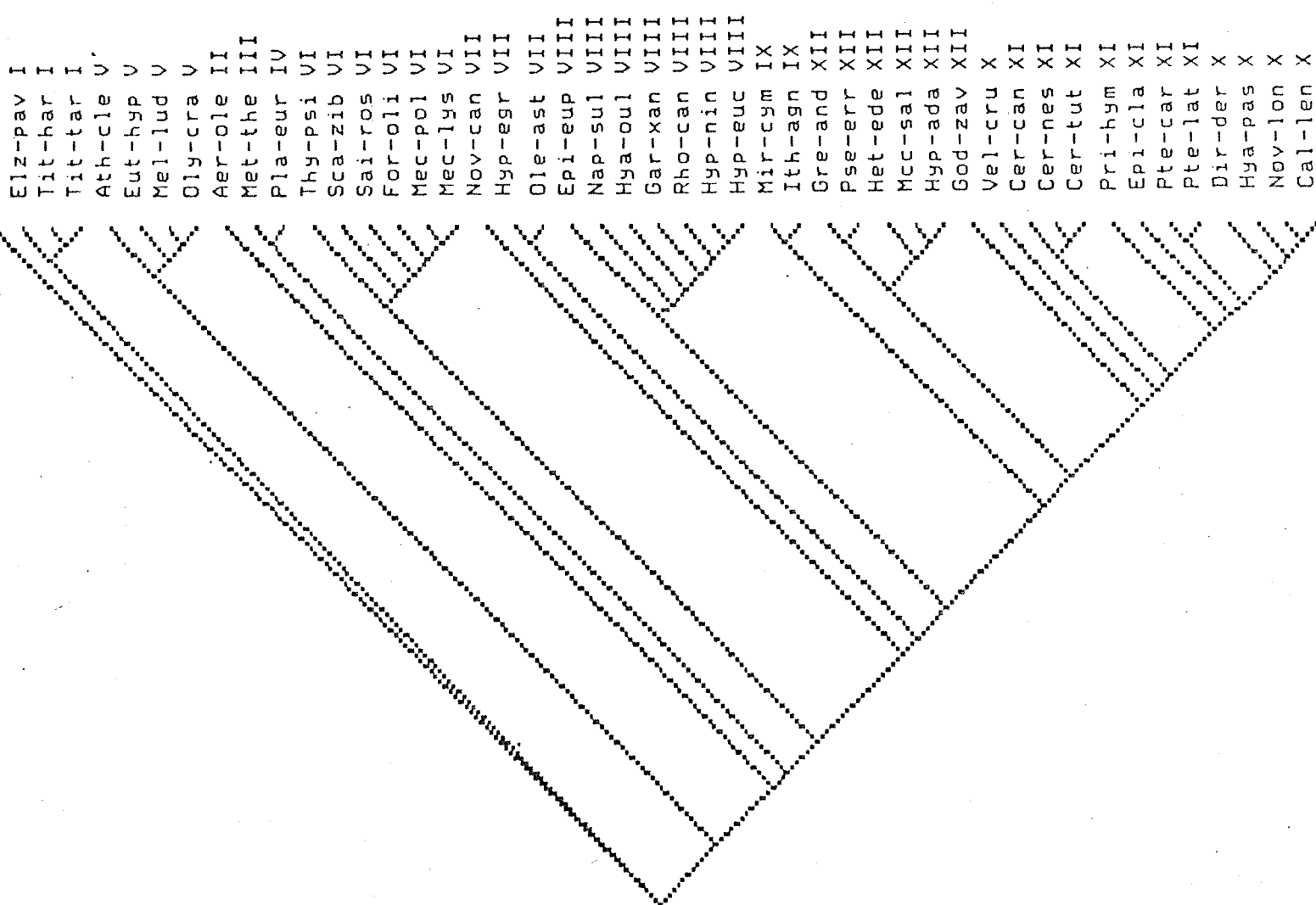


Figura 52. Matriz KB1, análise do Hennig86. Uma das 8 árvores de igual tamanho (779 passos) geradas pelo comando mh*.

2.2.3 - Matriz KB2

Esta matriz é igual à matriz KB1, porém com apenas os taxa que coincidem com a matriz PCM (24 taxa por 90 caracteres). A Tabela 15 traz as informações sobre as 61 árvores encontradas pelo PAUP, sendo que 15 combinações de ADDSEQ e HOLD produziram 45 árvores de igual tamanho (469 passos), e a Figura 53 representa a árvore de consenso.

O grupo 1 comporta-se da mesma maneira que na análise KBPCM (ver Fig. 46). No grupo 2, que também é monofilético, a tribo VIII (2.4 e 2.2) torna-se monofilética, o grupo 2.3 é polifilético, e o grupo 2.5 continua coeso e formando dois subgrupos: 2.5.1/2.5.2/2.5.3 e 2.5.4.

O diagrama de consenso de Hennig86 (Fig. 54) também assemelha-se aos similares da matriz KBPCM (Figs. 47 e 48). As tribos VIII, IX, X e XI não são monofiléticas, assim como o grupo 2.5.3 também não é monofilético.

2.2.4 - Matriz KB3

Matriz igual à KB2, porém contendo apenas os 9 caracteres do ovo da matriz original KB1. Todas as combinações testadas no PAUP deram o mesmo número de árvores e com o mesmo tamanho (16 passos), com um total de 2400 árvores. A árvore de consenso está representada na Figura 55.

Nesta análise houve uma considerável mistura nas tribos, sendo que membros das tribos VI, VIII, XI e XII são coloca-

Tabela 15. Matriz KB2. Combinações de HOLD e ADDSEQ na análise do PAUP. Tamanho das árvores e número de árvores encontradas entre parênteses. Encontradas 61 árvores, sendo 45 igualmente parcimoniosas (*) com 469 passos. O tempo de processamento foi de 2 h 40 min.

H O L D	ADDSEQ			
	CLOSEST	SIMPLE	ROOTLESS	ASIS
1	* 469 (3)	472 (1)	471 (2)	470 (7)
5	* 469 (3)	* 455 (3)	* 469 (3)	* 469 (3)
10	* 469 (3)	472 (3)	* 469 (3)	* 469 (3)
15	* 469 (3)	472 (1)	470 (1)	* 469 (3)
20	* 469 (3)	472 (1)	* 469 (3)	* 469 (3)
25	* 469 (3)	472 (1)	471 (1)	* 469 (3)

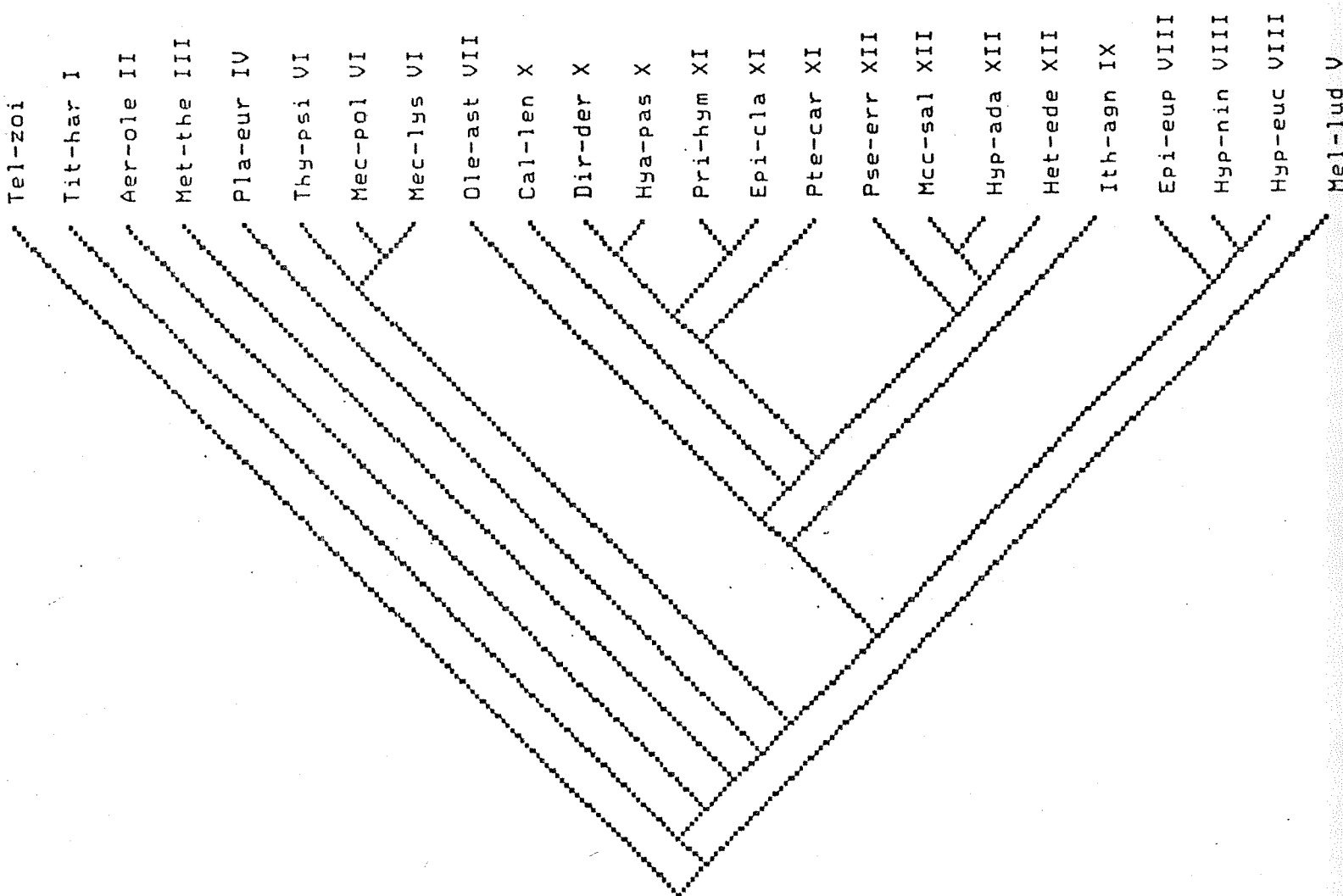


Figura 53. Matriz KB2, análise do PAUP, árvore de consenso. Tamanho é de 469 passos (45 árvores).

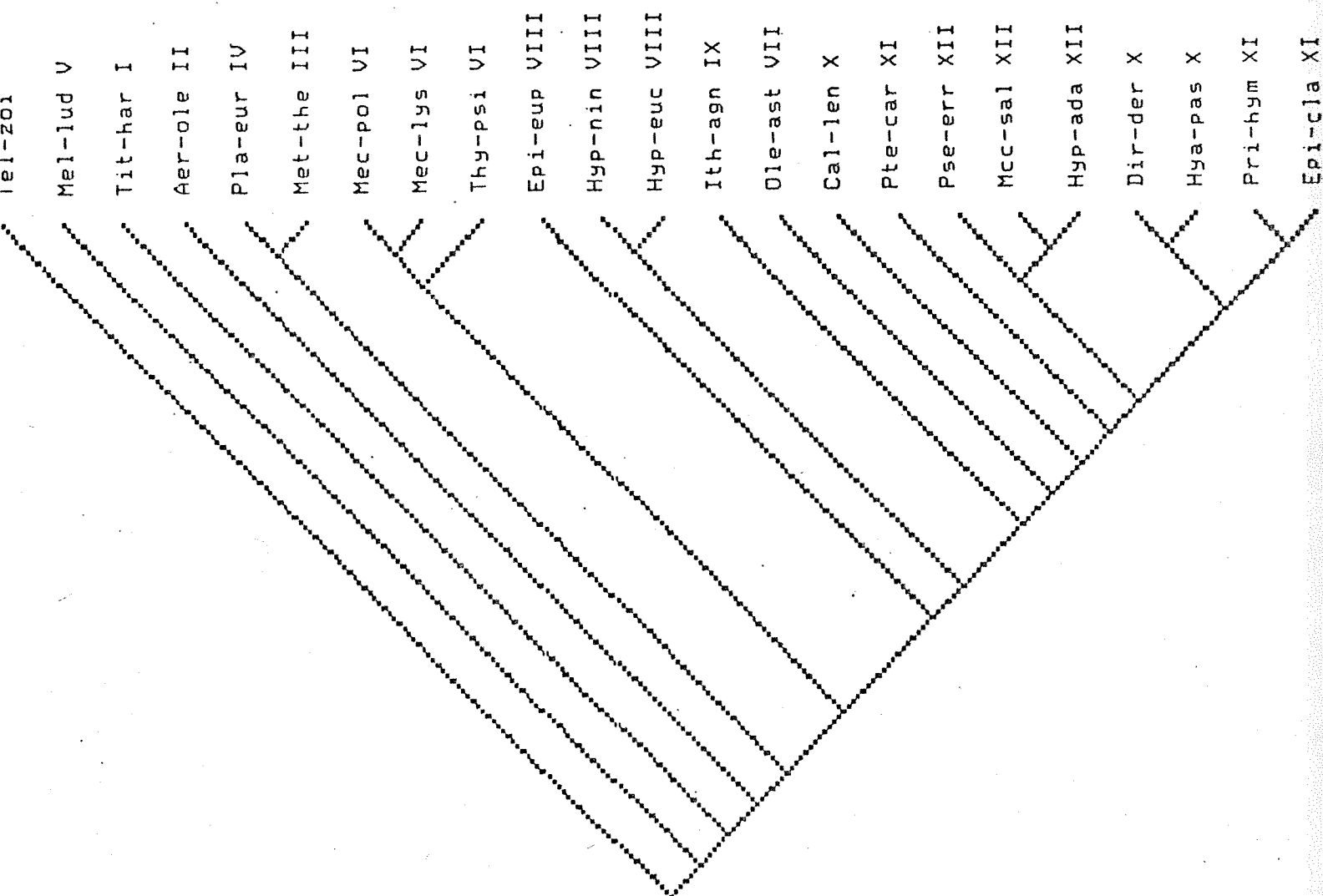


Figura 54. Matriz KB2, análise do Hennig86, árvore de consenso.
 Tamanho é de 468 passos (9 árvores de bb*).

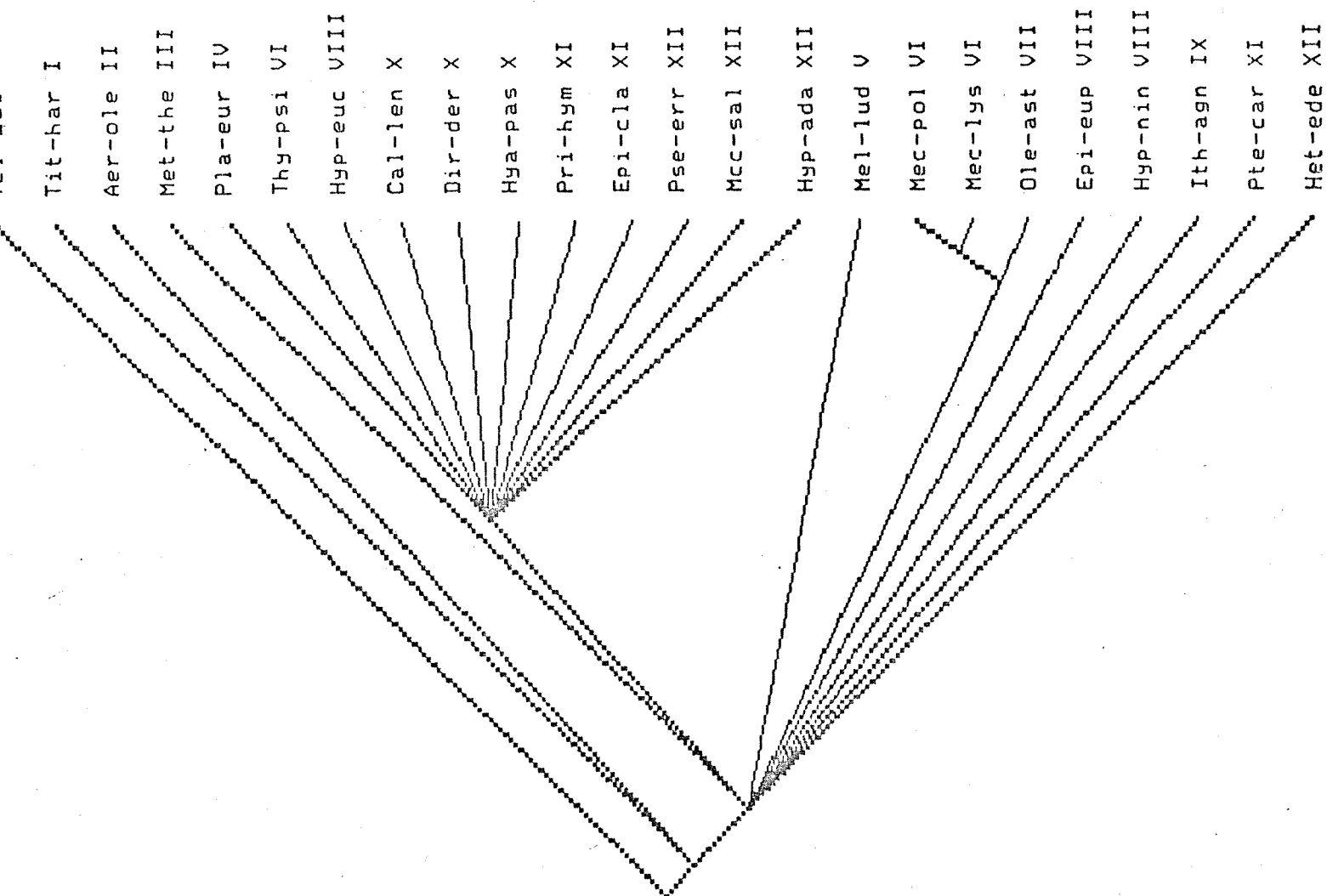


Figura 55. Matriz KB3, análise do PAUP, árvore de consenso. Tamanho é de 16 passos (2400 árvores).

dos em grupos separados. Os padrões observados nas outras matrizes não se repetiram.

2.3 - Análise geral

As análises dos outros conjuntos de dados indicam que o grupo 1 (Tab. 11, Figs. 39 e 40) formado pela matriz PCM deve ser reavaliado. O grupo 2 no geral é mantido, mas com alguns subgrupos internos em posição ainda não bem esclarecida. A Tabela 16 representa um rearranjo da Tabela 11, indicando os prováveis grupamentos monofiléticos e o avanço relativo das espécies estudadas, quando inclui-se na análise um maior número de espécies e de caracteres.

O estudo do ovo mostrou que ele pode ser um bom indicador das relações filogenéticas em Ithomiinae, e que alguns caracteres mais homoplásicos devem ser reexaminados. Um refinamento da análise dos padrões de caracteres entre os taxa sobre a árvore gerada poderia possibilitar a obtenção de outras polaridades, ou seja, fazer uma análise das séries de transformação (Michevich, 1982).

O exame das larvas de 1^o instar também pode fornecer diversos caracteres que podem ajudar a resolver as relações dentro desta subfamília. Um levantamento preliminar indicou que vários caracteres podem ser extraídos, tanto da morfologia externa geral (como coloração, faixas e pêlos), quanto da quetotaxia da cabeça e da análise das peças bucais.

Tabela 16. Possíveis grupamentos monofiléticos nos Ithomiinae estudados.

Subgrupos	Tribos	Espécies
1.1	Tithoreini	<u>Tithorea harmonia</u>
1.2	Melinaeini	<u>Melinaea ludovica</u>
1.3	Tribo nova (II)	<u>Aeria olena</u>
1.4.1	Methonini	<u>Methona themisto</u>
1.4.2	Tribo nova (IV)	<u>Placidula euryanassa</u>
1.5	Mechanitini	<u>Thyridia psidii</u> <u>Mechanitis polymnia</u> <u>Mechanitis lysimnia</u>
2.1.1	Oleriini	<u>Oleria aquata</u>
2.1.2	Napeogenini	<u>Hypothyris ninonia</u> <u>Hypothyris euclea</u>
2.1.3	Napeogenini	<u>Epityches eupompe</u>
2.1.4.1	Ithomiini	<u>Ithomia agnosia</u> <u>Ithomia drymo</u> <u>Ithomia lichyi</u>
2.1.4.2	Dircennini	<u>Callithomia lenea</u>
2.2.1	Tribo nova (XI)	<u>Episcada clausina</u> <u>Episcada carcinia</u> <u>Episcada philoclea</u>
2.2.2	Dircennini	<u>Dircenna dero</u> <u>Hyalenna pascua</u>
2.2.3	Tribo nova (XI)	<u>Prittwitzia hymenaea</u> <u>Pteronymia carlia</u>
2.2.4	Godyridini	<u>Pseudoscada erruca</u> <u>Mcclungia salonina</u> <u>Hypoleria adasa</u> <u>Heterosais edessa</u>

Neste trabalho, o acréscimo de novos caracteres de tipos diferentes (matriz KBPCM) alterou as relações do grupo 1, mas no grupo 2 a estrutura básica foi mantida, havendo alterações dentro do grupo 2.5 da Tabela 11. O acréscimo de novos taxa pode ser verificado com os dados de KB1 (Fig. 49) e KB2 (Fig. 53).

Segundo Sokal (1986) e Sokal et al. (1984), a razão $n/(2t-3)$, onde n é o número de caracteres e t o número de taxa, indica a estabilidade de uma classificação, e são as seguintes as razões para as matrizes utilizadas: PCM: 0.604; KBPCM: 2.132; KB1: 0.989; KB2: 2.000; KB3: 0.209.

Em KB3 o número de caracteres é muito pequeno comparado ao número de taxa. Na matriz PCM também seria conveniente incrementar o número de caracteres, mas quando se considera o número de caracteres em binário (n' , Sokal, 1986), esta razão sobe para 1.15. De acordo com este índice, a classificação mais estável deste estudo seria aquela resultante da matriz KBPCM.

Uma das perguntas fundamentais deste trabalho era se as relações filogenéticas obtidas dos atributos extraídos do ovo de Ithomiinae refletiriam a filogenia deste grupo. Pelos resultados obtidos, a resposta é afirmativa, pelo menos para o grupo 2. No grupo 1 foram sugeridas novas relações, mas é prematuro se chegar a qualquer conclusão sem se analisar os ovos das demais espécies desta subfamília.

De maneira geral, árvores filogenéticas oriundas de caracteres de diferentes estádios de desenvolvimento refletem o mesmo conjunto de relações filogenéticas para as espécies estudadas. Isto talvez signifique que mudanças evolutivas em programas

ontogenéticos estão mais correlacionadas com a história da evolução das linhagens do que com um determinado regime seletivo/adaptativo ao qual estão sujeitos os organismos de diferentes estádios de desenvolvimento (Brooks & Wiley, 1988).

3 - Experimentos de alimentação

A Tabela 17 mostra os resultados dos experimentos de aceitação de alimentos realizados. Dos 333 ovos colocados sobre plantas não hospedeiras, 202 eclodiram (61%) e somente 29 larvas passaram para o 2º instar (resultado positivo de aceitação). Somente as larvas de Mechanitis polymnia aceitaram outras plantas que não eram suas plantas hospedeiras na natureza, no caso Juanulloa mexicana e Markea viridiflora.

A quantidade ingerida (área total consumida da planta), bem como a largura e o comprimento da asa posterior direita e o peso seco do indivíduo adulto constam na Tabela 18. Apesar do reduzido número da amostra (2 indivíduos em Juanulloa, 2 em Markea e 1 controle em Solanum mauritianum), foram realizadas algumas análises estatísticas (Kruskal-Wallis e Correlação) com o intuito de dar um melhor embasamento nas discussões dos resultados, sendo necessários mais testes experimentais para confirmação ou não dos aspectos sugeridos.

Tabela 17. Experimentos de aceitação alimentar realizados, com o número de ovos testados, quantos eclodiram (larvas de 1º ínstar) e quantas larvas passaram para o 2º ínstar (resultado positivo de aceitação).

Espécie	Planta experimental	Nº Ovos	Nº Larvas	
			1º	2º
<u>Methona themisto</u>	<u>Asclepias curassavica</u>	3	2	0
	<u>Datura</u> sp	3	2	0
	<u>Prestonia acutifolia</u>	3	1	0
<u>Mechanitis polymnia</u>	<u>Acnistus arborescens</u>	14	14	0
	<u>Asclepias curassavica</u>	10	0	0
	<u>Brunfelsia</u> sp	50	38	0
	<u>Cestrum</u> sp	6	6	0
	<u>Juanullosa mexicana</u>	22	22	22
	<u>Markea viridiflora</u>	20	17	7
	<u>Physalis</u> sp	6	6	0
	<u>Prestonia acutifolia</u>	10	0	0
	<u>Solanum americanum</u>	6	6	0
	<u>Solanum caavurana</u>	7	7	0
	<u>Vassobia</u> sp	6	6	0
<u>Mechanitis lysimnia</u>	<u>Brunfelsia</u> sp	27	14	0
	<u>Cestrum</u> sp	7	2	0
	<u>Juanullosa mexicana</u>	8	4	0
	<u>Markea viridiflora</u>	12	3	0
	<u>Physalis</u> sp	5	3	0
	<u>Solanum swartzianum</u>	5	5	0
<u>Epityches eupompe</u>	<u>Juanullosa mexicana</u>	22	8	0
	<u>Markea viridiflora</u>	23	7	0
<u>Hypothyris ninonia</u>	<u>Physalis</u> sp	2	2	0
<u>Ithomia agnosia</u>	<u>Cestrum</u> sp	1	1	0
	<u>Solanum mauritianum</u>	4	0	0
<u>Prittwitzia hymenaea</u>	<u>Juanullosa mexicana</u>	11	5	0
	<u>Markea viridiflora</u>	8	4	0
<u>Pseudoscada erruca</u>	<u>Juanullosa mexicana</u>	15	8	0
	<u>Markea viridiflora</u>	17	9	0
		333	202	29

Tabela 18. Experimentos de consumo alimentar em Mechanitis polymnia, a planta hospedeira era Solanum mauritianum. Desenvolvimento total, até imago. n=5 (1 controle).

Planta exper.	dias	total consu- mido (mm ²)	alt. asa (mm)	comprim. asa (mm)	peso seco (g)
<u>Juanulloo</u>	28	5.180	15	32	0.0172
<u>Juanulloo</u>	27	4.327	13	29	0.0134
<u>Markea</u>	30	6.541	14	28	0.0132
<u>Markea</u>	29	6.795	-	-	0.0159
<u>S. mauritianum</u> (ct) ?		3.564	15	33	0.0213

O indivíduo controle foi o que menos comeu e o que teve o maior peso, e há uma correlação negativa ($r=-0.56476$) entre o total consumido pela larva e o peso seco do adulto, embora ela não seja estatisticamente significativa.

A Análise de Variância não paramétrica de Kruskal-Wallis indicou que não há diferenças significativas entre os tratamentos e o controle no total consumido ($H=3.6$, $GL=2$, $p=0.1653$) e nem no peso seco ($H=2.4$, $GL=2$, $p=0.3012$).

Aparentemente, as larvas de Mechanitis polymnia precisam comer áreas muito maiores de Markea e Juanulloa para suprirem suas necessidades metabólicas e chegarem ao estágio adulto com peso e tamanho adequados. O fator mais importante talvez não seja a quantidade ingerida pela larva, mas a qualidade nutricional do alimento. A diminuição do valor nutritivo por unidade de volume é compensado por um aumento no consumo (Dethier, 1970).

Mechanitis polymnia é, provavelmente, a espécie de Ithomiinae que possui a maior amplitude alimentar (mais generalista) e também a mais tolerante a novas plantas. A larva recém emergida alimenta-se e se desenvolve sobre qualquer espécie de planta de alimentação normalmente utilizada pelas fêmeas desta borboleta, independente da planta escolhida pela mãe.

Segundo Drummond (1986), a ampla tolerância larval exibida por M. polymnia é característica somente da larva jovem, pois quando se transporta uma larva que já utilizou uma planta para uma nova planta, esta larva raramente alimenta-se desta segunda planta e quase nunca completa o desenvolvimento. Apesar de não terem sido realizados experimentos para verificar a tolerân-

cia de larvas individuais à diversas plantas, algumas observações indicam que larvas maduras também possuem ampla tolerância à novas plantas. Já foram coletadas larvas de 4^o e 5^o instars que no laboratório se alimentaram até de outras quatro espécies de plantas hospedeiras, e que completaram o desenvolvimento normalmente.

Toda planta contactada por um inseto fitófago provoca alguma reação, seja de rejeição, seja de aceitação. Neste último caso estão as plantas hospedeiras, ou de alimentação, que são aquelas na qual o organismo completa o desenvolvimento normal na natureza. Estas plantas hospedeiras, por sua vez, podem não ser igualmente preferidas.

A amplitude da dieta não pode ser definida apenas em termos de taxa de plantas, uma vez que insetos fitófagos provavelmente não selecionam alimento com base em binômios em latim (Janzen, 1979). A distinção entre monofagia e polifagia, baseada na taxonomia das plantas, pode ser artificial. A escolha da planta pode ser feita a partir de seus compostos químicos. Plantas separadas taxonomicamente podem ter substâncias secundárias similares (Barbosa, 1988).

O porquê de alguns insetos fitófagos alimentarem-se de muitas espécies de plantas, e outros de poucas, é o escopo de vasta literatura (Futuyma *et al.*, 1984). Provavelmente a especificidade destas interações não tenha uma causa principal, sendo necessário uma abordagem multifatorial, pois vários aspectos podem influenciar a escolha da planta hospedeira (Barbosa, 1988; Courtney, 1988; Schultz, 1988; Thompson, 1988).

Vários fatores são importantes na escolha da planta hospedeira (Barbosa, 1988): aspectos nutricionais da planta; importância de compostos secundários; temperatura; intensidade luminosa; textura e morfologia da planta; localização e disponibilidade no tempo; assincronia das fenologias; variação inter e intrapopulacional entre herbívoros; inimigos naturais; disponibilidade de recursos alimentares do adulto; influência da planta hospedeira na sobrevivência, reprodução e dispersão do adulto.

4 - Relações filogenéticas em Solanaceae

4.1 - A família Solanaceae

A compilação abaixo foi feita principalmente a partir de D'Arcy (no prelo), com contribuições de D'Arcy (1972), Roe (1972), D'Arcy (1979), Hunziker (1979), Nee (1979), D'Arcy (1986), Knapp (1986), W. G. D'Arcy com. pessoal.

A família Solanaceae possui cerca de 2300 espécies, com distribuição quase que no mundo todo, sendo predominantemente tropical. A maior concentração desta família ocorre no Novo Mundo, e o principal centro de diversidade é a América do Sul. Ela faz parte da aliança Sympetalae/Tubiflorae ou Asteridae (considerada altamente evoluída), e alguns autores têm suposto origem recente para Solanaceae. Embora não haja registro fóssil, acredita-se que ela tenha se originado no meio do Cretáceo, a cerca de 65 milhões de anos atrás (D'Arcy, no prelo).

Dentro da família, vários caracteres diferenciam as duas subfamílias amplamente aceitas, Solanoideae e Cestroideae (embrião, vasculação floral, cálice, corola, estames, pólen, estigma, fruto, semente e número cromossômico). Os gêneros Alona e Nolana, que formariam a terceira subfamília - Nolanoideae - ainda não têm suas relações bem resolvidas, e alguns autores colocam estes gêneros em outra família (Nolanaceae) (Mesa, 1986).

A Tabela 19 mostra as principais tribos e demais divisões de Solanaceae que possuem espécies utilizadas pelos Ithomiinae deste estudo, indicando estas espécies. D'Arcy (no

prelo) traz os conspectos completos.

A subfamília Solanoideae parece ser a mais primitiva, e também a mais homogênea, com gêneros com afinidades íntimas, como Solanum, Physalis e Capsicum, por exemplo, e gêneros mais diferentes, como Datura, Brugmansia e Markea. Datura e Brugmansia têm caracteres (de semente e de estames) de Cestroideae, mas outros caracteres sugerem uma origem dentro de Solanoideae. A tribo Juanulloeae pode estar paralelamente em nível com o resto de Solanoideae, formando talvez uma outra subfamília.

Solanoideae se divide em 8 tribos (Datureae, Hyoscyameae, Jaboroseae, Nicandreae, Lycieae, Solandreae, Solaneae e Juanulloeae). A tribo Solaneae, que agrupa os taxa mais intimamente relacionados ao grande gênero Solanum, é inconvenientemente grande, com cerca de 37 gêneros.

O gênero Solanum, que conforme a última estimativa possui 689 espécies mas que pode ter até 1000 espécies, é um dos maiores das angiospermas, e muitas das cerca de 61 seções reconhecidas são de aparência tão distinta que em outros grupos de plantas elas poderiam ser consideradas como gêneros separados (D'Arcy, no prelo). Solanum está aparentemente em processo de explosiva especiação. Divisões subgenéricas são usualmente baseadas em correlações vagas e imprecisas de caracteres tais como tipo de espinho, tipo e distribuição de pêlos, forma do cálice, forma da folha e aspecto geral da planta (Nee, 1979).

Os subgêneros de Solanum mais utilizados por Ithomiinae são Solanum, Leptostemonum, Minon e Potatoe (Drummond & Brown, 1987).

Tabela 19. Conspecto resumido da família Solanaceae (D'Arcy, no prelo), com as principais espécies utilizadas por Ithomiinae da região.

Subfamília SOLANOIDEAE

Tribo SOLANEAE

Subtribo SOLANINAE

Gênero Solanum

Subgênero Solanum

Seção Geminata

inaequale

caavurana

laxiflorum

intermedia

rivulare

Subgênero Leptostemonum

variabile

robustum

paniculatum

insidiosum

brusquense

asperolanatum

fastigiatum

sisymbriifolium

melongena

torvum

decompositiflorum

aculeatissimum

arcuatum

viarum

atropurpureum

jatrophiifolium

capsicoides

Subgênero Minon

Seção Brevantherum

mauritianum

granuloso-leprosum

erianthum

asperum

bullatum

Seção Anthoresis

megalochiton

concinnum

schlechtendalianum

Seção Lepidotum

swartzianum

argenteum

murinum

Seção Cernuum

cernuum

Seção Pseudocapsicum

pseudocapsicum

Subgênero Potatoe

Seção Jasminosolanum

flaccidum

Seção Lycopersicon ?

Lycopersicon

Gênero Cyphomandra

Gênero Lycianthes

Subtribo PHYSALIDINAE

Gênero Physalis

Subtribo IOCHROMINAE

Gênero Acnistus

Subtribo CAPSICINAE

Gênero Aureliana

Gênero Athenaea

Gênero Capsicum

Gênero Vassobia

Tribo DATUREAE

Gênero Datura

Gênero Brugmansia

Tribo JUANULLOEAE

Gênero Juanulloa

Gênero Markea

Subfamília CESTROIDEAE

Tribo CESTREAE

Gênero Cestrum

Gênero Sessea

Tribo SALPIGLOSSIDEAE

Gênero Brunfelsia

A seção Geminata possui cerca de 150 espécies, e se caracteriza pela falta de tricomas ramificados, inflorescências opostas à folha e geralmente não ramificadas, e com flores pequenas, brancas ou verde-claras (Knapp, 1986). Devido a falta de pubescência estrelada ou ramificada (embora algumas espécies tenham estes pêlos), esta seção tem sido colocada no subgênero Solanum, mas há indícios de que ela possa pertencer ao subgênero Minon (D'Arcy, com. pessoal).

O subgênero Leptostemonum é reconhecido morfologicamente pelas anteras atenuadas, indumento estrelado e a frequente presença de espinhos nas partes vegetativas. Possui 27 seções e entre 300 a 700 espécies (aproximadamente a metade das espécies do gênero Solanum), e é um dos grupos de solanáceas que mostra marcadas adaptações a habitats quente, seco e sazonal (D'Arcy, no prelo). Muitas espécies deste subgênero mostram grande variação na forma das folhas; ramos jovens e vigorosos tendem a ter folhas grandes altamente lobuladas, enquanto ramos com flores da mesma planta podem ter pequenas folhas inteiras, frequentemente também sem espinhos.

O subgênero Minon (ex Brevantherum), com 7 seções e cerca de 70 espécies, é intimamente relacionado ao subgênero Leptostemonum, e também se caracteriza por pêlos estrelares sobre a maior parte das plantas, porém sem espinhos e com anteras grossas e atenuadas (Roe, 1972; 1979).

Outros gêneros da tribo Solaneae que são importantes na alimentação dos itomíneos da região são Cyphomandra, Capsicum, Aureliana, Physalis, Vassobia e Acnistus. Das outras tribos de

Solanoideae, as que têm alguma importância são Datureae e Juanulloeae (Drummond & Brown, 1987).

As subfamílias Solanoideae e Cestroideae tiveram evolução independente, e Cestroideae é considerada a mais avançada. Esta subfamília é discordante como unidade taxonômica, e pode ter grupos artificiais derivados de ancestrais diversos (tribo Salpiglossideae). Dentro de Cestroideae, o maior gênero é Cestrum, com 175 espécies, e é também o membro mais primitivo. Muitos dos gêneros de Cestroideae apresentam notáveis diferenças morfológicas, sugerindo que uma longa história de forte seleção tem operado sobre um reservatório de genes diversos, e muitos têm distribuição restrita. Cestroideae é fortemente concentrada na América do Sul, com poucos representantes no Velho Mundo. Os gêneros utilizados por Ithomiinae são Cestrum e Sessea (Cestreae) e Brunfelsia (Salpiglossideae).

Embora haja vários estudos apresentando diferenças e similaridades entre os diversos elementos da família Solanaceae, há relativamente pouca informação sobre o avanço relativo dos vários taxa ou a polaridade direcional dos estados de caráter (D'Arcy, no prelo), não permitindo desta forma uma análise cládica rigorosa. Mesmo os principais pesquisadores que arranjam as espécies e gêneros nas diferentes categorias taxonômicas, como W. G. D'Arcy e A. T. Hunziker, não se acham capazes ainda de elaborar uma filogenia geral dos grupos de Solanaceae, principalmente Solanoideae (D'Arcy, com. pessoal).

Um dos aspectos que sugere tal prudência talvez seja a tamanha confusão taxonômica dentro e entre certos gêneros. Em

Solanum, por exemplo, que possui um número muito grande de espécies altamente diversificadas, atualmente é quase que praticamente impossível realizar-se um estudo acima do nível de seção. Gêneros com espécies domesticadas possuem complicações adicionais (Solanum - beringela, jiló, Lycopersicon - tomate, Capsicum - pimenta, entre outros). Além das diversas variedades selecionadas pelo homem, que às vezes dificulta a precisão da área de origem da planta, há também dificuldades históricas: Lycopersicon (tomate), seria uma subdivisão do gênero Solanum, mas é mantido onde está por conveniência.

4.2 - Considerações filogenéticas

Apesar do exposto acima, pode-se especular, embora não com muita segurança, sobre os caminhos filogenéticos gerais que eventualmente ocorreram dentro das solanáceas.

A Figura 56 mostra uma hipótese das relações filogenéticas em Solanaceae, que foram estimadas a partir dos dados da literatura. Esta estimativa foi feita por proximidade taxonômica apenas, não foi feita análise de caracteres e nem comparação com o grupo externo. Esta hipótese necessita ser elaborada para testar a presença de diversificação filogenética paralela entre estas plantas e Ithomiinae, ou seja para analisar a interrelação entre estas linhagens.

Foi feito também um levantamento dos possíveis caracteres do indumento que poderiam ser utilizados numa análise preliminar fenética ou cladística. Foi analisado o indumento de 31 es-

pécies (23 de Solanum, mais espécies de Cestrum, Capsicum, Acnistus, Markea, Juanulloa e Lycianthes), sendo delineados cerca de 70 caracteres binários. Além de alterações dos objetivos do presente trabalho, várias dificuldades fizeram repensar a viabilidade deste estudo: (1) a diversidade de pêlos em solanáceas é muito grande, podendo ocorrer pêlos diferentes em partes diferentes da planta, e até 3 a 4 tipos diferentes na mesma parte da planta ou ainda em fases de desenvolvimento diferentes; (2) o grande número de espécies; (3) prováveis polimorfismos, e (4) a relativa confusão sistemática desta família. Um estudo deste porte exigiria muita dedicação e anos de acúmulo de conhecimentos.

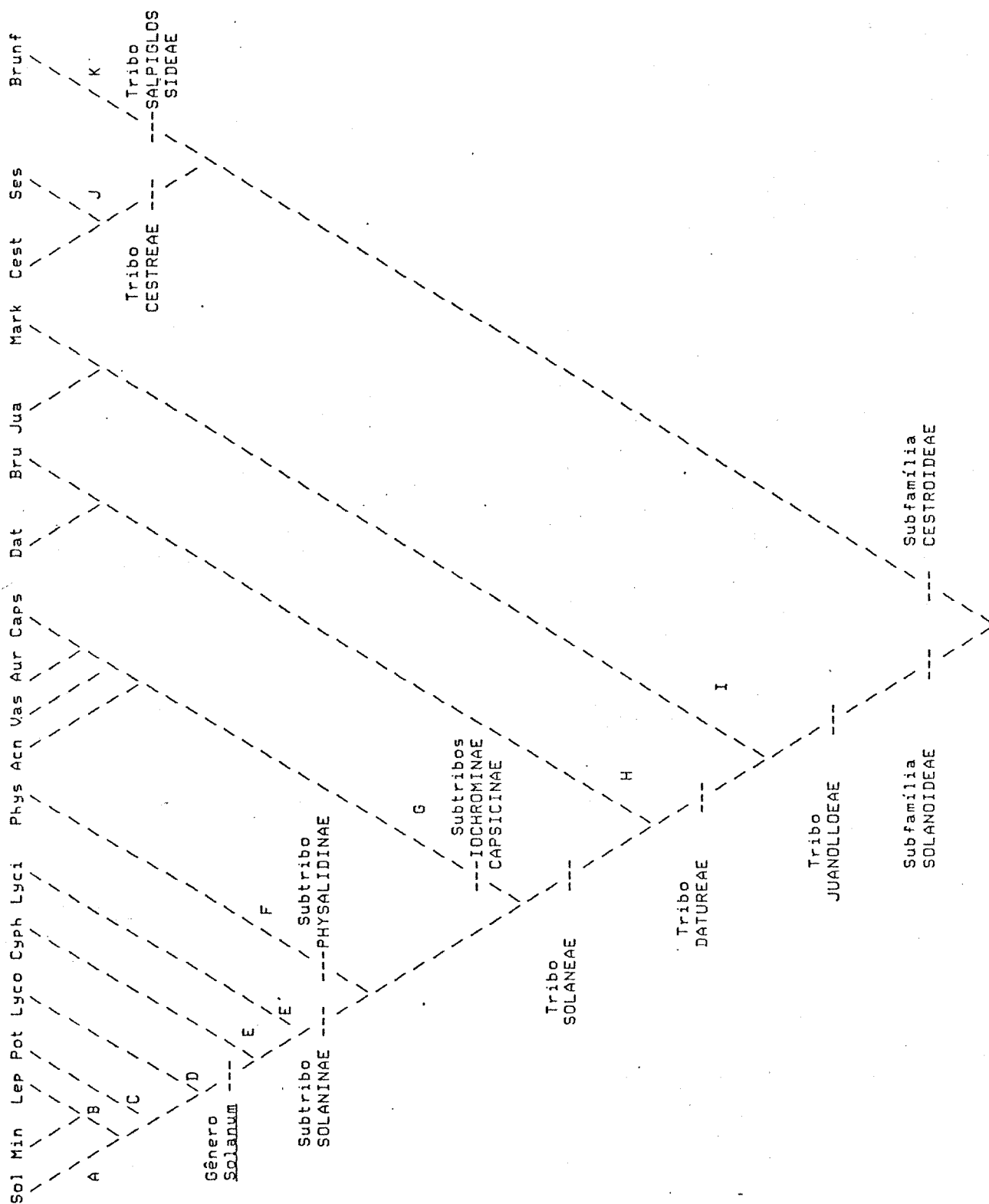


Figura 56. Possíveis relações filogenéticas dos principais gêneros de Solanaceae (baseados na taxonomia de D'Arcy, no prelo) utilizados por Ithomiinae (Drummond & Brown, 1987). Os nomes dos gêneros e os códigos (A-K) constam nas Tabelas 19 e 20.

5 - Colonização x coevolução

Uma maneira de se testar se o padrão de utilização de Solanaceae por Ithomiinae originou-se por coevolução (diversificação filogenética paralela) seria a comparação das filogenias destes dois grupos. Se as interações interespecíficas ou intergenéricas forem principalmente entre pares de organismos primitivos ou pares derivados de ambos os lados, com razoável sobreposição das respectivas filogenias, a afirmação de coevolução no sentido estrito (Janzen, 1980) seria mais aceitável. Se, por outro lado, as filogenias não são correlacionadas, com taxa primitivos e derivados de ambos os lados associados de maneira aleatória ou desordenada, a associação deveria ter surgido por "coevolução difusa" ou simples coadaptação, ou por colonização oportunista das plantas, depois da diversificação, pelos itomíneos (Futuyma, 1983; Futuyma & Slatkin, 1983; Mitter & Brooks, 1983; Futuyma, 1986a).

As interações conhecidas dos Ithomiinae com suas plantas hospedeiras (Drummond & Brown, 1987), bem como os códigos a serem utilizados, constam na Tabela 20. As Figuras 57 a 59 ilustram a comparação dos grupamentos monofiléticos dos dois lados da interface Ithomiinae-Solanaceae.

Dos membros do grupo 1, os subgrupos 1.1. e 1.3 utilizam outra família - Apocynaceae, o subgrupo 1.5 utiliza Solanum (B: Minon e Leptostemonum) e gêneros próximos (D,E), e os demais usam grupos avançados de Solanoideae (Datureae e Juanulloeae, H e I) e o gênero Brunfelsia (K: avançado em Cestroideae).

Tabela 20. Interações de Ithomiinae com suas plantas hospedeiras, extraídas de Drummond & Brown (1987). Os subgrupos de Ithomiinae são de acordo com a Tabela 16 e os grupos de Solanaceae de acordo com a Tabela 19 e Figura 56.

Ithomiinae			Plantas hospedeiras	
Subgrupos	Tribos	Gêneros	Grupo	Taxa
1.1	I	Tit		Apocynaceae
1.2	V,V'	Mel	I	Juanulloeae
1.3	II	Aer		Apocynaceae
1.4.1	III	Met	K	<u>Brunfelsia</u>
1.4.2	IV	Pla	H	Datureae
1.5	VI	Thy	E	<u>Cyphomandra</u>
		Mec	D	<u>Lycopersicon</u>
			B	<u>Solanum</u> (<u>Leptostemonum</u> e <u>Minon</u>)
2.1.1	VII	Ole	B	<u>Solanum</u> (<u>Minon</u>)
2.1.2	VIII	Hypoth	B,C	<u>Solanum</u> (<u>Potatoe</u> , <u>Minon</u> e <u>Leptostemonum</u>)
2.1.3	VIII	Epity	F,G	<u>Physalis</u> , Capsicinae, <u>Acnistus</u>
2.1.4.1	IX	Ith	F,G	<u>Physalis</u> , Capsicinae, <u>Acnistus</u>
2.1.4.2	X	Cal	C	<u>Solanum</u> (<u>Potatoe</u>)
2.2.1	XI	Episc	A	<u>Solanum</u> (<u>Solanum</u> : Geminata)
2.2.2	X	Dir/Hya	B	<u>Solanum</u> (<u>Minon</u> e <u>Leptostemonum</u>)
2.2.3	XI	Pri/Pte	A,B,J	<u>Solanum</u> (<u>Solanum</u> : Geminata e <u>Minon</u>), Cestreae
2.2.4	XII	Pse/Mcc Hyp/Het	J	Cestreae

No grupo 2 todos os grupos, exceto o mais avançado (2.2.4), comem espécies pertencentes a tribo Solaneae (A-G). A subtribo Solaninae (A-E) é utilizada por 2.1.1, 2.1.2, 2.1.4.2 e 2.2.1-3. Os grupos 2.1.3 e 2.1.4.1 utilizam as subtribos Physalidinae, Iochrominae e Capsicinae (F e G). O subgrupo 2.2.4 come só Cestreae (J), e o 2.2.3 usa uma seção primitiva de Solanum (A: Geminata) e também Cestreae (J).

Resumindo, os itomíneos primitivos (1.1 a 1.4) compartilham Apocynaceae e membros avançados de Solanaceae (H, I e K), os grupos intermediários (1.5 e 2.1) comem Solanum (B, C e D) e gêneros próximos (E, F e G), e os itomíneos mais avançados (2.2) comem Solanum primitivos (A e B) e Cestreae (J).

Desta maneira, a hipótese de coevolução entre estes dois grupos de organismos parece não resistir a uma comparação filogenética mútua. A Figura 57 mostra que um grande número de linhas se inter cruzam, com borboletas primitivas comendo plantas derivadas e borboletas derivadas comendo plantas primitivas, mais parecendo um padrão "anti-coevolutivo" (Brown, 1987; Brown & Henriques, no prelo; Brown et al., no prelo). Invertendo-se um dos diagramas, por exemplo o de Solanaceae (Fig. 58), tal padrão torna-se mais claro. Mesmo resumindo a quantidade de informações dos diagramas, simplificando-os para conter apenas os principais grupos monofiléticos (Fig. 59), o padrão de cruzamentos se mantém.

A incongruência entre as duas filogenias pode ser exemplificada pelo grupo 2.2, que em todas as análises aparece como monofilético, e que não poderia estar associado a plantas dos

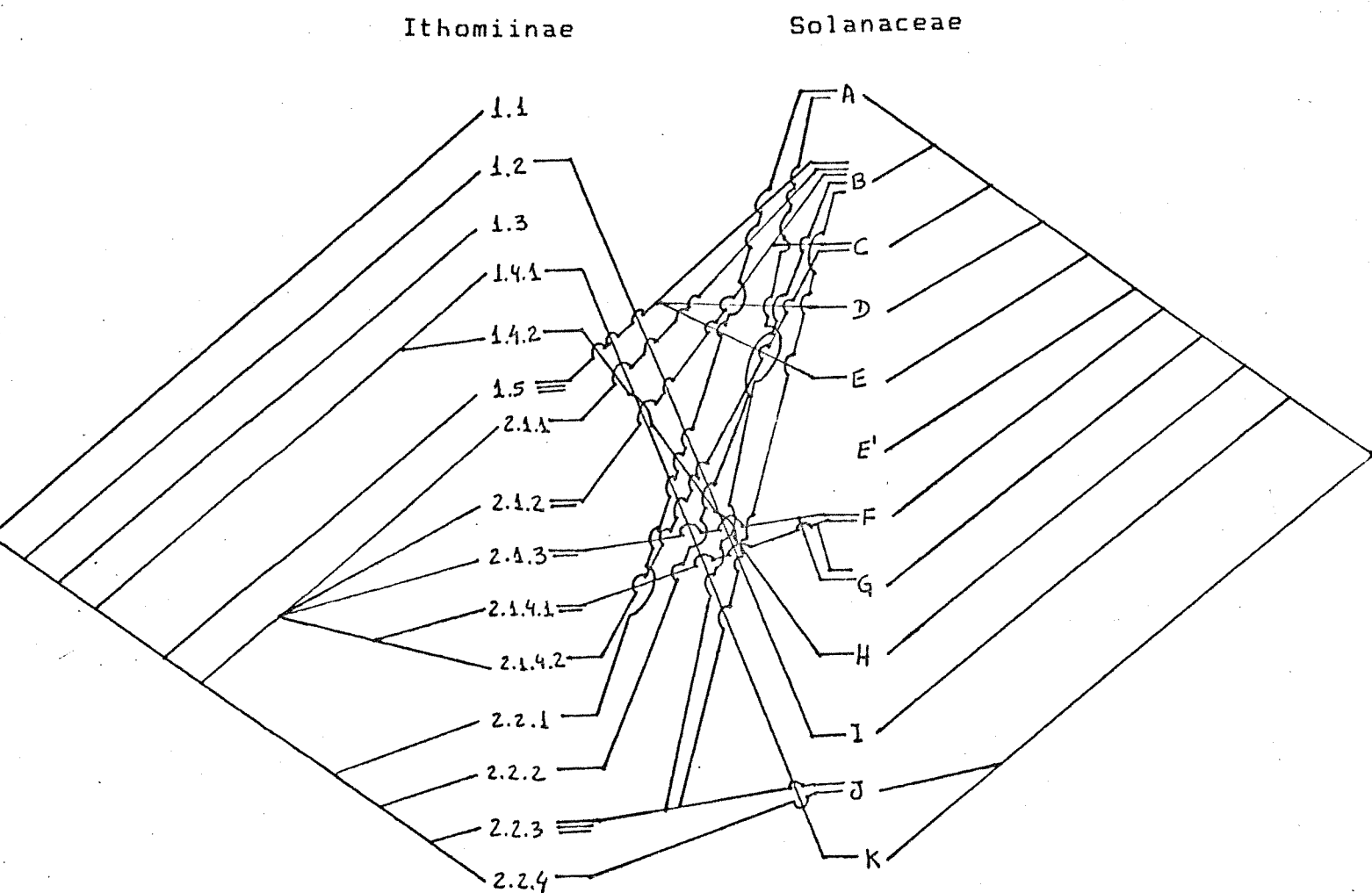


Figura 57. Comparação das filogenias de Ithomiinae (à esquerda) e de Solanaceae (à direita). A ordem de avanço é de cima para baixo. As linhas no centro indicam as relações inseto-planta.

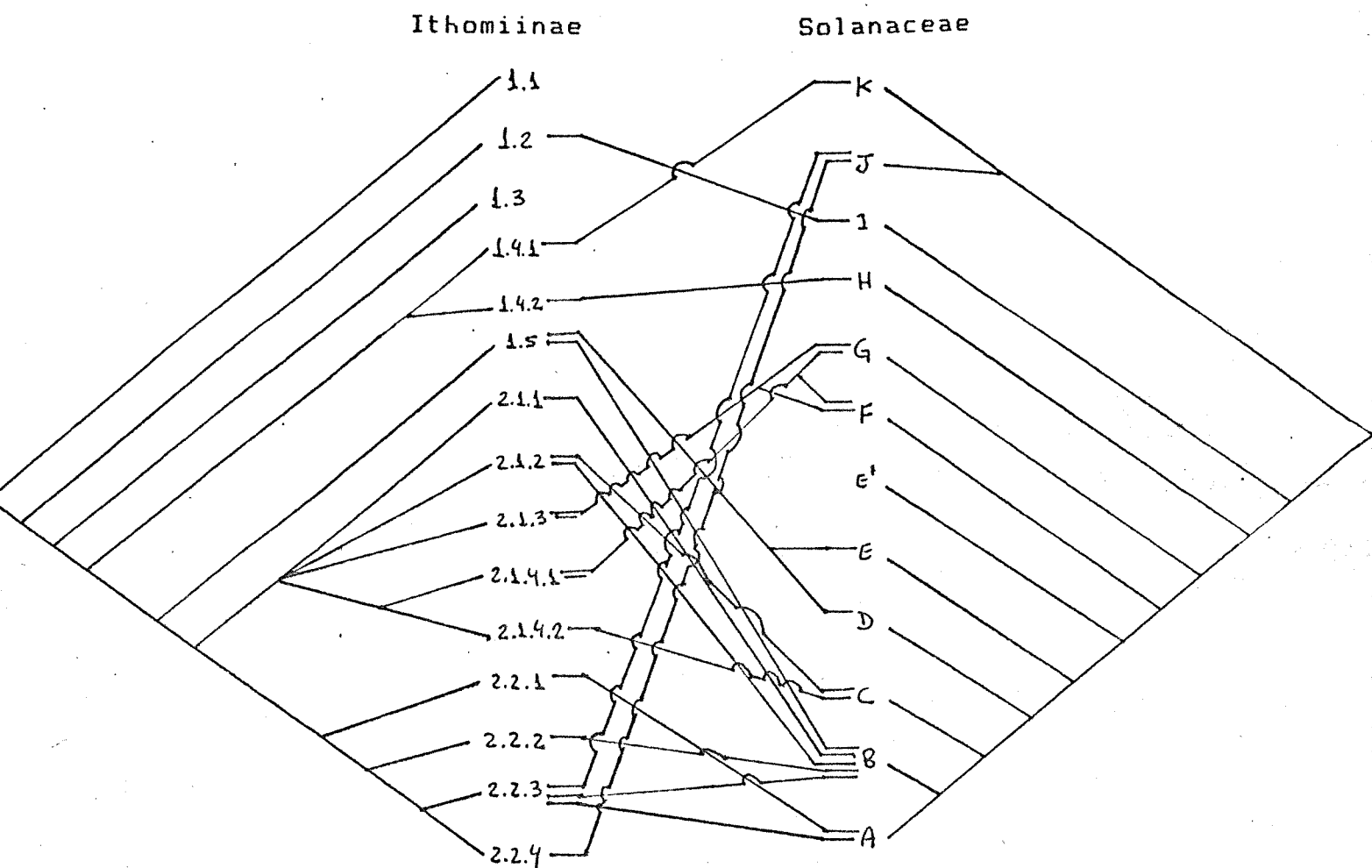


Figura 58. Comparação das filogenias de Ithomiinae (à esquerda) e de Solanaceae (à direita). O diagrama de Solanaceae está invertido, com os membros mais avançados no topo. As linhas no centro indicam as relações inseto-planta.

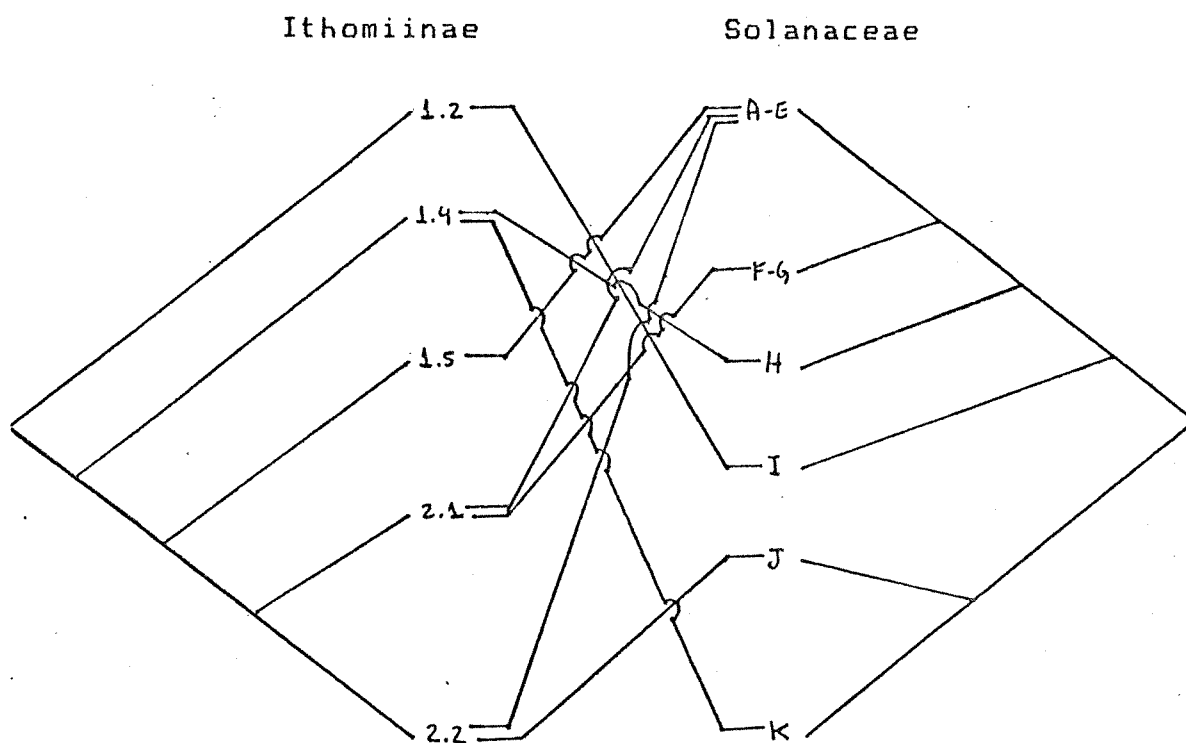


Figura 59. Comparação das filogenias simplificadas de Ithomiinae (à esquerda) e de Solanaceae (à direita). A ordem de avanço é de cima para baixo. As linhas no centro indicam as relações inseto-planta.

grupos A, B e J se tivesse havido coevolução no sentido estrito (Janzen, 1980) e se este mecanismo fosse o fator principal no uso de plantas por estes fitófagos. Mesmo se considerar que o diagrama da Figura 56 possa estar muito equivocado, Cestrum e Solanum são gêneros que provavelmente estão muito separados filogeneticamente.

Como em muitos outros grupos de insetos fitófagos (por exemplo Papilionidae, Miller 1987), a ampla separação taxonômica de plantas hospedeiras de espécies fitófagas irmãs permite descartar com certa segurança a descendência mútua. A evidência disponível sugere que a transferência de hospedeiro é o modo predominante no estabelecimento de novas associações entre insetos fitófagos (Futuyma, 1983; Mitter & Brooks, 1983).

Um aspecto importante é que outros insetos fitófagos utilizam comumente estas mesmas solanáceas nas áreas estudadas, como por exemplo mariposas das famílias Sphingidae, Pterophoridae, Noctuidae, Arctiidae e Hesperidae e coleópteros da família Chrysomelidae, além de gafanhotos. Talvez possa estar ocorrendo o processo que é conhecido como coevolução difusa (Futuyma & Slatkin, 1983), onde as plantas evoluíram defesas químicas e físicas contra um conjunto heterogêneo de insetos, e muitos insetos adquiriram a habilidade de detoxificar vários compostos secundários das plantas.

O padrão de utilização de plantas hospedeiras em Ithomiinae certamente não sofre restrições filogenéticas, e outras abordagens devem ser utilizadas para tentar explicá-lo. Uma análise semelhante a realizada neste trabalho já foi explorada em

Brown (1985), Drummond (1986), Brown (1987), Brown et al. (no prelo) e Brown & Henriques (no prelo), que concluíram que a família Solanaceae já estava diferenciada química e taxonomicamente antes que a subfamília Ithomiinae começasse a utilizá-la, não tendo havido desta forma coevolução e sim uma colonização progressiva por adaptação química, sendo que a ordem de avanço de Ithomiinae corresponderia à tolerância a novos compostos químicos das plantas hospedeiras.

Brown(1987) e Brown & Henriques (no prelo) descrevem com detalhes o padrão de ocupação de plantas hospedeiras conforme seus tipos de compostos químicos (ver Tab. 21). Os membros mais primitivos de Ithomiinae alimentam-se em plantas com alcalóides pirrolizidínicos (1: PA's), com uma posterior radiação para plantas com alcalóides tropânicos (4) e esteróides amargos (6), havendo a seguir uma nova linha ocupando plantas com solaminas (2), glicoalcalóides esteroidais (3), saponinas (7) e óleos pungentes (8).

Uma outra maneira de visualizar o padrão de ocupação das plantas hospedeiras por larvas de Ithomiinae é avaliando-se os estados ancestrais dos nodos da árvore filogenética de Ithomiinae conforme o método de Maddison et al. (1984). A Figura 60 apresenta duas árvores filogenéticas simplificadas de Ithomiinae, com os nodos internos rotulados com os compostos químicos conhecidos tolerados pela larva (Tab. 21).

A ocupação de plantas com alcalóides pirrolizidínicos (1 - família Apocynaceae), característica primitiva no grupo externo, pode ter evoluído mais de uma vez nos grupos 1.1 e 1.3.

Tabela 21. Principais compostos químicos tóxicos encontrados nas plantas de alimentação de Ithomiinae. Dados extraídos de Brown & Henriques, no prelo.

	Alcalóides					Esteróides	Óleos	
	Pirroli- zidíni- cos 1	Sola- minas 2	Glicoalc- esteroi- dais 3	Tropa- nos 4	Ami- dinas 5	Amar- gos 6	Sapo- ninas 7	Pungen- tes 8
Apocyn.	X							
A: Sol-Sol		X	X				X	X
B: S.Min/Lep		X	X				X	X ¹
C: Sol-Pot		X	X				X	
D: Lycopers			X					X
E: Cyphom		X	X					X?
E': Lycian			X					
F: Physalis		X		X		X	X	
G: Ioch/Caps			X ²	X ³		X	X	
H: Datureae				X		X		X ⁴
I: Juanull				X				
J: Cestreae			X	X?			X	X
K: Brunfel					X			

1: só Leptostemonum; 2: só Aureliana e Capsicum; 3: exceto Aureliana;
4: só Datura.

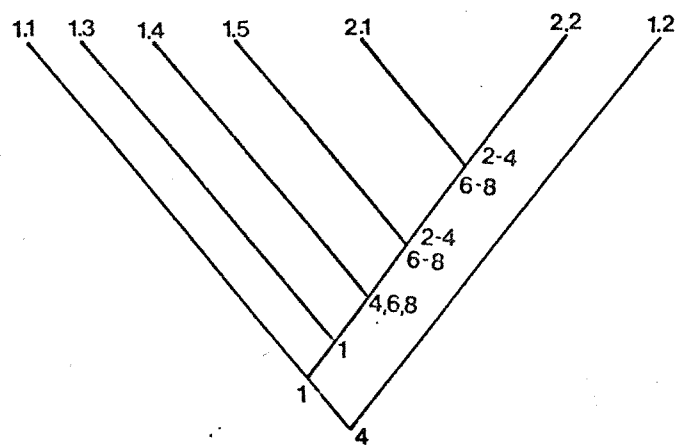
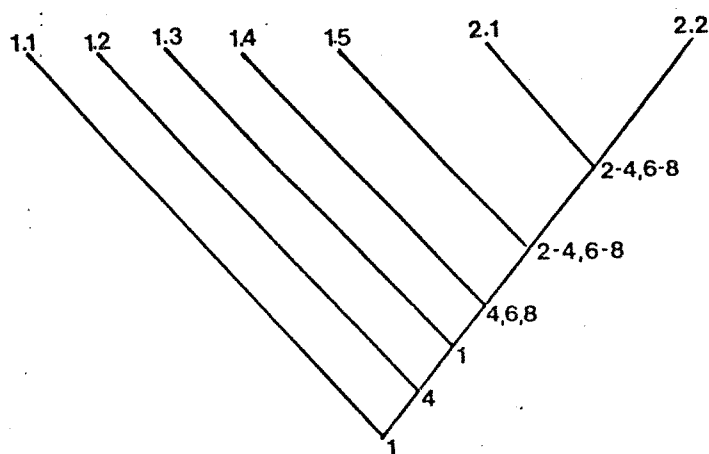


Figura 60. Relações filogenéticas simplificadas em Ithomiinae, com os compostos químicos da Tabela 21.

Entre estes dois grupo (ou antes deles) estaria o grupo 1.2 (Melinaea), que utiliza plantas com alcalóides tropânicos (4). A tolerância aos alcalóides tropânicos também pode ter sido adquirida independentemente por 1.4.2 (Placidula).

Descontando-se os utilizadores de Apocynaceae (1.1 e 1.3), que possuem posições incertas, e Methona (1.4.1), que é o único gênero que tolera amidina (presente em Brunfelsia), delinea-se o seguinte padrão de colonização:

- O grupo 1.4, além de alcalóides tropânicos (4), tolera também esteróides amargos (6) e óleos pungentes (8).
- Desta forma, o ancestral do grupos 1.4, 1.5 e 2 tolerava as substâncias 4, 6 e 8.
- O próximo passo foi a tolerância adicional às substâncias 2 (solaminas), 3 (glicoalcalóides esteroidais) e 7 (saponinas).
- O ancestral comum mais recente dos grupos 1.5 e 2 provavelmente já tolerava as substâncias de 2,3,4,6,7 e 8.

Alguns fatores consolidam este padrão de colonização, como os Ithomiinae avançados que mantiveram a capacidade de assimilar PA's (Trigo & Motta, no prelo) e alguns Mechanitini que mantiveram a capacidade de utilizar plantas hospedeiras de seus ancestrais (no laboratório, Mechanitis polymnia alimentou-se de Juanolloeae (Tabs. 17 e 18) e Datureae (Brown, 1987)) que contêm alcalóides tropânicos.

A aceitação de Juanolloeae e Datureae por Mechanitis polymnia pode indicar um elo filogenético próximo entre as tribos IV, V e VI (grupos 1.2, 1.4.2 e 1.5 da Tab. 16 e grupos 1.3.2 e 1.3.3 da Tab. 11), percebido também nas análises da matriz PCM (Figs. 39-46). Aparentemente, nenhum dos compostos da Tabela 21 é limitante para o desenvolvimento da larva desta espécie (Tab. 18).

Algumas alternativas podem ser sugeridas para se tentar explicar porque Mechanitis polymnia não utiliza estas plantas na natureza atualmente, embora elas sejam aceitas pela larva: (1) fatores ecológicos na história da colonização, tais como qualidade nutricional da planta que acarreta um desenvolvimento diferencial do inseto (Tab. 18), abundância ou distribuição da planta, microhabitat, competição interespecífica, parasitismo; (2) as plantas perderam os compostos que estimulavam o comportamento de oviposição da fêmea; (3) durante o processo evolutivo de ocupação de novas plantas (B, D e E), as borboletas foram perdendo a capacidade de reconhecer as plantas antigas.

O estudo detalhado das relações dentro de cada grupo monofilético de Ithomiinae com suas plantas hospedeiras, abordando aspectos filogenéticos, químicos, ecológicos, comportamentais e biogeográficos, poderia elucidar alguns tópicos da interface destes dois grupos.

IV - CONCLUSÕES

- 1) Os caracteres taxonômicos obtidos da escultura coriônica de ovos de Ithomiinae (padrão de nervação, os tipos de células e a ultraescultura das nervuras, do assoalho das células, dos aerópilos, da região micropilar e da base do ovo, bem como a forma e o tamanho do ovo e o número de nervuras longitudinais e transversais) possibilitaram avaliar as relações filogenéticas entre as 28 espécies estudadas.
- 2) As relações filogenéticas obtidas a partir de caracteres do ovo refletiram, de maneira geral, as filogenias baseadas em outros tipos de caracteres (análises politéticas), indicando a validade dos caracteres da escultura coriônica.
- 3) Não há um padrão geral de semelhança morfológica (tipos de ovos) por categorias taxonômicas. Espécies do mesmo gênero podem possuir ovos bastante similares (Mechanitis) ou bem diferentes (Episcada). Tribos diferentes podem ter ovos semelhantes (Tellervo, Tithorea, Aeria e Methona), a mesma tribo pode incluir gêneros com ovos bem diferentes (Episcada comparado com Prittwitzia e Pteronymia) ou bem similares (Godyridini).
- 4) O uso de Microscopia Eletrônica de Varredura mostrou-se muito satisfatório no exame de ovos de Lepidoptera, pois revelou

detalhes do córion (casca ou cobertura do ovo) de considerável valor taxonômico. O material geralmente não requer tratamento especial, além do revestimento de ouro. Este equipamento foi importante devido não apenas aos grandes aumentos possíveis, mas principalmente à profundidade de foco que ele possibilita.

5) A metodologia cladística aplicada na designação dos estados ancestrais (comparação com o grupo externo e análise da filogenia do grupo irmão) mostrou-se válida. Entre os programas utilizados, o PAUP revelou-se mais eficaz (encontra a árvore mais curta) e o Hennig86 o mais eficiente (consome muito menos tempo de computador). O Hennig86 é aparentemente mais suscetível em relação a "qualidade" da matriz, e fornece árvores de consenso que não se adequam às árvores utilizadas para gerar este consenso. Os programas de análise filogenética ainda carecem de uma interação mais amigável com os usuários, a exemplo de outros tipos de programas.

6) As relações filogenéticas entre os Danainae primitivos (Euploea, Idea, Lycorea e Anetia) e os Ithomiinae primitivos (Tellervo, Ithorea, Aeria, Methona e Melinaea, além dos outros não presentes neste estudo) merecem uma análise cladística mais rigorosa. O estudo destas duas subfamílias como unidade, comparando-as com o resto dos Nymphalidae, poderia mostrar-se útil na tentativa de se elucidar suas relações filogenéticas.

- 7) Pela análise dos atributos do ovo, dois principais grupos foram delineados. O primeiro grupo é composto pelas tribos mais primitivas (I a VI), e pode ser monofilético ou parafilético. O segundo grupo, que provavelmente é monofilético, é mais avançado e é formado pelas tribos VII a XII. As tribos VI, VIII, X e XI mostraram-se polifiléticas.
- 8) As filogenias resultantes de outros conjuntos de dados reavaliaram as posições filogenéticas das tribos do grupo 1, mas o grupo 2 no geral foi mantido. As tribos VIII, X e XI geralmente apareceram como polifiléticas.
- 9) O acréscimo de novos taxa ou de novos caracteres alterou a posição de algumas tribos e resolveu algumas polifilias, mas a estrutura básica das relações foi mantida.
- 10) Os resultados dos experimentos de consumo e aceitação alimentar provocaram mais dúvidas que respostas, e o fato de Mechanitis polymnia aceitar certas plantas que não são utilizadas na natureza levanta algumas questões quanto aos papéis ecológico, químico e filogenético na interação desta espécie com suas plantas hospedeiras.
- 11) As relações filogenéticas entre as Solanaceae foram estimadas a partir de dados da literatura, e devem ser vistas com restrições. Apesar de ser especulativo, o cladograma elaborado

- 11) As relações filogenéticas entre as Solanaceae foram estimadas a partir de dados da literatura, e devem ser vistas com restrições. Apesar de ser especulativo, o cladograma elaborado atendeu aos propósitos deste trabalho.
- 12) As informações disponíveis até o momento, deste e de outros trabalhos, sugerem que provavelmente não há uma relação filogenética entre Ithomiinae e Solanaceae, e que o padrão de utilização de plantas hospedeiras não surgiu por coevolução e sim por colonização progressiva.

V - RESUMO

Foi realizado o estudo das relações filogenéticas entre 28 espécies de Ithomiinae (Lepidoptera, Nymphalidae) do Sudeste brasileiro baseado em 32 caracteres morfológicos do ovo, muitos desses delineados a partir de exame em microscopia eletrônica de varredura.

Os ovos das borboletas da subfamília Ithomiinae possuem basicamente uma série de nervuras longitudinais e transversais, formando pequenas "depressões" retangulares ou hexagonais. O padrão de nervação, os tipos de depressão e a ultraescultura das nervuras, do assoalho da depressão, dos aerópilos, da região micropilar (topo do ovo) e da base do ovo, bem como a forma e o tamanho do ovo e o número médio de nervuras longitudinais e transversais, forneceram diversos caracteres taxonômicos que possibilitaram avaliar as relações filogenéticas entre as 28 espécies estudadas.

A metodologia cladística com os caracteres polarizados de acordo com o grupo externo (o itomíneo Tellervo e Danainae, principalmente Lycorea, Anetia e Danaus) formou grupamentos monofiléticos que foram, de maneira geral, semelhantes àqueles oriundos de outros conjuntos de dados (morfologia da larva, da pupa e do adulto, ecologia das espécies, e química). Em certas análises algumas tribos mostraram-se polifiléticas.

A filogenia obtida, juntamente com experimentos de alimentação e da filogenia das plantas hospedeiras (Solanaceae), es-

timada a partir de dados da literatura, foi utilizada para testar hipóteses de coevolução e utilização de plantas por estes insetos. A hipótese de coevolução senso estrito não foi confirmada, sugerindo que a hipótese de colonização progressiva por adaptação química explica melhor as relações entre Ithomiinae e suas plantas hospedeiras da família Solanaceae, e fatores ecológicos também devem ser levados em consideração nesta interface.

VI - ABSTRACT

A phylogenetic analysis of 28 species of southeastern Brazilian Ithomiinae (Lepidoptera, Nymphalidae) was done considering 32 morphological characters of their eggs, some of which came from examination under scanning electron microscopy.

The eggs of Ithomiinae butterflies have a basic pattern of longitudinal and transverse ridges, forming small rectangular or hexagonal depressions. The pattern of the ridges, the kinds of depression and the ultrasculpturing of ridges, floor depression, aeropyles, micropylar region (top of egg) and the bottom of the egg, as well as the egg shape and size, and the mean number of longitudinal and transverse ridges, provided a number of taxonomic characters that permitted a delimitation of the phylogenetic relationships among the 28 species studied.

The cladistic approach using polarized characters in relation to the out-group (the ithomiine Tellervo and Danainae, mainly Lycorea, Anetia and Danaus) indicated that the monophyletic groups based on these data were generally similar to those derived from other sets of characters (morphology of larvae, pupae and imago, ecology, chemistry). Some analyses suggested that a few tribes could be polyphyletic.

The resulting phylogeny, together with feeding experiments and the estimated phylogeny of the host plants (Solanaceae), was tested against the hypothesis of coevolution ("sensu strictu") and the pattern of host plant utilization. The

hypothesis of coevolution was not confirmed, and the alternative hypothesis of progressive colonization through chemical adaptation is advanced in order to explain the relationship between Ithomiinae and their solanaceous foodplants, in which ecological factors may also be important.

VII - BIBLIOGRAFIA

- ACKERY, P.R., 1987. The Danaid genus Tellervo (Lepidoptera, Nymphalidae) - a cladistic approach. Zool. J. Linn. Soc., 89:203-274.
- ACKERY, P.R. & VANE-WRIGHT, R.J., 1984. Milkweed butterflies: their cladistics and biology. British Museum (Natural History), London, IX + 425 pp.
- ADAMSKI, D. & BROWN, R.L., 1987. A new nearctic Glyphidocera with descriptions of all stages (Lepidoptera : Blastobasidae : Symmocinae). Proc. Entomol. Soc. Wash., 89(2):329-343.
- ARBOGAST, R.T.; LECATO G.L. & BYRD, R.V., 1980. External morphology of some eggs of stored-product moths (Lepidoptera : Pyralidae, Gelechiidae, Tineidae). Int. J. Insect Morphol. Embryol., 9:165-177.
- ARBOGAST, R.T.; BYRD, R.V.; CHAUVIN, G. & STRONG, R.G., 1984. The eggs of Hofmannophila pseudospretella (Decophoridae): fine structure of the chorion. J. Lepidop. Soc., 38(3):202-208.
- ARBOGAST, R.T. & BYRD, R.V., 1986. External morphology of the egg of the pink scavenger caterpillar, Pyroderces rileyi (Walsingham) (Lepidoptera : Cosmopterigidae). Int. J. insect Morphol. Embryol., 15(3):165-169.

- ARCHIE, J.W., 1985. Methods for coding variable morphological features for numerical taxonomic analysis. Syst. Zool., 34(3):326-345.
- ARTHUR, W., 1984. Mechanisms of morphological evolution. Wiley, 275 pp.
- BARBOSA, P., 1988. Some thoughts on "the evolution of host range". Ecology, 69:912-915.
- BROOKS, D.R. & WILEY, E.O., 1988. Evolution as entropy, 2^a ed., The University of Chicago Press, 415 p.
- BROWER, L.P. & BROWER, J.V.Z., 1964. Bird, butterflies and plant poisons: a study in ecological chemistry. Zoologica (N.Y.), 49:137-159.
- BROWN Jr., K.S., 1977. Centros de evolução, refúgios quaternários e conservação de patrimônios genéticos na região neotropical: padrões de diferenciação em Ithomiinae (Lepidoptera:Nymphalidae). Acta Amaz., 7:75-137.
- BROWN Jr., K.S., 1985. Chemical ecology of dehydropyrrolizidine alkaloids in adult Ithomiinae (Lepidoptera:Nymphalidae). Rev. Brasil. Bio., 44(4):435-460.

BROWN Jr., K.S., 1987. Chemistry at the Solanaceae/Ithomiinae interface. Ann. Missouri Bot. Gard., 74:359-397.

BROWN Jr., K.S. & D'ALMEIDA, R.F., 1970. The Ithomiinae of Brazil (Lepidoptera:Nymphalidae) II. A new genus and species of Ithomiinae with comments on the tribe Dircennini D'Almeida. Trans. Amer. Ent. Soc., 96:1-18.

BROWN Jr., K.S.; TRIGO, J.R.; FRANCINI, R.B.; MORAIS, A.B.B. & MOTTA, P.C., no prelo. Aposematic insects on toxic host plants: coevolution, colonization and chemical emancipation. In: Evolutionary ecology of insect-plant interactions: tropical and temperate perspectives. Eds. Price, P.W.; Lewinsohn, T.; Fernandes, G.W. & Benson, W.W.. J. Wiley, N. York (no prelo).

BROWN Jr., K.S. & HENRIQUES, S.A., no prelo. Chemistry, coevolution and colonization of Solanaceae leaves by Ithomiinae butterflies. In: Solanaceae: chemistry - evolution - biotechnology, Eds. R.N. Lester, N. Estrada, M. Nee & J. G. Hawkes, Academic Press, London (no prelo).

CAMIN, J.H. & SOKAL, R.R., 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. Evolution, 19:311-327.

CHAPMAN, R.F., 1982. The insects, structure and function, 3^o ed, Hodder & Stoughton, 919 pp.

- CHAPMAN, T. A., 1896. On the phylogeny and evolution of the Lepidoptera from a pupal and oval standpoint. Trans. Entomol. Soc. London, 1896:567-587.
- COMMON, I.F.P. 1975. Evolution and classification of the Lepidoptera. Ann. Rev. Entomol., 20:183-203.
- COURTNEY, S., 1988. If it's not coevolution, it must be predation?. Ecology, 69:910-911.
- D'ARCY, W.G., 1972. Solanaceae studies II: typification of subdivisions of Solanum. Ann. Miss. Botan. Gard., 59(2):262-278.
- D'ARCY, W.G., 1979. The classification of the Solanaceae. In: The biology and taxonomy of the Solanaceae, Ed. Hawkes, J.G.; Lester, R.N. & Skelding, A.D., Acad. Press, Linn. Soc. Symp. Ser. 7, London, pp. 3-48.
- D'ARCY, W.G., 1986. Taxonomy and biogeography, introduction. In: Solanaceae, biology and systematics, Ed. D'Arcy, W.G., Columbia Univ. Press, New York, pp. 1-4.
- D'ARCY, W.G., no prelo. Advances in Solanaceae systematics since Birmingham, 1976. In: Solanaceae: chemistry - evolution - biotechnology, Eds. R.N. Lester, N. Estrada, M. Nee & J. G. Hawkes, Academic Press, London (no prelo).

- DAY, W.H.E., JOHNSON, D.S. & SANKOFF, D., 1986. The computational complexity of inferring rooted phylogenies by parsimony. Mathe. Biosci., 81:33-42.
- DETHIER, V.G., 1970. Chemical interactions between plants and insects. In: Chemical ecology, Eds. Sondheimer, E. & Simeone, J.B., Acad. Press, New York, pp. 83-102.
- DOWNEY, J.C. & ALLYN, A.C., 1979. Morphology and biology of the immature stages of Leptotes cassius theonus (Lucas) (Lepid.: Lycaenidae). Bull. Allyn Museum, 61:1-29.
- DOWNEY, J.C. & ALLYN, A.C., 1980. Eggs of Riodinidae. J. Lepidop. Soc., 34(2):133-145.
- DOWNEY, J.C. & ALLYN, A.C., 1981. Chorionic sculpturing in eggs of Lycaenidae. Part I. Bull. Allyn Museum, 61:1-29.
- DOWNEY, J.C. & ALLYN, A.C., 1984. Chorionic sculpturing in eggs of Lycaenidae. Part II. Bull. Allyn Museum, 84:1-44.
- DRUMMOND, B.A., III. 1976. Comparative ecology and mimetic relationships of ithomiine butterflies in eastern Ecuador. Ph.D. Thesis, University of Florida, 361 pp.

DRUMMOND, B.A., III. 1986. Coevolution of ithomiine butterflies and solanaceous plants. In: Solanaceae, Biology and Systematics, Ed. W. G. D'Arcy, Columbia Univ. Press, New York, pp. 307-327.

DRUMMOND, B.A., III & BROWN, K.S., Jr. 1987. Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae): summary of known larval food plants. Ann. Missouri Bot. Gard., 74:341-358.

EHRLICH, P.R., 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepid.: Papilionoidea). Univ. Kans. Sci. Bull., 39:305-370.

EHRLICH, P.R., 1967. The phenetic relationships of the butterflies. I. Adult taxonomy and the non-specificity hypothesis. Syst. Zool., 16: 301-317.

EHRLICH, P.R. & RAVEN, P.H., 1965. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution, 18(4):586-608.

EVANS, W.C., 1986. Hybridization and secondary metabolism in the Solanaceae, In: Solanaceae: biology and systematics, Ed. W. G. D'Arcy, Columbia Univ. Press, New York, pp. 179-186.

FARRIS, J.S., 1970. Methods for computing Wagner trees. Syst. Zool., 19:83-92.

- FARRIS, J.S., 1988. Hennig86 Reference, version 1.5.
- FELSENSTEIN, J., 1978. The number of evolutionary trees. Syst. Zool., 27:27-33.
- FELSENSTEIN, J., 1983. Parsimony in systematics: biological and statistical issues. Ann. Rev. Ecol. Syst., 14:313-333.
- FINK, W.L., 1986. Microcomputers and phylogenetic analysis. Science, 234:1135-1139.
- FOX, R.M., 1940. A generic review of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). Trans. Amer. ent. Soc., 66:161-207.
- FOX, R.M., 1956. A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part I. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 111:1-76.
- FOX, R.M., 1960. A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part II. The tribe Melinaeini Clark. Trans. Amer. ent. Soc., 86:109-171.
- FOX, R.M., 1961. A check-list of the Ithomiidae, I. Tribes Tithoreini and Melinaeini. Journ. Lepid. Soc., 15:25-33.
- FOX, R.M., 1965. Additional notes on Melinaea Hubner (Lepidoptera :Ithomiidae). Proc. R. ent. Soc. London (B), 34:77-82.

- FOX, R.M., 1967. A monograph of Ithomiidae (Lepidoptera). Part III. The tribe Mechanitini Fox. Mem. Amer. ent. Soc., 22:1-190.
- FOX, R.M. & REAL, H.G., 1971. A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part IV. The tribe Napeoginini Fox. Mem. Amer. entomol. Inst., 15:1-368.
- FRIEDLANDER, T.P., 1985. The biology and morphology of the immature stages of *Asterocampa idyja argus* (Bates) (Lepidoptera : Nymphalidae). J. Res. Lepidop., 24(3):209-225.
- FUTUYMA, D.J., 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. In: Coevolution, Eds. D.J. Futuyma & M. Slatkin, Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 207-231.
- FUTUYMA, D.J., 1986a. Evolution and coevolution in communities. In: Patterns and processes in the history of life, Eds. D.M. Raup & D. Jablonski, Springer-Verlag Berlin, pp. 369-381.
- FUTUYMA, D.J., 1986b. Evolutionary Biology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 600 pp.
- FUTUYMA, D.J. & SLATKIN, M., 1983. Introduction. In: Coevolution, Eds. D.J. Futuyma & M. Slatkin, Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 1-13.

- FUTUYMA, D.J., CORT, R.P. & NOORDWIJK, I., 1984. Adaptation to host plants in the fall cankerworm (*Alsophila pometaria*) and its bearing on the evolution of host affiliation in phytophagous insects. Am. Nat., 123(3):287-296.
- GILBERT, L.E. & EHRLICH, P.R., 1970. The affinities of the Ithomiinae and Satyrinae (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 4:297-300.
- HABER, W.A., 1978. Evolutionary ecology of tropical mimetic butterflies (Lepidoptera:Ithomiinae). Ph.D. Thesis, University of Minnesota, xii+227 pp.
- HARBORNE, J.B., 1986. Systematic significance of variations in defense chemistry in the Solanaceae, In: Solanaceae: biology and systematics, Ed. D'Arcy, W.G., Columbia Univ. Press, New York, pp. 328-344.
- HARTMAN, T.P.V. & SOUTHERN, D.I., 1988. An investigation into the variations in the fine surface details of the eggs of five species of *Delia* (Diptera: Anthomyiidae). J. Zool., Lond., 216:735-741.
- HENDY, M.D. & PENNY, D., 1982. Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. Math. Biosci., 59:277-290.

HINTON, H.E., 1981. The biology of insect eggs, I, II e III.

Pergamon Press, Oxford, 1125 pp.

HUDSON, A., 1973. Biosystematics in the genus *Euxoa* (Lepidoptera:

Noctuidae). Can. Ent., 105:1199-1209.

HUNZIKER, A.T., 1979. South American Solanaceae: a synoptic

survey. In: The biology and taxonomy of the Solanaceae, Ed.

Hawkes, J.G.; Lester, R.N. & Skelding, A.D., Acad. Press, Linn.

Soc. Symp. Ser. 7, London, pp. 49-86.

JANZEN, D.H., 1979. New horizons in the biology of plant

defenses. In: Herbivores: their interactions with secondary

plant metabolites, Eds. Rosenthal, G.H. & Janzen, D.H., Acad.

Press, N. York, pp. 331-350.

JANZEN, D.H., 1980. When is coevolution?. Evolution, 34:611-612.

KITCHING, I.J., 1985. Early stages and the classification of the

milkweed butterflies (Lepidoptera: Danainae). Zool. J. Linn.

Soc., 85:1-97.

KLUGE, A.G. & FARRIS, J.S., 1969. Quantitative phyletics and the

evolution of anurans. Syst. Zool., 18:1-32.

- KNAPP, S.D., 1986. Reproductive biology of Solanum section Geminata in a Costa Rican cloud forest. In: Solanaceae, biology and systematics, Ed. D'Arcy, W.G., Columbia Univ. Press, New York, pp. 253-263.
- KOBAYASHI, Y. & ANDO, H., 1988. Phylogenetic relationships among the lepidopteran and trichopteran suborders (Insecta) from the embryological standpoint. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., 26:186-210.
- KRISTENSEN, N.P., 1976. Remarks on the family-level phylogeny of butterflies (Lepidoptera:Rhopalocera). Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch., 14:25-33.
- LAVIE, D., 1986. The withanolides as a model in plant genetics: chemistry, biosynthesis and distribution, In: Solanaceae: biology and systematics, Ed. D'Arcy, W.G., Columbia Univ. Press, New York, pp. 187-200.
- LUCKOW, M., & PIMENTEL, R.A., 1985. An empirical comparison of numerical Wagner computer programs. Cladistics, 1:47-66.
- MADDISON, W.P., DONOGHUE, M.J. & MADDISON, D.R., 1984. Outgroup analysis and parsimony. Syst. Zool., 33(1):83-103.

- MARGARITIS, L.H., 1985. Structure and physiology of the eggshell. In: Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology, Eds. Kerkut, G.A. & L.I. Gilbert, Pergamon Press Inc., New York, Vol. I, pp. 153-230.
- MAYR, E., 1969. Principles of systematic zoology. McGraw-Hill, New York, 428 pp.
- MESA, A., 1986. The classification of the Nolanaceae. In: Solanaceae, biology and systematics, Ed. D'Arcy, W.G., Columbia Univ. Press, New York, pp. 86-90.
- MICHEVICH, M.F., 1982. Transformation series analysis. Syst. Zool., 31(4):461-478.
- MIELKE, O.H.H. & BROWN Jr., K.S., 1979. Suplemento ao "Catálogo dos Ithomiidae Americanos de Romualdo Ferreira D'Almeida (Lepidoptera)" (Nymphalidae: Ithomiinae). Universidade Federal do Paraná/CNPq, Curitiba, Paraná, vii+216 pp.
- MILLER, J.S., 1987. Host-plant relationships in the Papilionidae (Lepidoptera): parallel cladogenesis or colonization?. Cladistics, 3(2):105-120.
- MILLER, G.L. & WILLIAMS, M.L., 1986. Ultrastructure of the egg of the azalea caterpillar, *Datana major* Grote & Robinson (Notodontidae). J. Lepidop. Soc., 40(4):318-321.

- MITTER, C. & BROOKS, D.R., 1983. Phylogenetic aspects of coevolution. In: Coevolution, Eds. Futuyma D.J. & Slatkin, M., Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 65-98.
- MUYSHONDT, A.; MUYSHONDT, A., Jr & MUYSHONDT, P., 1976. Notas sobre la biologia de lepidopteros de El Salvador I. Rev. Soc. Mex. Lep., 2(2):77-90.
- NEE, M., 1979. Patterns in biogeography in Solanum, section Acanthophora. In: The biology and taxonomy of the Solanaceae, Ed. Hawkes, J.G.; Lester, R.N. & Skelding, A.D., Acad. Press, Linn. Soc. Symp. Ser. 7, London, pp. 569-580.
- PETERSON, A., 1948. Larvae of insects. I. Lepidoptera and plant infesting Hymenoptera. Edwards Bros., Ann Arbor, Mich., 315 PP.
- PHILLIPS, R.B., 1983. Shape characters in numerical taxonomy and problems with ratios. Taxon, 32(4):535-544.
- PLATNICK, N.I., 1977. Cladograms, phylogenetic trees, and hypothesis testing. Syst. Zool., 26:438-442.
- PLATNICK, N.I., 1987. An empirical comparison of microcomputer parsimony programs. Cladistics, 3:121-144.

PLATNICK, N.I., 1988. Program for quicker relationships. Nature, 335:310.

ROBBINS, R.K., 1988. Comparative morphology of the butterfly foreleg coxa and trochanter (Lepidoptera) and its systematic implications. Proc. Entomol. Soc. Wash., 90(2):133-154.

RODDICK, J.G., 1986. Steroidal alkaloids of the Solanaceae, In: Solanaceae: biology and systematics, Ed. D'Arcy, W.G., Columbia Univ. Press, New York, pp. 201-222.

ROE, K.E., 1972. A revision of Solanum section Brevantherum (Solanaceae). Brittonia, 24:239-278.

ROE, K.E., 1979. Dispersal and speciation in Solanum, section Brevantherum. In: The biology and taxonomy of the Solanaceae, Ed. Hawkes, J.G.; Lester, R.N. & Skelding, A.D., Acad. Press, Linn. Soc. Symp. Ser. 7, London, pp. 563-568.

ROHLF, F.J., 1982. Consensus indices for comparing classifications. Math. Biosci., 59:131-144.

ROHLF, F.J., 1988. NTSYS-pc, Numerical taxonomy and multivariate analysis system, Exeter publishing, Ltd.

- SCHULTZ, J.C., 1988. Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. Ecology, 69:896-897.
- SCOTT, J.A., 1985. The phylogeny of butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea). J. Res. Lepid., 23(4):241-281.
- SCOTT, J.A., 1986. The butterflies of North America, Stanford, California, 583 pp.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R., 1973. Numerical taxonomy, W.H. Freeman, San Francisco, 573 p.
- SOBER, E., 1983. Parsimony in systematics: philosophical issues. Ann. Rev. Ecol. Syst., 14:335-358.
- SOKAL, R.R., 1983. A phylogenetic analysis of the caminalcules. II. Estimating the true cladogram. Syst. Zool., 32:185-207.
- SOKAL, R.R., 1986. Phenetic taxonomy: theory and methods. Ann. Rev. Ecol. Syst., 17:423-42.
- SOKAL, R.R., FIALA, K.L. & HART, G., 1984. OTU stability and factors determining taxonomic stability: examples from the Caminalcules and the Leptodomorpha. Syst. Zool., 33(4):387-407.

- STARK, B.P. & SZCZYTKO, S.W., 1988. Egg morphology and phylogeny in Arcynopterygini (Plecoptera: Perlodidae). J. Kansas Entomol. Soc., 61(2):143-160.
- SWOFFORD, D.L., 1985. PAUP, Phylogenetic Analysis Using Parsimony version 2.4 - Reference Manual.
- SWOFFORD, D.L. & MADDISON, W.P., 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. Math. Biosci., 87:199-229.
- THOMPSON, J.N., 1988. Coevolution and alternative hypotheses on insect/plant interactions. Ecology, 69: 893-895.
- TRIGO, J.R. & MOTTA, P.C., no prelo. Evolutionary implications of pyrrolizidine alkaloids assimilation by Ithomiinae larvae (Lepidoptera: Nymphalidae). Experientia.
- WATROUS, L.E. & WHEELER, Q.D., 1981. The out-group comparison method of character analysis. Syst. Zool., 30(1):1-11.
- WEYGOLDT, P., 1986. Arthropod interrelationships - the systematic approach. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., 24:19-35.
- WILEY, E. O., 1979. Cladograms and phylogenetic trees. Syst. Zool., 28:88-92.

WILEY, E.O., 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. Wiley, New York, 439 pp.

YOUNG, A.M., 1972. On the lyfe cycle and natural history of *Hymenitis nero* (Lepidoptera: Ithomiinae) in Costa Rica. Psyche, 79(4):284-294.

YOUNG, A.M., 1973. The life cycle of *Dircenna relata* (Ithomiinae) in Costa Rica. J. Lepid. Soc., 27(4):258-267.

YOUNG, A.M., 1974a. Notes on the biology of *Pteronymia notilla* (Ithomiinae) in a Costa Rican mountain forest. J. Lepid. Soc., 28(3): 257-268.

YOUNG, A.M., 1974b. A natural history account of *Oleria zelica pagasa* (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae) in a Costa Rican mountain rain forest. Studies Neotrop. Fauna, 9:123-140.

YOUNG, A.M., 1978a. The biology of the butterfly *Aeria eurimedeo agna* (Nymphalidae:Ithomiinae:Oleriini) in Costa Rica. J. Kans. Ent. Soc. 51(1):1-10.

YOUNG, A.M., 1978b. Notes on the biology of the butterfly *Hypoleria cassotis* (Bates) (Nymphalidae: Ithomiinae) in northeastern Costa Rica. Brenesia, 14-15:97-108.

VIII - APÊNDICE

(A) Software PAUP versão 2.4 (Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Swofford, 1985), com as seguintes opções (métodos heurísticos):

SWAP = GLOBAL -> GLOBAL é um dos três algoritmos (níveis) para reorganizar topologias da árvore na procura de árvores mais curtas, e é mais eficiente, embora mais demorado que as outras opções, LOCAL e ALT(ernating). Com este algoritmo, cada subárvore possível é removida da árvore e reinserida em todas as outras posições possíveis da árvore.

MULPARS -> esta opção permite a pesquisa de múltiplas árvores igualmente parcimoniosas.

MAXTREE = 100 -> retém até 100 árvores igualmente parcimoniosas na memória (em conjunção com MULPARS).

HOLD = n -> especifica o número de árvores a serem mantidas na memória para o próximo ciclo. Se HOLD=5, as 5 árvores mais curtas resultantes do passo k são mantidas na memória para serem usadas no passo k+1. Se ADDSEQ é igual a CLOSEST (ver abaixo), guarda somente as árvores mais curtas, até o máximo de n; se diferente, todas as n são retidas, mesmo se algumas são maiores que outras (uma árvore menos parcimoniosa no passo k pode conduzir a uma árvore mais parcimoniosa no passo k+1).

ADDSEQ= ___ -> indica o método usado para determinar a ordem na qual os taxa serão adicionados na árvore; as opções são CLO-SEST, SIMPLE, ROOTLESS e ASIS. Na sequência SIMPLE (Farris, 1970), os taxa são acrescentadas de acordo com o índice de avanço (derivação), tendo uma dependência do ancestral hipotético. A opção ROOTLESS reduz a dependência do ancestral inferido e na ASIS os taxa são adicionadas na árvore na mesma ordem em que eles aparecem na matriz. Nestes três tipos, a sequência é inteiramente determinada antes de começar o procedimento de adição passo-a-passo, enquanto que a opção CLOSEST usa um procedimento de seleção "dinâmica": cada novo taxon é adicionado em cada posição possível da árvore e o tamanho necessário para cada uma destas novas árvores é computado; o taxon cuja conexão adicionará menos tamanho à árvore existente é então escolhido para a próxima adição.

- Software HENNIG86 versão 1.5 (Farris, 1988), com as seguintes opções (métodos heurísticos):

MHENNIG* -> constroe várias árvores, adicionando os taxa em várias sequências diferentes, guardando as árvores mais curtas e aplicando "branch-swapping" a cada uma delas, e retendo no máximo uma árvore para cada árvore inicial.

BB* -> aplica "branch-swapping" nas árvores, guardando as mais curtas (guarda todas que encontrar).

NELSEN -> calcula a árvore de consenso de Nelson.