



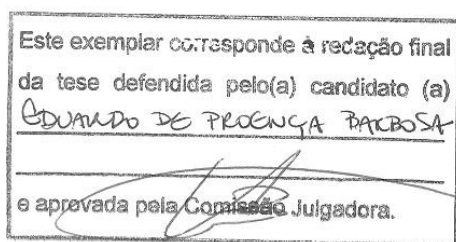
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

EDUARDO DE PROENÇA BARBOSA

**FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DAS ESPÉCIES DE
ACTINOTE HÜBNER, 1819 (NYMPHALIDAE:
HELICONIINAE)**



Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do título de Mestre
em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas

Campinas, 2012

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

B234f	Barbosa, Eduardo de Proença, 1982- Filogenia e biogeografia das espécies de Actinote Hübner, 1819 (Nymphalidae; Heliconiinae) / Eduardo de Proença Barbosa. – Campinas, SP: [s.n.], 2012. Orientador: André Victor Lucci Freitas. Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia. 1. Lepidoptera. 2. Borboleta - Filogenia. 3. Biogeografia. 4. Altitude. 5. Estágios imaturos. I. Freitas, André Victor Lucci, 1971-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.
-------	---

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Phylogeny and biogeography of species of Actinote Hübner, 1819
(Nymphalidae: Heliconiinae)

Palavras-chave em Inglês:

Lepidoptera

Butterfly – Phylogeny

Biogeography

Altitude

Immature stages

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Mestre em Ecologia

Banca examinadora:

André Victor Lucci Freitas [Orientador]

Márlon Paluch

Marcelo Duarte da Silva

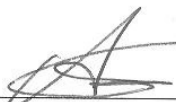
Data da defesa: 13-02-2012

Programa de Pós Graduação: Ecologia

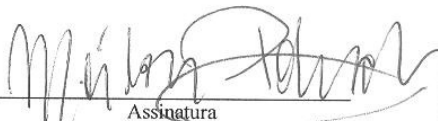
Campinas, 13 de Fevereiro de 2012

BANCA EXAMINADORA

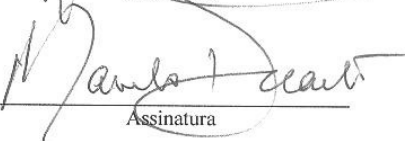
Prof(a). Dr(a). André Victor Lucci Freitas (Orientador(a))


Assinatura

Prof(a). Dr(a). Márlon Paluch


Assinatura

Prof(a). Dr(a). Marcelo Duarte da Silva


Assinatura

Prof(a). Dr(a). Karina Lucas da Silva-Brandão

Assinatura

Prof(a). Dr(a). Ronaldo Bastos Francini

Assinatura

*Dedico este trabalho às inúmeras borboletas que
morreram para que eu pudesse estudar e adquirir
conhecimento...*

AGRADECIMENTOS

Gostaria de começar agradecendo ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Unicamp e aos professores que levaram esse curso ao nível de excelência atual e que me proporcionaram um grande aprendizado nessa área e também à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro que me permitiu realizar o projeto nesses dois anos.

Agradeço também ao meu orientador, Professor André Victor Lucci Freitas, por ter me recebido em seu laboratório ainda durante a graduação e me orientado em dois projetos de iniciação científica antes do ingresso no Mestrado, ambas as orientações de nível excelente e que me fizeram querer continuar na área e pela ótima orientação durante esses dois últimos anos e pela paciência demonstrada em todas as minhas dúvidas e questionamentos durante a realização do projeto.

Aos meus colegas de laboratório, e por que não dizer, amigos, Lucas Kaminski, Danilo Bandini, Cristiano Iserhard, Ana Kristina Silva, Noemy Seraphim, Jessie Pereira, Poliana Araújo e Luísa Mota, pelo companheirismo, conselhos e sugestões durante a execução desse projeto e por me suportarem nos momentos de mau humor.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Formigas pelos grandes momentos passados juntos nos churrascos comemorativos e almoços no restaurante universitário ao longo desses anos.

Ao Lucas Kaminski e à Luísa Mota por me ajudarem quando estava iniciando o meu aprendizado na arte da Microscopia Eletrônica de Varredura.

À Bióloga Adriane Cristina Sarti Sprogis por me ajudar e ensinar a manusear os equipamentos do Laboratório de Microscopia Eletrônica de Varredura.

A Noemy Seraphim pelas discussões sempre construtivas sobre filogenia, biogeografia e taxonomia e pelas dicas de funcionamento dos programas de análise filogenética e biogeográfica e pela ajuda com a análise dos dados.

Meus sinceros agradecimentos ao Dr. Ronaldo Bastos Francini pelo fornecimento da grande maioria das espécies de *Actinote* utilizadas nesse projeto, tanto adultos quanto imaturos, sem os quais a execução seria inviável, pelas dicas de criação das larvas, por me ensinar a identificar os adultos dessas borboletas, por me ensinar a delicada arte da extração de genitálias e por me ajudar com as minhas constantes dúvidas sobre os *Actinote*.

Agradeço ao Dr. Harold Greeney da *Yanayacu Biological Station*, por coletar e me enviar indivíduos de estágios imaturos de duas espécies andinas do gênero *Altinote*, sem as quais não haveria possibilidade de comparação morfológica com os *Actinote* para a análise filogenética.

Agradeço também ao Dr. Keith Willmott por me enviar os desenhos das asas e genitálias das fêmeas das espécies andinas para que eu pudesse fazer a comparação morfológica dessas estruturas.

Sou grato também ao Dr. Márlon Paluch, Hiroshi Hara, Eduardo Emery, Adriana Zapata, Carlos Peña, Mario Marin, Renato Rogner Ramose e Keith Willmott por me enviarem indivíduos de várias espécies de *Actinote* e *Altinote* de diversas regiões da América do Sul para que eu pudesse analisá-los e incluí-los nas análises.

À Professora Fosca Pedini Pereira Leite por permitir que eu utilizasse os equipamentos de seu laboratório para analisar e comparar as minhas borboletas e pelas inúmeras vezes que me permitiu ser monitor em suas disciplinas de Graduação, o que contribuiu muito para o meu conhecimento em morfologia de Invertebrados.

E agradeço a tantas outras pessoas que ajudaram de uma forma ou de outra para que este trabalho pudesse ser finalizado com qualidade.

Não poderia deixar de agradecer à minha família, que sempre esteve ao meu lado quando precisei e que me apoiou quando tomei a decisão de vir estudar biologia em Campinas.

Aos meus pais, Argemiro Ferreira Barbosa e Maria Teresa de Proença Barbosa, que me ajudaram logisticamente nos primeiros anos em Campinas, e à minha irmã caçula Milena por sempre me receberem de braços abertos em meus retornos aos finais de semana, quando na Graduação, e uma vez ao mês quando no Mestrado e pelas várias conversas ao telefone.

Ao meu irmão Henrique de Proença Barbosa e à minha cunhada Fernanda Dell'Aringa Barbosa pela amizade e por me presentear com uma sobrinha linda, Yasmim, a pequena que tornou a minha vida mais alegre e os meus dias muito mais reconfortantes.

*“Carry on my wayward son, there’ll be peace when you
are done, lay your weary head to rest, don’t you cry no
more. (Kansas, 1976)*

ÍNDICE

ABSTRACT.....	01
RESUMO.....	03
INTRODUÇÃO GERAL.....	05
1. O uso de imaturos na inferência de hipóteses filogenéticas.....	06
2. A sistemática filogenética e a biogeografia.....	07
3. Objetivos.....	11
CAPÍTULO ÚNICO.....	20
1. Introdução.....	21
2. Material e Métodos.....	23
3. Resultados e Discussão.....	26
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	40
ANEXOS.....	48
Figura 1. Árvores filogenéticas.....	48
1.1. Árvore filogenética com consenso estrito para 34 táxons.....	48
1.2. Primeira árvore filogenética mais parcimoniosa para 34 táxons.....	49
1.3. Segunda árvore filogenética mais parcimoniosa para 34 táxons.....	50
1.4. Árvore mostrando a evolução dos caracteres para 34 táxons.....	51
2.1. Árvore filogenética com consenso estrito para 31 táxons.....	52
2.2. Árvore filogenética mais parcimoniosa para 31 táxons.....	53
2.3. Árvore filogenética mais parcimoniosa para 31 táxons.....	54
2.4. Árvore filogenética mais parcimoniosa para 31 táxons.....	55
2.5. Árvore filogenética mais parcimoniosa para 31 táxons.....	56

2.6. Árvore filogenética mais parcimoniosa para 31 táxons.....	57
2.7 Árvore mostrando a evolução dos caracteres para 31 táxons.....	58
3.1. Árvore filogenética com consenso estrito para 29 táxons.....	59
3.2. Árvore filogenética mais parcimoniosa para 29 táxons.....	60
3.3. Árvore filogenética mais parcimoniosa para 29 táxons.....	61
3.4. Árvore filogenética mais parcimoniosa para 29 táxons.....	62
3.5. Árvore filogenética mais parcimoniosa para 29 táxons.....	63
3.6. Árvore filogenética mais parcimoniosa para 29 táxons.....	64
3.7. Árvore filogenética mais parcimoniosa para 29 táxons.....	65
3.8. Árvore mostrando a evolução dos caracteres para 29 táxons.....	66
Figura 2. Mapa com as áreas de endemismo para <i>Actinote</i>	67
Figura 3. Esquema com as prováveis áreas de distribuição ancestral e prováveis eventos biogeográficos para <i>Actinote</i>	68
Figura 4. Esquemas mostrando alguns dos principais eventos de dispersão para as linhagens de <i>Actinote</i>	69
4.1. Esquema com os cinco prováveis eventos de dispersão para a região andina pelas linhagens de <i>Actinote</i>	69
4.2. Esquema com os seis prováveis eventos de dispersão para a região do planalto central do Brasil pelas linhagens de <i>Actinote</i>	70
4.3. Esquema com os dois prováveis eventos de dispersão para a região da planície amazônica pelas linhagens de <i>Actinote</i>	71
4.4. Esquema com o provável evento de dispersão para a região da América Central por uma das linhagens de <i>Actinote</i>	72

5. Lista de caracteres morfológicos para as espécies do gênero <i>Actinote</i>	73
6. Matriz de caracteres polarizados.....	83
7. Pranchas mostrando alguns dos caracteres de todos os estágios de vida (ovo, larva, pupa e adulto).....	86
7-1. Caracteres de ovo.....	86
7-2. Caracteres de primeiro instar.....	87
7-3. Caracteres de pupa.....	88
7-4. Caracteres de adulto.....	89
7-4-1. Caracteres da genitália masculina.....	89
7-4-2. Caracteres da genitália feminina.....	94
7-4-3. Caracteres das asas masculinas.....	94
8. Pranchas mostrando a variação intra- e interespecífica entre as partes componentes da genitália masculina.....	96
8-1. Edeagos em vista lateral.....	97
8-2. Juxtas.....	99
8-3. Sacos.....	101
8-4. Uncos/Tegumes em vista dorsal.....	103
8-5. Uncos/Tegumes em vista lateral.....	105
8-6. Valvas em vistas dorsal, lateral e ventral.....	107
Tabela 1: Número de indivíduos imaturos e adultos analisados.....	114
Tabela 2: Total de espécies descritas de <i>Actinote</i>	115
Tabela 3: Áreas de endemismo das espécies estudadas e os respectivos códigos utilizados na análise biogeográfica.....	117

ABSTRACT

Many aspects and details of the origin, evolution and biogeographical patterns of butterflies are not yet fully comprehended. The phylogenetic relationships among most butterfly groups remained unknown until recently. Phylogenetic studies have been based mainly on morphological characters of adults, although characters of immature stages had increased in use and importance nowadays, specially due to their capacity of been informative where adult characters are not enough. There are few studies that use these characters either to phylogeny or classification of the butterflies. Besides the lack of information about the common ancestry of butterflies, there are also gaps to be filled about the biogeographical patterns, primarily related to the historical biogeography. In the neotropics, the planet's most biodiverse region, the study of origin and biogeography of most groups of organisms, including butterflies, is a subject of great interest. This because most of these groups are poorly understood concerning their evolutionary histories and shed light on some of these histories would lead us toward the comprehension of this huge Neotropical diversity. Despite being one relatively well known group, the genus *Actinote* (Nymphalidae: Heliconiinae) still lacks studies in phylogeny to solve the internal relationships of this group. It also lacks studies that seek to understand the distributional patterns of the group in the Neotropical region and which factors were responsible for the high diversity of *Actinote* in the southeast region of South America. In the present study we carried out three phylogenetic analyses based on morphology, with 34, 31 and 29 táxons respectively. In all analyses the majority of the clades were supported by homoplasies, although some groups of few species were maintained apparently the same in all the analyses supported by synapomorphies. Despite the fact that many discussions point out to a great importance in the use of immature characters to help solving the common ancestry relationships of butterflies, in the present work these characters were not very informative to elucidate the relations of this group, although they have a great taxonomic value, being helpful in the identification of the majority of species. This is probably due to a great intra-specific variation and a lower congruency with the adults' characters which would make it harder to use these characters to try and solve the evolutionary relationships of this particular group. Some authors claim that this difficulty could be a result of a rapid diversification during the evolutionary history of these species, restricting the

morphological differentiation. The biogeographical analysis was carried out with the program *Reconstructing Ancestral States in Phylogeny* (RASP). According to the optimal biogeographical hypothesis, the distribution pattern observed could be explained by 41 dispersal, six vicariant and three extinction events. The analysis pointed out to a spread distributed ancestor of *Altinote* and *Actinote*, occupying the Andes and the Serra do Mar, in southeast Brazil. A vicariant event had isolated the ancestor lineage of *Altinote* in the Andes and the ancestor lineage of *Actinote* in the southeast of South America. The vicariant events could be related to climatic changes, what makes sense to this particular group, which is typical of cold high altitude habitats. According to this hypothesis, during the glacial periods the species of high altitude habitats could disperse and reach low altitude habitats. When the temperatures got higher in the interglacial periods these species were trapped in high altitude places, of lower temperature, and became isolated. If this isolation period lasted long enough, the species could pass through speciation events, turning into new species.

RESUMO

Muitos aspectos e detalhes da origem, evolução e padrões de distribuição das borboletas ainda não são totalmente compreendidos, como as relações filogenéticas entre a grande maioria dos grupos de borboletas, que permaneceram desconhecidas até recentemente. Estudos filogenéticos até alguns anos atrás foram baseados principalmente em caracteres morfológicos de adultos muito embora o uso de caracteres de estágios imaturos tenha aumentado em importância atualmente, principalmente por se mostrarem informativos onde os caracteres de adultos foram insuficientes. Ainda assim, existem poucos trabalhos que utilizem esses caracteres tanto para a filogenia quanto para a classificação das borboletas. Além das lacunas nas relações de ancestralidade comum das borboletas, também existem lacunas a serem preenchidas com relação aos padrões biogeográficos, principalmente com relação à biogeografia histórica. Nos neotrópicos, a região mais biodiversa do planeta, o estudo da origem e da biogeografia da maioria dos grupos de organismos incluindo borboletas, é um assunto de grande interesse. Isso porque a maioria desses grupos não possui uma boa compreensão de suas histórias evolutivas, e desvendar alguns desses pontos seria dar um passo em direção à compreensão dessa enorme diversidade Neotropical. Apesar de ser um grupo relativamente bem conhecido, o gênero *Actinote* (Nymphalidae: Heliconiinae) ainda carece de estudos para uma melhor compreensão das relações internas do grupo, bem como sobre os padrões de distribuição na Região Neotropical. No presente estudo foram realizadas, análises filogenéticas baseadas em caracteres morfológicos com 34, 31 e 29 táxons, respectivamente. Nas três análises a maior parte dos clados é suportado por homoplasias, embora alguns grupos reduzidos de espécies, tenham aparecido suportados por sinapomorfias. Embora muitas discussões apontem para uma grande importância no uso de imaturos para se resolver as relações de ancestralidade comum entre as borboletas, os caracteres de estágios imaturos de *Actinote* não se mostraram muito informativos para elucidar as relações desse grupo, apesar de terem grande valor taxonômico, ajudando na identificação da maioria das espécies. Isso provavelmente se deve há uma grande variação intra-específica e uma baixa congruência com os caracteres de adultos, o que tornaria difícil o uso desses caracteres para a resolução das relações evolutivas para esse grupo em particular. Para alguns autores essa dificuldade poderia ser resultado de uma rápida diversificação durante a história evolutiva dessas

espécies, limitando a diferenciação morfológica. A análise biogeográfica foi efetuada com o programa *Reconstructing Ancestral States in Phylogeny* (RASP). De acordo com a hipótese biogeográfica ótima, o padrão de distribuição observado poderia ser explicado por 41 dispersões, seis eventos vicariantes e três extinções. Segundo a análise o ancestral de *Altinote* e *Actinote* era amplamente distribuído, ocupando os Andes e a Serra do Mar, no sudeste do Brasil. Um evento vicariante isolou então a linhagem ancestral de *Altinote* nos Andes e a linhagem ancestral de *Actinote* no sudeste da América do Sul. Os eventos vicariantes poderiam estar relacionados a eventos de mudanças climáticas, o que faz sentido para este grupo em particular, que é típico de ambientes frios de grandes altitudes. De acordo com esta hipótese, durante os períodos glaciais essas espécies de grande altitude poderiam se dispersar e alcançar ambientes em baixas altitudes. Quando as temperaturas aumentavam durante os períodos interglaciais, estas espécies eram mantidas nesses locais de maior altitude, onde as temperaturas permaneciam baixas, e ficavam isoladas. Se o período de isolamento fosse grande o bastante, as espécies poderiam então passar por eventos de especiação, se tornando novas espécies.

INTRODUÇÃO GERAL

As borboletas (Lepidoptera) são, sem sombra de dúvida, um dos grupos mais carismáticos, mais estudados e mais bem conhecidos de invertebrados (Ackery *et al.* 1998; Remington 2003; Braby *et al.* 2006; Peña *et al.* 2006; Peña & Wahlberg 2007; Kristensen *et al.* 2007), tendo sido fonte de inspiração e objeto de estudo para muitas gerações de biólogos (Ackery *et al.* 1998).

O estado-da-arte da taxonomia de Lepidoptera deve-se, em parte, provavelmente à visibilidade que esses insetos têm, resultado em parte dos padrões coloridos de suas asas, resultantes das pequenas escamas pigmentadas características das espécies desse grupo (Kristensen *et al.* 2007). Como resultado, borboletas foram organismos modelo no desenvolvimento de diversas áreas da biologia, como evolução, ecologia, dinâmica populacional, biologia da conservação e desenvolvimento biológico (Ehrlich 2003; Willmott 2003).

Apesar disso, muitos aspectos e detalhes de sua origem e evolução ainda não são totalmente compreendidos (Vane-Wright 2003). Como exemplo, as relações filogenéticas entre a grande maioria dos grupos de borboletas permaneceram desconhecidas até recentemente, quando diversas propostas filogenéticas foram publicadas com base em dados moleculares e morfologia (*e.g.*, Penz 1999; Wahlberg & Zimmermann 2000; Freitas & Brown 2004; Willmott & Freitas 2006; Braby *et al.* 2005; Braby *et al.* 2006; Peña *et al.* 2006; Condamine *et al.* 2012). Ainda assim, muitos grupos de borboletas continuam sem esse conhecimento, e essa falta de informação, que poderia ajudar a elucidar a sistemática e os padrões de especiação entre organismos de forma geral, tem sido o entrave mais importante na compreensão da história evolutiva das borboletas e de outros lepidópteros (Wahlberg & Freitas 2007).

A ordem Lepidoptera teve seu monofiletismo bem estabelecido há anos (Kristensen *et al.* 2007), e a maioria dos grupos supra-específicos já foi nomeado (Ackery *et al.* 1998; Lamas 2004), entretanto, as relações filogenéticas da maioria dos grupos internos de Lepidoptera permaneceram desconhecidas e foram objetos de muita controvérsia ao longo dos anos (Ehrlich 1958; Ehrlich & Murphy 1981; Ackery 1984, 1988; Scoble 1992; de Jong *et al.* 1996), com uma falta de conhecimento que, segundo Wahlberg *et al.* (2005), era

crítica e com muitas hipóteses que possuíam pouco suporte empírico (Ehrlich 1958; de Jong *et al.* 1996; Vane-Wright 2003).

Só recentemente foram feitas duas filogenias robustas para Lepidoptera com base em dados moleculares (Regier *et al.* 2009; Mutanen *et al.* 2010) e em ambas as relações entre os táxons são muito similares e mostram, surpreendentemente, que o clado das borboletas poderia nem fazer parte dos Macrolepidoptera, um grupo composto por insetos de tamanho médio a grande cujas larvas se alimentam predominantemente do lado externo da planta hospedeira (Kristensen *et al.* 2007).

Com relação às borboletas (Hesperioidea e Papilionoidea), apesar de já existirem algumas hipóteses filogenéticas recentes (Regier *et al.* 2009; Mutanen *et al.* 2010; Heikkilä *et al.* 2011), ainda existem lacunas a serem preenchidas. Isso é uma realidade mesmo para a família Nymphalidae, um dos grupos mais bem conhecidos de borboletas, com a maior diversidade entre os lepidópteros diurnos (são cerca de 7200 espécies descritas) (Vane-Wright 2003; Freitas & Brown 2004) distribuídas mundialmente à exceção da Antártica (DeVries 1987; Shields 1989; Heppner 1991).

1. O uso de imaturos na inferência de hipóteses filogenéticas

Na ordem Lepidoptera, a classificação dos organismos nos últimos dois séculos e meio tem se baseado principalmente na morfologia dos adultos (Ackery *et al.* 1998). Mesmo que Müller (1886) tenha usado caracteres de imaturos para sugerir uma classificação para Nymphalidae, foi somente no final do século XX que os caracteres de imaturos foram seriamente considerados em estudos filogenéticos (Kitching 1985; Harvey 1991; Penz & Peggie 2003; Freitas & Brown 2004).

O estudo de imaturos, entretanto, não é novidade, e foi graças a trabalhos clássicos de morfologia de imaturos que estudos posteriores puderam ser desenvolvidos. Destacam-se entre estes os estudos de quetotaxia larval e estudos comparativos de larvas e pupas (Hinton 1946; Moss 1949; Fleming 1960; DeVries *et al.* 1985; Nakanishi 1988; Motta 1998, 2003 entre muitos outros).

Entretanto, foi o trabalho de Harvey (1991) que reacendeu a questão do uso de imaturos na sistemática de borboletas. Nesse trabalho foi proposta uma classificação para a família Nymphalidae baseada em grande parte nos caracteres larvais discutidos por Müller

(1886), e de outros autores, como Ehrlich (1958), Ehrlich & Ehrlich (1967), Miller (1968), Ackery & Vane-Wright (1984) e Ackery (1988).

O uso de caracteres imaturos vem aumentando em importância desde então, especialmente por serem muito informativos e revelarem as relações de parentesco entre espécies onde os caracteres de adultos foram insuficientes (Brown & Freitas 1994; Freitas 1999; Penz 1999; Freitas & Brown 2004; Willmott & Freitas 2006).

Mesmo com sua importância amplamente reconhecida, ainda são poucos os trabalhos que se valem de caracteres de imaturos para a filogenia e classificação de borboletas (Freitas 1999). Isso se deve principalmente à falta de material disponível em museus, pela ausência de publicações detalhadas dos ciclos de vida da maioria das espécies ou mesmo das dificuldades inerentes à obtenção de imaturos em trabalho de campo (Freitas 1999; Brower 2000; Wahlberg *et al.* 2005; Duarte *et al.* 2005).

Por fim, caracteres de imaturos são considerados os mais promissores, juntamente com os caracteres moleculares, para a resolução da filogenia da maioria dos grupos de borboletas, sejam nos níveis taxonômicos superiores ou inferiores (de Jong *et al.* 1996; Ackery *et al.* 1998; Brower 2000; Wahlberg *et al.* 2003; Freitas & Brown 2004).

2. A sistemática filogenética e a biogeografia

A biogeografia é uma área de pesquisa dentro da biologia que se desenvolveu tendo por base os fundamentos da filogenia e da ecologia, possuindo, portanto, uma relação muito próxima a essas duas áreas (Brown & Lomolino 1998). Entretanto, apesar de ser considerada de fundamental importância para essas duas áreas, a biogeografia não tem sido utilizada como um elo entre a sistemática e a ecologia, ou porque a filogenia ignora aspectos ecológicos, ou porque a ecologia não leva em consideração a biogeografia histórica na resolução de suas questões (Wiens & Donoghue 2004).

A biogeografia histórica, que busca explicar a distribuição atual dos organismos com base em processos de longo prazo (de Candolle 1820), tem como uma subárea a biogeografia cladística ou vicariante, que tenta explicar a deriva dos locais em estudo com base na filogenia dos grupos que habitam esses locais, ou seja, assume que existe um elo entre a relação entre as espécies e a relação entre as áreas (Wiley 1988; van Veller *et al.* 2002). O uso desses cladogramas tem sido defendido por alguns autores para se tentar

explicar questões de perfil ecológico/evolutivo (Wiley & Mayden 1985), bem como os padrões de comunidades (Brooks & McLennan 1991).

Do ponto de vista ecológico, a biogeografia histórica não tem sido considerada, embora o seu uso possa contribuir para ao menos duas áreas principais da ecologia, o estudo dos padrões em riqueza de espécies (Wiens & Donoghue 2004) e o estudo da composição de comunidades em escala local (Morin 1999), que é determinado por processos biogeográficos de grande escala (Ricklefs & Schluter 1993; Webb *et al.* 2002), havendo assim inúmeras discussões acerca da importância do uso de biogeografia e filogenia em estudos de ecologia (Wiens & Donoghue 2004).

O contrário também pode ser considerado, com a ecologia tendo grande importância em estudos de biogeografia histórica, mesmo que seja só um estudo de reconstrução de relações entre áreas de endemismo usando biogeografia cladística, já que os cladogramas também dependem das conexões entre os habitats (Wiens & Donoghue 2004).

Os padrões biogeográficos podem, geralmente, resultar de processos ecológicos que influenciam a dispersão em diferentes escalas, tanto temporal quanto espacial (Wiens & Donoghue 2004). A vicariância é um exemplo disso, pois é considerada uma alternativa à dispersão, quando na verdade é uma consequência dos processos que restringem a dispersão dos indivíduos dentro da área originalmente ocupada pela espécie ancestral (Wiens & Donoghue 2004).

Nos estudos de biogeografia, a vicariância é preferida à dispersão para explicar padrões de distribuições disjuntas (Wiley 1988), com a dispersão sendo utilizada como uma segunda opção para se explicar os padrões encontrados quando a vicariância não o pode (Kodandaramaiah & Wahlberg 2007). Porém, em diversos casos as distribuições dos organismos não sofreram efeitos vicariantes em escala global, especialmente nos grupos que evoluíram após o Mioceno, que viveram em um período geológico relativamente estável. Nestes, as distribuições foram afetadas principalmente por fatores como mudanças climáticas, e não por movimentação continental, enquanto que nos grupos que possuíam grande capacidade de dispersão os efeitos da vicariância podem ter sido mascarados pelas dispersões subsequentes (Kodandaramaiah & Wahlberg 2007).

Com relação às borboletas, ainda existem dúvidas se a idade desse grupo é suficiente para que tenha sido afetado pela separação do supercontinente Gondwana (de Jong 2003),

já que o tempo, a origem geográfica, e o principal período de diversificação desse grupo, ainda são amplamente debatidos na atualidade (Braby *et al.* 2005; Wahlberg 2006).

De forma geral, acredita-se que a maior diversificação dos Lepidoptera aconteceu junto com a maior diversificação das angiospermas, há cerca de 140 milhões de anos atrás (Vane-Wright 2004; Wheat *et al.* 2007). Porém, dados de fósseis sugerem que os Lepidoptera mais antigos tenham se diversificado muito antes do surgimento das angiospermas (Labandeira *et al.* 1994; Magallon & Sanderson 2005).

Alguns pesquisadores apontam que muitas das famílias modernas de Lepidoptera, incluindo as borboletas, tiveram o seu estabelecimento estimado no começo do Terciário, cerca de 70 a 60 milhões de anos atrás (Vane-Wright 2004; Labandeira *et al.* 1994; Magallon & Sanderson 2005). Porém, outros sustentam que uma idade de 70 milhões de anos não seria possível, e muitos desses pesquisadores acreditam que os maiores grupos de borboletas evoluíram no continente de Gondwana, que teve a sua fragmentação iniciada entre 175 e 160 milhões de anos atrás, na metade do Jurássico. Se as borboletas forem tão ou mais antigas do que isso, então a hipótese de origem Gondwanica se torna viável (Vane-Wright 2004).

Entre as borboletas, acreditava-se que o grupo que teria divergido mais cedo na história evolutiva dessa linhagem seria a família Papilionidae, com dados moleculares sugerindo que essa divergência teria ocorrido entre 65 e 55 milhões de anos atrás (Vane-Wright 2004), contudo, uma origem mais antiga para as borboletas (cerca de 100 milhões de anos) é sustentada por muitos outros autores (Braby *et al.* 2005; Wheat *et al.* 2007), com a especiação tendo sido influenciada então pela evolução das angiospermas e a ruptura do continente de Gondwana (Braby *et al.* 2005). Essa hipótese de uma origem mais antiga para as borboletas é sustentada pelo trabalho de Heikkilä *et al.* (2011), que aponta uma origem de pelo menos 110 milhões de anos.

Na América do Sul, o continente mais biodiverso do planeta, o estudo da origem e da biogeografia histórica dos mais variados grupos de organismos, incluindo borboletas, é um assunto de grande interesse (Heppner 1991; Wilson 1992; Myers *et al.* 2000). Isso porque a maioria desses grupos não possui uma boa compreensão de suas histórias evolutivas, e desvendar alguns desses pontos seria dar um passo em direção à compreensão dessa enorme diversidade Neotropical (Shapiro 1992; Kodandaramaiah & Wahlberg 2007).

A região Neotropical, que inclui as Américas Central e do Sul, é a unidade biogeográfica mais rica em espécies de borboletas, com mais de 7000 espécies presentes (Lamas 2004a), representando cerca de 40% das espécies conhecidas (Wahlberg & Freitas 2007).

Diversos fatores podem ter contribuído para a enorme riqueza de espécies nessa região, como a dinâmica da bacia amazônica, a formação do istmo do Panamá e o soerguimento da cordilheira dos Andes. Todos estes fatores, aliados a mecanismos sutis ligados a variações climáticas do passado, levando ao isolamento de populações em refúgios de florestas ou em vales quentes nas montanhas mais altas (Hooghiemstra & van der Hammen 1998; Lundberg *et al.* 1998; Hooghiemstra & Van der Hammen 2004; Weir 2006; Wahlbergh & Freitas 2007; Elias *et al.* 2009).

Além disso, a altitude e o relevo dos Andes *per se* também podem ter contribuído para a criação de diferentes gradientes ecológicos (Elias *et al.* 2009), gerando condições para a especiação e diversificação (Bush 1994; Willmott *et al.* 2001; Hall 2005; Whinnett *et al.* 2005).

Dentro desse contexto de pouca informação, poucos registros fósseis e com a falta de filogenias baseadas em evidências robustas e de boas estimativas do tempo de origem e diversificação das borboletas (Braby *et al.* 2006; Wahlberg & Freitas 2007; Peña & Wahlberg 2008), a biogeografia dos grupos Neotropicais tem sido baseada em inúmeras especulações ao longo dos últimos anos (Brower *et al.* 1992; Shapiro 1992).

Para um bom entendimento dos padrões de distribuição biogeográfica e de aspectos da história natural das borboletas como um todo, se faz necessária a existência de filogenias com suporte robusto e que só recentemente começaram a estar disponíveis (Wahlberg & Freitas 2007; Peña *et al.* 2010; Heikkila *et al.* 2011).

Várias questões relacionadas às borboletas, como evidências diretas para a estimativa da idade, origem geográfica, radiação e diversificação (Braby *et al.* 2005) podem não ser completamente resolvidas somente estudando subgrupos (como tribos e gêneros), porém isso é de fundamental importância para a compreensão das distribuições atuais das borboletas (Kodandaramaiah & Wahlberg 2007), principalmente a reconstrução da filogenia e da biogeografia histórica desses subgrupos (Platnick & Nelson 1978; Morrone & Crisci 1995).

3. Objetivos

Apesar de ser um grupo relativamente bem conhecido e de ter uma filogenia com dados moleculares publicada por Silva-Brandão *et al.* (2008) para 24 das 35 espécies descritas do gênero, *Actinote* ainda carece de estudos nessa área para uma melhor compreensão das relações internas do grupo, bem como de estudos que busquem entender os padrões de distribuição do grupo na Região Neotropical e quais fatores levaram o mesmo a ser tão diverso no sudeste da América do Sul.

Dentro desse contexto, o presente trabalho tem como objetivos:

- 1 - Fornecer uma hipótese filogenética robusta para o gênero *Actinote*, baseada em caracteres morfológicos de todos os estágios de vida (ovo, larva, pupa e adulto);
- 2 - Tentar entender o atual padrão de distribuição das espécies do gênero e quais os processos históricos responsáveis por essa distribuição.

Esta dissertação está organizada em um único capítulo que aborda as variações morfológicas em adultos (principalmente genitália e asas) e estágios imaturos (das espécies que se têm conhecimento da biologia dos imaturos) de *Actinote*, assim como discute as relações filogenéticas entre essas espécies e seus padrões de distribuição.

Nas figuras em anexo são apresentadas algumas das variações encontradas nos ovos, larvas, pupas e adultos, bem como são especificados os caracteres morfológicos e seus respectivos estados plesiomórfico e apomórfico utilizados na análise filogenética.

BIBLIOGRAFIA

- Ackery P. R. 1984. Systematic and faunistic studies on butterflies. *In*: Vane-Wright R. I., Ackery P. R. (Eds.) *Systematic and Faunistic Studies on Butterflies*. Princeton University Press, Princeton, USA, pp. 9-21.
- Ackery P. R. 1988. Hostplants and classification: a review of nymphalid butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 33: 95-203.
- Ackery P. R. & Vane-Wright R. I. 1984. *Milkweed butterflies: Their cladistics and biology*. British Museum (Natural History). Cornell University Press. London. 425 pp.
- Ackery P. R., de Jong R. & Vane-Wright R. I. 1998. The butterflies: Hedyloidea, Hesperioidea and Papilionoidea. pp. 263-300. *In*: Kristensen N. P. (Ed.) *Lepidoptera: Moths and Butterflies 1. Evolution, systematics and biogeography*. Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology 4(35). Walter de Gruyter, Berlin & New York. x + 491 pp.
- Braby M. F., Trueman, J. W. H. & Eastwood R. 2005. When and where did troidini butterflies (Lepidoptera: Papilionidae) evolve? Phylogenetic and biogeography evidence suggests an origin in remnant Gondwana in the late Cretaceous. *Invertebrate Systematics* 19: 113-143.
- Braby M. F., Vila R. & Pierce N. 2006. Molecular phylogeny and systematics of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea): higher classification and biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society* 147: 239-275.
- Brooks D. R. & McLennan D. A. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*, University of Chicago Press. viii + 434 pp.
- Brower L. P., Ivie M. A., Fink L. S., Watts J. R. & Moranz R. A. 1992. Life history of *Anetia briarea* and its bearing on the evolutionary relationships of the Danainae. *Tropical Lepidoptera* 3: 65-73.
- Brower A. V. Z. 2000. Phylogenetic relationships among the Nymphalidae (Lepidoptera) inferred from partial sequences of the wingless gene. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 1201-1211.
- Brown K. S. Jr. & Freitas A. V. L. 1994. Juvenile stages of Ithomiinae: Overview and systematics. *Tropical Lepidoptera* 5: 9-20.

- Brown J. H. & Lomolino M. V. 1998. Biogeography (2nd edn), Sinauer Associates pp. 5-13.
- Bush M. B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography* 21: 5-17.
- Condamine F. L., Sperling F. A. H., Wahlberg N., Rasplus J. Y. & Kergoat G. J. 2012. What causes latitudinal gradients in species diversity? Evolutionary processes and ecological constraints on swallowtail biodiversity. *Ecology Letters*. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01737.
- de Candolle A. P. 1820. Géographie botanique. *In*: Dictionnaire des Sciences Naturelles pp. 359±422.
- DeVries P. J. 1987. The Butterflies of Costa Rica and Their Natural History, Volume I: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press. Princeton. xxii + 327 pp.
- DeVries P. J., Kitching I. J. & Vane-Wright R. I. 1985. The systematic position of *Antirrhea* and *Caerois*, with comments on the higher classification of the Nymphalidae (Lepidoptera). *Systematic Entomology* 10:11-32.
- de Jong R. 2003. Are there butterflies with Gondwanan ancestry in the Australian region? *Invertebrate Systematics* 17:143-156. doi: 10.1071/ISO2021.
- de Jong R., Vane-Wright R. I. & Ackery P. R. 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): Problems and prospects. *Entomologica Scandinavica* 27: 65-102.
- Duarte M., Robbins R. K. & Mielke O. H. H. 2005. Immature stages of *Calycopis caulonia* (Hewitson, 1877) (Lepidoptera, Lycaenidae, Theclinae, Eumaeini), with notes on rearing detritivorous hairstreaks on artificial diet. *Zootaxa* 1063: 1-31.
- Elias M., Joron M., Willmott K., Silva-Brandão K. L., Kaiser V., Arias C. F., Piñerez L. M. G., Uribe S., Brower A. V. Z., Freitas A. V. L. & Jiggins C. D. 2009. Out of the Andes: patterns of diversification in clearwing butterflies. *Molecular Ecology* 18: 1716-1729. doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04149.x.
- Ehrlich P. R. 1958. The comparative morphology, phylogeny, and higher classification of butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *Kansas University Science Bulletin* 39: 305-370.

- Ehrlich P. R. 2003. Introduction: Butterflies, Test systems, and Biodiversity. pp. 1-6. *In*: Boggs C. L., Watt W. B. & Ehrlich P. R (Eds.) *Butterflies: Evolution and Ecology Taking Flight*. University of Chicago Press. Chicago. xvii + 739 pp.
- Ehrlich P. R. & Ehrlich A. H. 1967. The phenetic relationships of the butterflies I, Adult taxonomy and the nonspecificity hypothesis. *Systematic Zoology* 16: 301-317.
- Ehrlich P. R. & Murphy D. D. 1981. Butterfly nomenclature: A critique. *Journal of Research on the Lepidoptera* 20: 1-11.
- Fleming H. 1960. The first instar larvae of the Heliconiinae (Butterflies) of Trinidad, W. I. *Zoologica* 45: 91-110.
- Freitas A. V. L. 1999. Nymphalidae (Lepidoptera), filogenia com base em caracteres de imaturos, com experimentos de troca de plantas hospedeiras. PhD. Thesis. Universidade Estadual de Campinas. Campinas. São Paulo.
- Freitas A. V. L. & Brown K. S. Jr. 2004. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). *Systematic Biology* 53(3): 363-383.
- Hall J. P. W. 2005. Montane speciation patterns in *Ithomiola* butterflies (Lepidoptera: Riodinidae): are they consistently moving up in the world? *Proceedings of the Royal Society of London B* 272: 2457-2466. doi:10.1098/rspb.2005.3254.
- Harvey D. J. 1991. Higher classification of the Nymphalidae. Appendix B. The development and evolution of butterfly wing patterns. Smithsonian Institution Press. Washington, DC. 255-273.
- Heikkilä M., Kalia L., Mutanen M., Peña C. & Wahlberg N. 2011. Cretaceous origin and repeated tertiary diversification of the redefined butterflies. *Proceedings of the Royal Society B*. doi:10.1098/rspb.2011.1430. Published on-line.
- Heppner J. B. 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera* 2(1): 1-85.
- Hinton H. E. 1946. On the homology and nomenclature of the cerdae of Lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. *Trans. Royal Entomological Society (London)* 97: 1-37.
- Hooghiemstra H. & van der Hammen T. 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews* 44: 147-183.

- Hooghiemstra H. & van der Hammen T. 2004. Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359: 173-181. doi: 10.1098/rstb.2003.1420.
- Kitching I. J. 1985. Early stages and the classification of the milkweed butterflies (Lepidoptera: Danainae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 85: 1-97.
- Kodandaramaiah U. & Wahlberg N. 2007. Out-of-Africa origin and dispersal-mediated diversification of the butterfly genus *Junonia* (Nymphalidae: Nymphalinae). *Journal of Evolutionary Biology* 20(6): 2181-2191. doi: 10.1111/j.1420-9101.2007.01425.x. European Society for Evolutionary Biology.
- Kristensen N. P., Scoble M. J. & Karsholt O. 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. *Zootaxa* 1668: 699-747.
- Labandeira C. C., Dilcher D. L., Davis D. R. & Wagner D. L. 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: Paleobiological insights into the meaning of coevolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 91: 12278-12282.
- Lamas G. 2004a. Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea. *In*: Heppner J. B. (Ed.) *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. Association for Tropical Lepidoptera/Scientific Publishers. Vol. 5A. xxxiv + 439 pp.
- Lundberg J. G., Marshall L. G., Guerreiro J., Horton B., Malabarba M. C. S. L., Wesselingh F. 1998. The stage of for neotropical fishes diversification: A history of Tropical South American rivers. *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Part 1. Fossils and geological evidence. pp. 13-48.
- Magallón S. A. & Sanderson M. J. 2005. Angiosperm divergence times: the effect of genes, codon positions, and time constraints. *Evolution* 59(8): 1653-1670.
- Miller L. D. 1968. The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). *Members of the American Entomological Society* 24(6): iii + 174 pp.
- Morin P. 1999. *Community Ecology*, 1^o Edition. Blackwell Science. Massachusetts. viii + 432 pp.
- Morrone J. J., Crisci J. V. 1995. Historical biogeography: Introduction to Methods. *Annual Review of Ecology, Systematics and Evolution* 26: 373-401.

- Moss A. M. 1949. Biological notes on some HesperIIDae of Para and the Amazon. *Acta Zoologica Lilloana* (Tucuman) 7: 27-79.
- Motta P. C. 1998. Estudos macro e microevolutivos nas borboletas Ithomiinae (Nymphalidae). PhD Thesis. Universidade Estadual de Campinas. Campinas. SP.
- Motta P. C. 2003. Phylogenetic Relationships of Ithomiinae based on First-Instar Larvae. pp. 409-429. *In*: Boggs C. L., Watt W. B. & Ehrlich P. R (Eds.) *Butterflies: Ecology and evolution taking flight*. University of Chicago Press. Chicago. xvii + 739 pp.
- Mutanen M., Wahlberg N. & Kaila L. 2010. Comprehensive gene and taxon coverage elucidates radiation patterns in moths and butterflies. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 2839-2848. doi:10.1098/rspb.2010.0392.
- Müller W. 1886. Sudamerikanische Nymphalidenraupen: Versuch eines natürlichen Systems der Nymphaliden. *Zoologische Jahrbuecher* (Jena) 1: 417-678.
- Myers N., Mittermeier R. A., Mittermeier C. G., Fonseca G. A. B. & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nakanishi A. 1988. Study on the first instar larvae of the Subfamily Nymphalinae (Lepidoptera, Nymphalidae). *Special Bulletin of the Lepidopterological Society of Japan* 6: 83-99.
- Peña C., Wahlberg N., Weingartner E., Kodandaramaiah U., Nylin S., Freitas A. V. L. & Brower A. V. Z. 2006. Higher level phylogeny of Satyrinae butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) based on DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 29-49.
- Peña C. & Wahlberg N. 2007. Butterflies and grasses: Evolutionary history of the subfamily Satyrinae. Manuscript.
- Peña C. & Wahlberg N. 2008. Prehistorical climate change increased diversification of a group of butterflies. *Biology Letters* 4(3): 274-278. doi:10.1098/rsbl.2008.0062.
- Peña C., Nylin S., Freitas, A. V. L. & Wahlberg N. 2010. Biogeographic history of the butterfly subtribe Euptychiina (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Zoologica Scripta* 39(3): 243-258. doi:10.1111/j.1463-6409.2010.00421.x
- Penz C. M. 1999. Higher level phylogeny for the passion-vine butterflies (Nymphalidae, Heliconiinae) based on early stage and adult morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 127: 277-344.

- Penz C. & Peggie D. 2003. Phylogenetic relationships among Heliconiinae genera based on morphology (Lepidoptera: Nymphalidae). *Systematic Entomology* 28: 451-479.
- Platnick N. I. & Nelson G. 1978. A Method of Analysis for Historical Biogeography. *Systematic Zoology* 27(1): 1-16.
- Regier J. C., Zwick A., Cummings M. P., Kawahara A. Y., Cho S., Weller S., Roe A., Baixeras J., Brown J. W., Parr C., Davis D. R., Epstein M., Hallwachs W., Hausmann A., Janzen D. H., Kitching I. J., Solis M. A., Yen S. H., Bazinet A. L. & Mitter C. 2009. Toward reconstructing the evolution of advanced moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia): an initial molecular study. *BMC Evolutionary Biology* 9: 280. doi:10.1186/1471-2148-9-280.
- Remington C. L. 2003. Foreword. pp. xi-xiii. *In: Boggs C. L., Watt W. B. & Ehrlich P. R (Eds.) Butterflies: Evolution and Ecology Taking Flight.* University of Chicago Press. Chicago. xvii + 739 pp.
- Ricklefs R. E. & Schluter D. 1993. Species diversity: regional and historical influences. pp. 350-363. *In: Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives.* First edition. University of Chicago Press. Chicago. 414 pp.
- Scoble M. J. 1992. *The Lepidoptera: Form, Function and Diversity.* Oxford University Press. Oxford. 404 pp.
- Shapiro A. M. 1992. Why are there so few butterflies in the high Andes? *Journal of Research on the Lepidoptera* 31: 35-56.
- Shields O. 1989. World numbers of butterflies. *Journal of the Lepidopterists' Society* 43: 178-183.
- Silva-Brandão K. L., Wahlberg N., Francini R. B., Azeredo-Spin A. M. L., Brown K. S. Jr., Paluch M., Lees D. C. & Freitas A. V. L. 2008. Phylogenetic relationships of butterflies of the tribe Acraeini (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae) and the evolution of host plant use. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 46: 515-531. doi: 10.1016/j.ympev. 2007.11.024.
- Van Veller M. G. P., Kornet D. J. & Zandee M. 2002. A posteriori and a priori methodologies for hypotheses of causal processes in vicariance biogeography. *Cladistics* 18: 207-217.

- Vane-Wright R. I. 2003. Evidence and identity in butterfly systematics. pp. 477-513. *In*: Boggs C. L., Watt W. B. & Ehrlich P. R (Eds.) *Butterflies: ecology and evolution taking flight*. University of Chicago Press. Chicago. xvii + 739 pp.
- Vane-Wright R. I. 2004. Butterflies at that awkward age. *Nature* 428: 477-480.
- Wahlberg N. 2006. That Awkward Age for Butterflies: Insights from the Age of the Butterfly Subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Systematic Biology* 55(5): 703-714.
- Wahlberg N. & Zimmermann M. 2000. Pattern of Phylogenetic Relationships among Members of the Tribe Melitaeini (Lepidoptera: Nymphalidae) Inferred from Mitochondrial DNA Sequences. *Cladistics* 16: 347-363.
- Wahlberg N., Weingartner E. & Nylin S. 2003. Towards a better understanding of the higher systematics of Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 473-484.
- Wahlberg N., Braby M. F., Brower A. V. Z., de Jong R., Lee M., Nylin S., Pierce N. E., Sperling F. A. H., Vila R., Warren A. D. & Zakharovi E. 2005. Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1577-1586.
- Wahlberg N. & Freitas A. V. L. 2007. Colonization of and radiation in South America by butterflies in the subtribe Phyciodina (Lepidoptera: Nymphalidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 1257-1272.
- Webb C. O., Ackerly D. D., McPeck M. A., Donoghue, M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- Wheat C. W., Vogel H., Wittstock U., Braby M. F., Underwood D. & Mitchell-Olds T. 2007. The genetic basis of a plant–insect coevolutionary key innovation. *Proceedings of the National Academy of Science* 104(51): 20427-20431.
- Whinnett A., Zimmermann M., Willmott K. R., Herrera N., Mallarino R., Simpson F., Joron M., Lamas G. & Mallet J. 2005. Strikingly variable divergence times inferred across an Amazonian butterfly ‘suture zone’. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 2525-2533. doi:10.1098/rspb.2005.3247.
- Wiens J. J. & Donoghue M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *TRENDS in Ecology and Evolution* 19(12): 639-644.

- Weir J. T. 2006. Divergent timing and patterns of species accumulation in lowland and highland neotropical birds. *Evolution* 60(4): 842-855.
- Wiley E. O. 1988. Vicariance biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 513-42.
- Wiley E. O. & Mayden R. L. 1985. Species and speciation in phylogenetic systematics, with examples from the North American fish fauna. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 596-635.
- Willmott K. R. 2003. Cladistic analysis of the Neotropical butterfly genus *Adelpha* (Lepidoptera: Nymphalidae) with comments on the subtribal classification of Limenitidini. *Systematic Entomology* 28: 279-322.
- Willmott K. R., Hall J. P. W. & Lamas G. 2001. Systematics of *Hypanartia* (Lepidoptera: Nymphalidae: Nymphalinae), with a test for geographical speciation mechanisms in the Andes. *Systematic Entomology* 26: 369-399.
- Willmott K. R. & Freitas A. V. L. 2006. Higher-level phylogeny of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae): classification, patterns of larval hostplant colonization and diversification. *Cladistics* 22: 297-368.
- Wilson E. O. 1992. *The Diversity of Life*. Belknap, Cambridge, MA, USA. ix + 424 pp.

CAPÍTULO ÚNICO

FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DAS ESPÉCIES DE *ACTINOTE* HÜBNER, [1819] (NYMPHALIDAE: HELICONIINAE)

Eduardo P. Barbosa¹ & André V. L. Freitas²

1. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, C. P. 6109, 13083-970, Campinas – São Paulo, Brasil.
2. Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, C. P. 6109, 13083-970, Campinas – São Paulo, Brasil.

1. Introdução

Nos últimos anos, as relações filogenéticas dos Nymphalidae se estabilizaram após décadas de controvérsias (Ehrlich 1958; Ackery 1984; Ackery *et al.* 1998; de Jong *et al.* 1996; Harvey 1991; Wahlberg *et al.* 2003; Freitas & Brown 2004), resultado de estudos com novos conjuntos de caracteres, como dados de imaturos e evidências moleculares (Harvey 1991; Wahlberg *et al.* 2003, 2009; Freitas & Brown 2004).

Apesar de ter suas subfamílias bem estabelecidas nos últimos anos (Wahlberg *et al.* 2003; Freitas & Brown 2004; Wahlberg *et al.* 2009), as relações internas de alguns grupos ainda são controversas e merecem atenção especial. Como exemplo, pode-se citar a subfamília Heliconiinae, cujas relações internas ainda não foram definidas apesar do grande número de estudos neste clado (Penz & Peggie 2003; Freitas & Brown 2004; Simonsen *et al.* 2006).

Nos trabalhos de Linnaeus (1758), Doubleday (1848) e Bates (1862), a subfamília Heliconiinae incluía *Heliconius* Kluk, *Eueides* Hübner e alguns gêneros correlatos (ver detalhes em Penz & Peggie 2003). Essa definição perdurou até Harvey (1991), que em um trabalho preliminar com base em caracteres de imaturos propôs que Heliconiinae seria composta por quatro tribos: Acraeini, Pardopsini, Cethosiini e Heliconiini. Essa classificação persistiu até que Penz & Peggie (2003) propuseram uma hipótese clara para as relações entre as principais linhagens dentro desta subfamília e sua diversificação. Eles separaram os heliconíneos, baseados em dados morfológicos, em quatro tribos: Vagrantini, Heliconiini, Argynnini e Acraeini.

A tribo Acraeini, apesar de bem definida por caracteres morfológicos e moleculares, ainda carece de um estudo mais abrangente, especialmente em relação às espécies africanas (Silva-Brandão *et al.* 2008).

Entre os trabalhos envolvendo a sistemática desse grupo que mais se destacam estão os que foram feitos por Eltringham & Jordan (1913) e Jordan & Eltringham (1916). Este último trabalho reconheceu quatro gêneros representantes dos acreíneos, *Acraea* Fabricius, 1807, *Actinote* Hübner, 1819, *Planema* Doubleday, 1848 e *Pardopsis* Trimen, 1887, sendo o gênero *Actinote* com distribuição Neotropical e os demais gêneros com distribuição etiópica e parcialmente oriental (Paluch 2006).

A primeira hipótese filogenética para essa tribo foi proposta por Pierre (1987), baseada em caracteres morfológicos. Neste trabalho, esse autor considerou *Acraea* (*sensu latu*, englobando *Bematistes*), como um gênero parafilético que incluiu o que ele chama de “*Actinote* do Velho Mundo” junto com espécies da região Neotropical (Silva-Brandão *et al.* 2008).

Mesmo que em trabalhos recentes a tribo Acraeini tenha sido definida como sendo monofilética, englobando os táxons considerados por Jordan & Eltringham (1916) (Penz & Peggie 2003; Freitas & Brown 2004), dados moleculares mostraram que de fato *Pardopsis* não pertence à tribo Acraeini e sim a Argynnini (Silva-Brandão *et al.* 2008).

Atualmente, considera-se que a tribo Acraeini englobe seis gêneros distribuídos nas regiões Neotropical (*Actinote*, *Altinote* e *Abananote*), Etiópica (*Acraea* e *Bematistes*) e em parte da Oriental (*Acraea* e *Miyana*), tendo sua maior diversidade na África (Silva-Brandão *et al.* 2008).

Na região Neotropical, os gêneros *Abananote* Potts, 1943 e *Altinote* Potts, 1943 são encontrados exclusivamente na região andina da América do Sul e Central, da Bolívia até o México, e o gênero *Actinote* Hübner, 1819 com distribuição bem mais ampla, ocorrendo desde a América Central, passando pelo norte da América do Sul e indo até o norte da Argentina, sendo que a maior diversidade de espécies está nas serras do sudeste do Brasil (Silva-Brandão *et al.* 2008).

O gênero *Actinote* Hübner, 1819 foi erigido tendo como espécie tipo *Papilio* (*Heliconius*) *thalia* Linnaeus, 1758 e a primeira espécie a ser descrita após o estabelecimento desse gênero foi *Actinote pellenea pellenea* Hübner, 1821, que ocorre nas regiões sul e sudeste do Brasil. Posteriormente, o gênero foi dividido em dois grupos (Eltringham & Jordan 1913; Potts 1943), a “Seção I” contendo dois subgêneros, *Altinote* (*Altinote*) Potts 1943 e *Altinote* (*Abananote*) Potts 1943, considerados por Lamas (1995) como gêneros, e a “Seção II” sendo mantida como *Actinote* (Paluch 2006).

Embora para alguns autores *Actinote* ainda seja considerado como um subgênero de *Acraea* Fabricius 1807, englobando parte das espécies Paleotropicais que são filogeneticamente próximas às espécies Neotropicais (*e.g.* Pierre 1987; Ackery *et al.* 1998; Larsen 2005; Paluch 2006; Silva-Brandão *et al.* 2008), no presente trabalho *Actinote* será definido seguindo Paluch (2006) e Silva-Brandão *et al.* (2008), que consideram apenas

parte das espécies neotropicais como pertencentes a este gênero. Nessa definição, *Actinote* engloba 35 espécies descritas, com 21 destas endêmicas ao sudeste brasileiro (Francini 1992; Willmott 2003; Francini *et al.* 2004; Lamas 2004b; Paluch 2006; Paluch *et al.* 2006; Willmott *et al.* 2009).

Existem apenas duas hipóteses filogenéticas conhecidas para *Actinote*, apenas uma delas publicada formalmente. A primeira hipótese foi proposta por Francini (1992), baseada em caracteres morfológicos de adultos e imaturos para 17 espécies do sudeste do Brasil. Posteriormente, o trabalho de Silva-Brandão *et al.* (2008) propôs uma hipótese filogenética com dados moleculares para toda a tribo Acraeini. Nesse trabalho os autores definiram a composição da tribo Acraeini, resolveram as relações internas dos gêneros e definiram o gênero *Actinote* como um clado de espécies Neotropicais separado de *Altinote* + *Abananote*. Este trabalho também mostra a relação entre 24 espécies de *Actinote*, sendo a única filogenia publicada para o grupo.

Com base nos resultados obtidos, Silva-Brandão *et al.* (2008) sugerem que para uma melhor resolução interna do clado *Actinote* (s.str.) mais dados devem ser obtidos, tanto moleculares quanto morfológicos, de adultos e imaturos da maior parte das espécies conhecidas, o que é o foco do presente trabalho.

Embora mais caracteres moleculares, juntamente com caracteres morfológicos, sejam recomendados para uma melhor resolução do grupo, o presente trabalho foi desenvolvido somente com base em caracteres morfológicos, de adultos e imaturos, para possibilitar uma comparação com o trabalho de filogenia dos Acraeini, principalmente o gênero *Actinote*, feito com dados moleculares por Silva-Brandão *et al.* (2008).

2. Material e Métodos

Do total de 35 espécies conhecidas do gênero *Actinote* foram estudados adultos de 28 espécies e seis subespécies com base em material de coleções depositadas nos museus de zoologia da Unicamp e da UFPR e também no trabalho de revisão do gênero feito por Paluch (2006). Do total de 34 táxons estudados, foram examinados estágios imaturos de 20 táxons com base em material coletado e criado pelo Dr. Ronaldo Bastos Francini e também em material coletado em saídas de campo.

Do total de táxons analisados (Tabelas 1 e 2), cinco não tiveram adultos coletados (*Ac. latior*, *Ac. guatemalena guatemalena*, *Ac. guatemalena veraecrucis*, *Ac. melampeplos* e *Ac. eberti* – as quatro primeiras ocorrendo na América Central e a última com ocorrência no sudeste do Brasil). Para estas espécies não coletadas, somente caracteres de genitália estudados, com base em informações da literatura (Paluch 2006).

Quando necessário, foram efetuadas saídas de campo para coleta de exemplares de *Actinote* para obtenção de material fresco, principalmente nos estados de São Paulo e Rio de Janeiro. Para as espécies que ocorrem mais ao sul do Brasil e do continente sul-americano (Uruguai e Argentina), as que ocorrem na região andina e algumas espécies que ocorrem na região amazônica e nordestina, as coletas foram efetuadas por colaboradores ou então foram analisados indivíduos dessas regiões depositados em museus.

2.1. Biologia das espécies do gênero *Actinote*

Embora várias espécies de *Actinote* do sudeste do Brasil tenham seu ciclo de vida bem documentado (ver, por exemplo, Paluch *et al.* 2001; Freitas *et al.* 2009; Freitas *et al.* 2010; Francini *et al.* 2011), no presente trabalho duas espécies foram criadas para obtenção de material fresco de estágios imaturos para a filogenia: *Ac. pyrrha pyrrha* e *Ac. carycina*. Os ovos foram levados para o laboratório e criados em potes plásticos de 500ml, com o objetivo de se obter larvas. Por serem gregárias (Francini 1989), todos os indivíduos de uma mesma oviposição foram deixados juntos e, à medida que as larvas foram crescendo, foram sendo separadas em potes individuais, sendo alimentadas com suas plantas hospedeiras naturais (*Eupatorium* spp.)

O material testemunho das duas espécies criadas será doado ao Museu de Zoologia “Adão José Cardoso” da Universidade Estadual de Campinas ao final desse projeto.

2.2. Diafanização de asas e dissecação de genitálias

A diafanização das asas foi feita por passagem em série em Álcool 90%, HCl 10%, solução saturada de NaCl, NaClO 10%, até o clareamento total, H₂O e novamente Álcool 90%.

As genitálias foram diafanizadas após a separação dos últimos segmentos abdominais com posterior tratamento em solução aquecida de hidróxido de potássio (KOH) a 10% durante 5 minutos após o início da fervura. As genitálias foram fotografadas sob lupa.

2.3. Preparação dos estágios imaturos para Microscopia Eletrônica de Varredura

Ovos e larvas de 1º instar foram analisados sob Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) para tornar mais fácil a identificação de caracteres de difícil visualização sob Microscopia Ótica como, por exemplo, carenas e região micropilar dos ovos e posição e tamanho das cerdas da cabeça e do corpo da larva de primeiro instar.

Ovos e larvas foram desidratados em série de Acetona, ficando 15 minutos em cada um dos tratamentos (70%, 80% e 90%) e passando 24 horas em Acetona a 100%, quando eram então colocados em um aparelho para secagem, chamado Ponto Crítico, no qual o meio de desidratação é substituído por CO₂ líquido, que posteriormente passa para o estado gasoso deixando as amostras prontas para a metalização com ouro no *Sputter*. Após serem cobertas com ouro, as amostras foram transferidas para o Microscópio Eletrônico de Varredura, onde foram feitas as imagens.

As larvas de último instar e as pupas, por serem relativamente grandes, foram analisadas somente sob Microscopia Ótica.

2.4. Identificação e análise de caracteres e análises filogenéticas

Os caracteres foram identificados com base na comparação direta dos exemplares, tanto de adultos quanto de imaturos (ovos, larvas e pupas) e toda a variação encontrada foi documentada com fotos e descrita textualmente.

Após esses procedimentos, os caracteres foram então incluídos em uma matriz de dados e polarizados com relação ao grupo externo *Altinote dicaeus*.

Para a análise de máxima parcimônia foram utilizados os programas NONA / Winclada (Nixon 2002) e TNT (Goloboff *et al.* 2008), com as seguintes configurações: os caracteres tiveram o mesmo peso/valor e caracteres multiestados foram colocados sem ordenação. Foi realizada busca heurística com 1000 replicações aleatórias e com ordem

aleatória de adição de caracteres e táxons. Por fim, foram geradas árvores de consenso estrito para todos os casos.

As análises de parcimônia foram realizadas usando-se o comando *New Technology Search*, implementado no programa TNT, empregando-se todos os quatro métodos de busca - *ratchet*, *tree-fusing*, *tree-drifting* e *sectorial* – e com 1000 replicações com adição aleatória de táxons e TBR *branch-swapping*, com os caracteres tendo recebido pesos iguais; os cálculos de suporte de Bremer também foram calculados usando-se o programa TNT e o cálculo dos valores de Bootstrap (1000 replicações) foram efetuados no programa NONA/Winclada, bem como os índices CI e RI.

2.5. Análise biogeográfica

A análise biogeográfica foi realizada com o auxílio da versão beta do Programa Statistical Dispersal-Vicariance Analysis (S-DIVA – Yu *et al.* 2010), chamado de Reconstruct Ancestral State in Phylogeny (RASP – Yu *et al.* 2011), que foi baseado no programa DIVA 1.1 criado por Ronquist (1996). A região Neotropical foi dividida em seis áreas de endemismo onde a maioria das espécies estudadas ocorre (Norte da Serra do Mar, Sul da Serra do Mar, Planalto Central do Brasil, Planície Amazônica, Andes e América Central) (Tabela 3) com o objetivo de se tentar reconstruir a história biogeográfica do grupo tendo por base as prováveis áreas de distribuição ancestral e os processos históricos que atuaram para moldar a atual distribuição do grupo. A análise foi efetuada sem restrições quanto ao número máximo de áreas ancestrais. Os dados com as distribuições de cada táxon foram obtidos de coleções e do trabalho de revisão do gênero feito por Paluch (2006).

3. Resultados e Discussão

3.1. Análise filogenética do gênero *Actinote*

Foram obtidos 76 caracteres no total, sendo 73 morfológicos, um relacionado à quantidade de gerações por ano (voltinismo), um relacionado à quantidade de plantas hospedeiras utilizadas e um comportamental. Dos 73 caracteres morfológicos, seis são relacionados ao estágio de ovo, 15 ao estágio larval (sendo oito do 1º instar e sete do último instar), 11 ao estágio de pupa e 41 ao estágio adulto, dos quais 21 provenientes da genitália

masculina, cinco da genitália feminina, oito das asas masculinas e seis das asas femininas e um do tarso mesotorácico masculino. Dos caracteres obtidos, principalmente de imaturos, 17 foram adaptados de Francini (1992) e as informações referentes aos caracteres relacionados, respectivamente, ao voltinismo (nº 74) e ao número de plantas hospedeiras (nº 75) foram extraídas de Paluch (2006).

A primeira análise, utilizando 34 táxons terminais, resultou em duas árvores igualmente parcimoniosas (árvores 1.2 e 1.3), com 298 passos (CI = 27; RI = 53). O consenso estrito resultou em uma árvore (árvore 1.1) com 299 passos e dois nós colapsados (CI = 27; RI = 53). A análise de Bootstrap resultou em 1004 árvores, todas com valores muito baixos para a grande maioria dos ramos (árvore 1.1). Os valores de suporte de Bremer também são mostrados na árvore 1.1. A evolução dos caracteres para uma das árvores mais parcimoniosas é mostrada na figura 1.4.

Nesta topologia *Actinote genitrix genitrix* é a espécie-irmã de *Actinote eberti* + (*Actinote canutia* + *Actinote mamita mitama*), com esse clado sendo grupo-irmão de todas as outras espécies. Na análise de Silva-Brandão *et al.* (2008), *Ac. gen. genitrix* aparece como grupo-irmão de todas as outras espécies de *Actinote*, enquanto no trabalho de Francini (1992) aparece como espécie-irmã de *Ac. melanisans* (no trabalho identificada como *Ac. hyalina*), ambas tendo como espécie-irmã *Ac. rhodope*.

Actinote quadra aparece como espécie-irmã de *Ac. bonita* + (*Ac. conspicua* + (*Ac. alalia* + *Acinote* sp. nov. (Freitas com. pess.))). Esse grupo inclui boa parte das espécies do padrão mimético vermelho-alaranjado (com exceção de *Ac. dalmeidai*, *Ac. catarina*, *Ac. rufina* e *Ac. surima surima*).

Actinote zikani é irmã de (*Ac. parapheles* + *Ac. rhodope*), sendo o grupo-irmão de *Ac. discrepans* + (*Ac. pratensis* + (*Ac. pellenea giffordi* + (*Ac. thalia* ssp. 1 (nó colapsado) + (*Ac. carycina* + (*Ac. pellenea diaguia* (nó colapsado) + (*Ac. latior* + (*Ac. melampeplos* + (*Ac. guatemalena guatemalena* + *Ac. guatemalena veraecrucis*)))))) + (*Ac. pellenea auloeda* + (*Ac. pyrrha* + *Ac. pellenea pellenea*)) + ((*Ac. melanisans* + *Ac. morio*) + (*Ac. thalia* ssp. 2 + (*Ac. brylla* + (*Ac. sur. surima* + (*Ac. surima perisa* + (*Ac. rufina* + (*Ac. dalmeidai* + *Ac. catarina*)))))))).

Com exceção de poucos pares de espécies que aparecem com valores altos de bootstrap (Figura 1.1), como *Actinote canutia* e *Ac. mam. mitama* e as duas subespécies de

Ac. guatemalena, o restante das espécies aparecem com baixos valores de suporte de bootstrap.

O grupo das espécies vermelho-alaranjadas (com exceção das três espécies acima citadas) aparece com um suporte de bootstrap médio. Na análise filogenética de Silva-Brandão *et al.* (2008) este grupo também aparece como um clado bem definido (embora *Ac. rufina* e *Ac. catarina* não tenham sido incluídas nas análises), com *Ac. dalmeidai* aparecendo próximo a esse grupo.

Actinote melanisans e *Ac. morio morio* foram recuperadas nessa análise como sendo espécies-irmãs e com um suporte médio de bootstrap, assim como nas análises com dados moleculares (Silva-Brandão *et al.* 2008), embora nesta última o valor de bootstrap tenha sido alto.

Actinote zikani e *Ac. brylla*, que na análise molecular efetuada por Silva-Brandão *et al.* (2008) aparecem como irmãs com um alto suporte, não são recuperadas como tal na análise morfológica, com *Ac. zikani* aparecendo como espécie-irmã de *Ac. parapheles parapheles* + *Ac. rhodope*, e as três sendo o grupo-irmão do restante das espécies, e *Ac. brylla* sendo espécie-irmã de *Ac. sur. surima* + (*Ac. sur. perisa* + (*Ac. rufina* + (*Ac. catarina* + *Ac. dalmeidai*))). Na análise efetuada por Francini (1992) ambas as espécies também não foram recuperadas como sendo espécies-irmãs.

Actinote par. parapheles aparece como espécie-irmã de *Ac. discrepans* no trabalho de Francini (1992) e isolada no trabalho de Silva-Brandão *et al.* (2008), enquanto *Ac. discrepans*, também neste mesmo trabalho, aparece como irmã de *Ac. guatemalena*. Já no presente trabalho, *Ac. discrepans* ficou bem distante de ambas as subespécies *Ac. guatemalena*.

As quatro subespécies de *Ac. pellenae* utilizadas nessa análise em nenhum momento foram recuperadas como um grupo monofilético, com cada uma delas aparecendo em um ramo diferente nas árvores.

Ac. pellenae giffordi foi recuperada em uma das árvores como sendo espécie-irmã de *Ac. thalia* ssp. 1 e ambas como grupo-irmão de todas as outras espécies à exceção das espécies vermelho-alaranjadas (sem *Ac. dalmeidai*, *Ac. catarina*, *Ac. rufina* e *Ac. sur. surima*) e de *Ac. gen. genitrix*, *Ac. canutia*, *Ac. mam. mitama*, *Ac. eberti*, *Ac. zikani*, *Ac.*

par. parapheles, *Ac. rhodope*, *Ac. discrepans* e *Ac. pratensis* ou então como espécie-irmã de *Ac. thalia* ssp. 1 + o restante das espécies, à exceção das espécies já supracitadas.

Ac. pellenea diaguia foi recuperada como sendo espécie-irmã de (*Ac. latior* + (*Ac. melampeplos* + (*Ac. gua. guatemalena* + *Ac. gua. veraecrucis*))) ou então como espécie-irmã de (*Ac. carycina* + (*Ac. latior* + (*Ac. melampeplos* + (*Ac. gua. guatemalena* + *Ac. gua. veraecrucis*))))).

Já *Ac. pellenea pellenea* e *Ac. pellenea auloeda* são recuperadas nas duas árvores como pertencentes ao mesmo clado, com *Ac. pel. auloeda* sendo grupo-irmão de *Ac. pel. pellenea* + *Ac. pyrrha pyrrha* em ambas as árvores.

Na análise efetuada por Silva-Brandão *et al.* (2008), na qual não foram utilizadas as subespécies *Ac. pel. diaguia* e *Ac. pel. auloeda*, todas as subespécies de *Ac. pellenea* fazem parte do mesmo clado, embora as relações internas desse grupo não tenham sido bem resolvidas.

Na análise morfológica, *Ac. carycina* não aparece como espécie-irmã de *Ac. pel. pellenea* e *Ac. pyr. pyrrha*, embora apareça no mesmo clado de *Ac. pel. diaguia* nas duas árvores. Já na análise efetuada por Francini (1992), *Ac. carycina* aparece como espécie-irmã de *Ac. pel. pellenea* + *Ac. sur. surima*.

Embora sejam consideradas como pertencendo a um mesmo grupo, tanto do ponto de vista filogenético (Silva-Brandão *et al.* 2008) quanto do taxonômico (Paluch 2006), na segunda análise três das subespécies de *Ac. pellenea* foram retiradas, pois nunca eram recuperadas como um grupo monofilético.

Na análise efetuada somente com *Ac. pel. pellenea*, são recuperadas 20 árvores (*e.g.*, árvores 2.2, 2.3, 2.4, 2.5 e 2.6) igualmente parcimoniosas, com 289 passos (CI = 28; RI = 53), mas com um consenso estrito (árvore 2.1) com 18 nós colapsados (388 passos; CI = 21; RI = 30). Os valores de suporte de Bremer são mostrados na árvore 2.1. A evolução dos caracteres para uma das árvores mais parcimoniosas com 31 táxons é mostrada na figura 2.7.

A análise de Bootstrap (árvore 2.1) resultou em 1022 árvores, com somente pares e alguns pequenos grupos de espécies apresentando suporte médio a alto, *Ac. melanisans* + *Ac. mor. morio*, *Ac. canutia* + *Ac. mam. mitama*, *Ac. melampeplos* + (*Ac. gua. guatemalena* + *Ac. gua. veraecrucis*) e *Ac. conspicua* + (*Ac. alalia* + *Actinote* sp. nov.).

Nessa análise *Ac. gen. genitrix* em algumas árvores aparece como espécie-irmã de todas as outras espécies de *Actinote*, como espécie-irmã de todos os outros *Actinote* à exceção de *Ac. quadra*, *Ac. eberti*, *Ac. canutia* e *Ac. mam. mitama* ou então, assim como na análise com 34 táxons, como espécie-irmã de *Ac. eberti* + (*Ac. canutia* + *Ac. mam. mitama*).

Em outras árvores *Ac. quadra* aparece como sendo espécie-irmã de todas as outras espécies de *Actinote*, como espécie-irmã das vermelhas (*Ac. bonita* + *Ac. conspicua* + *Ac. alalia* + *Actinote* sp. nov.) ou então como espécie-irmã de todos os outros *Actinote* à exceção de *Ac. gen. genitrix*, *Ac. eberti*, *Ac. canutia* e *Ac. mam. mitama*.

Na maioria das árvores dessa análise as duas subespécies de *Ac. thalia* aparecem como espécies-irmãs, assim como *Ac. sur. surima* e *Ac. sur. perisa*, que na análise anterior não foram recuperadas como tal.

Em todas as árvores *Ac. carycina* aparece como espécie-irmã de *Ac. latior* + (*Ac. melampeplos* + (*Ac. gua. guatemalena* + *Ac. gua. veraecrucis*)).

Actinote rufina sempre aparece como espécie-irmã de *Ac. dalmeidai* + *Ac. catarina*, embora a posição desse clado varie entre as árvores.

O grupo (*Ac. pel. pelleneae* + *Ac. pyr. pyrrha*) aparece como irmão de (*Ac. melanisans* + *Ac. mor. morio*) e essas quatro espécies aparecem como grupo-irmão de *Ac. carycina* + (*Ac. latior* + (*Ac. melampeplos* + (*Ac. gua. guatemalena* + *Ac. gua. veraecrucis*))) em todas as árvores.

Em algumas árvores *Ac. zikani* e *Ac. brylla* são recuperadas como espécies-irmãs, embora na grande maioria das vezes elas apareçam separadas, alternando posições como espécie-irmã de *Ac. rhodope* + *Ac. par. parapheles*, embora *Ac. zikani* apareça uma vez como espécie-irmã de *Ac. rhodope*, com *Ac. par. parapheles* aparecendo mais na base da árvore.

Em uma terceira análise, retirando-se as subespécies *Ac. sur. perisa* e *Ac. thalia* ssp. 1, pelo mesmo motivo que as subespécies de *Ac. pelleneae* foram retiradas, a análise de parcimônia resultou em 136 árvores (e.g., árvores 3.2, 3.3, 3.4, 3.5, 3.6 e 3.7) com um comprimento de 280 passos (CI = 29; RI = 52) e um consenso estrito (árvore 3.1) com 21 nós colapsados (415 passos; CI = 19; RI = 20). A análise de Bootstrap (árvore 3.1) resultou em 1138 árvores com suporte muito baixo, à exceção dos mesmos grupos das análises

anteriores, que mantiveram um valor de suporte de médio a alto. Os valores de suporte de Bremer também são mostrados na árvore 3.1. A evolução dos caracteres para uma das árvores mais parcimoniosas com 29 táxons é mostrada na figura 3.8.

Assim como na análise com 31 táxons, nessa análise ocorre uma maior alteração nas posições das espécies e dos grupos de espécies. *Ac. gen. genitrix* aparece como espécie-irmã do restante das espécies, como espécie-irmã de *Ac. eberti* + (*Ac. canutia* + *Ac. mam. mitama*) ou então como espécie-irmã de todas as outras espécies à exceção de *Ac. quadra* + (*Ac. eberti* + (*Ac. canutia* + *Ac. mam. mitama*)).

Actinote quadra também aparece em algumas árvores como espécie-irmã de todos os *Actinote*, como espécie-irmã de todas as outras espécies à exceção de *Ac. gen. genitrix* + (*Ac. eberti* + (*Ac. canutia* + *Ac. mam. mitama*)) ou como espécie-irmã das espécies vermelhas *Ac. bonita* + *Ac. conspicua* + *Ac. alalia* + *Actinote* sp. nov.

O que se percebe é que os pequenos grupos de espécies se mantêm aparentemente os mesmos nas três análises, como por exemplo, *Ac. pel. pellenea* + *Ac. pyr. pyrrha* aparecendo na maioria das árvores na análise com 29 táxons como grupo-irmão de *Ac. mor. morio* + *Ac. melanisans* e essas quatro espécies como grupo-irmão de *Ac. latior* + (*Ac. melampeplos* + (*Ac. gua. guatemalena* + *Ac. gua. veraecrucis*)).

Actinote rufina + (*Ac. dalmeidai* + *Ac. catarina*) sempre próximos à *Ac. sur. surima* na maioria das árvores e quase sempre próximos à *Ac. zikani*, *Ac. brylla* e *Ac. rhodope*.

A posição de *Ac. carycina* sofre muita alteração entre as diversas árvores, aparecendo próximo à *Ac. latior* + (*Ac. melampeplos* + (*Ac. gua. guatemalena* + *Ac. gua. veraecrucis*)), como espécie-irmã de (*Ac. pel. pellenea* + *Ac. pyr. pyrrha*) + (*Ac. mor. morio* + *Ac. melanisans*), pertencendo ao mesmo grupo de *Ac. pel. pellenea* e *Ac. pyr. pyrrha* ou mesmo próximo a outros ramos.

Actinote discrepans sempre aparece como espécie-irmã de *Ac. pratensis* + o restante das espécies, excetuando-se *Actinote quadra*, *Ac. gen. genitrix*, *Ac. eberti*, *Ac. canutia*, *Ac. mam. mitama*, *Ac. bonita*, *Ac. conspicua*, *Ac. alalia* e *Actinote* sp. nov. e em alguns casos *Ac. zikani*, *Ac. par. parapheles* e *Ac. rhodope*.

Os baixos valores de suporte de Bootstrap nas três análises poderiam ser explicados pela grande quantidade de homoplasias presentes nessa filogenia.

Nas três análises a maior parte dos clados é suportada por homoplasias, embora alguns grupos reduzidos de espécies, em sua grande maioria pares de espécies, sejam suportados por sinapomorfias que se mantêm nas três análises.

O gênero *Actinote* é suportado por três caracteres em duas das análises (estado 1 dos caracteres 1, 8 e 14) e quatro em outra (estado 1 dos caracteres 1, 8, 14 e 34), tendo um valor de suporte de bootstrap igual a 100.

As espécies *Ac. canutia* e *Ac. mam. mitama* são as que compartilham um maior número de novidades evolutivas, sendo sete sinapomorfias no total (estado 1 dos caracteres 22, 63, 64, 65, 70, 71 e 73).

O estado apomórfico do caráter 22 é a presença de seis pares de espinhos dorsais na pupa e os estados apomórficos dos caracteres 63, 64, 65, 70 e 71 se referem ao tipo de cerdas marginais nas asas, que no caso de *Ac. canutia* e *Ac. mam. mitama* possuem o ápice não bifurcado, e também à presença de muitas cerdas na membrana alar ventral, dando um aspecto piloso à asa (quando observada ao microscópio estereoscópico). Já o caráter 73 se refere à forma das garras do pré-tarso nas pernas dos machos, cujo estado apomórfico é a forma simétrica entre as duas garras.

Todas as outras espécies, excetuando-se *Ac. gen. genitrix*, *Ac. eberti*, *Ac. canutia* e *Ac. mam. mitama*, são suportadas pelo caráter 40, compartilhando o estado apomórfico do mesmo e as espécies *Ac. alalia* e *Actinote* sp. nov. são suportadas pelo estado apomórfico do caráter 10.

O caráter 10, que une *Ac. alalia* e *Actinote* sp. nov., se refere ao número de cerdas do grupo sub-ventral no primeiro segmento torácico da larva de primeiro instar, cujo estado apomórfico é a presença de duas cerdas, enquanto no restante das espécies de *Actinote* que tiveram larvas de primeiro instar analisadas no presente trabalho, há a presença de três dessas cerdas.

Segundo Hinton (1946) e Stehr (1987), usualmente as larvas de primeiro instar de Lepidoptera possuem somente duas cerdas no grupo sub-ventral do primeiro segmento torácico. Então o caráter 10 poderia representar uma reversão ao estado ancestral, a presença de duas cerdas sub-ventrais no T1, para *Ac. alalia* e *Actinote* sp. nov., já que provavelmente a presença de três cerdas nesse grupo seria uma sinapomorfia ao menos para os Acraeini neotropicais.

3.2. Anéis miméticos

Entre as espécies de *Actinote* são bem conhecidos os vários anéis miméticos (Francini 1989; Penz & Francini 1996) dos quais essas espécies participam. Embora o mimetismo entre espécies de um mesmo grupo leve a uma idéia de ancestralidade comum entre essas espécies, estudos apontam que o mimetismo dentro de um mesmo gênero ocorre frequentemente por convergência (e.g. Brower 1996; Flanagan *et al.* 2004; Joron *et al.* 2006; Baxter *et al.* 2008). Na presente análise pode-se verificar que nem todas as espécies de um mesmo anel mimético compartilham um ancestral comum, o que reforça ainda mais o papel da convergência evolutiva entre espécies de um mesmo gênero que compartilham algum grau de mimetismo.

Francini (1992) definiu quatro anéis miméticos para as espécies que ocorrem no sudeste da América do Sul, vermelho-alaranjado, amarelo-alaranjado, negro-amarelado e negro-iridescente.

O anel mimético das espécies vermelho-alaranjadas ou “complexo mimético *alalia*” (Brown & Francini 1990; Penz & Francini 1996), é composto por *Ac. alalia*, *Ac. quadra*, *Ac. surima surima*, *Ac. dalmeidai*, *Ac. bonita*, *Ac. catarina* e *Ac. conspicua*. Na presente análise filogenética, as espécies *Ac. alalia*, *Ac. conspicua*, *Ac. quadra* e *Ac. bonita* fazem parte de um clado enquanto *Ac. surima surima*, *Ac. dalmeidai* e *Ac. catarina* aparecem em outro clado distante, juntamente com *Ac. rufina*, cujo macho apresenta uma coloração vermelha intensa e que ocorre nos Andes.

Apesar das espécies *Ac. zikani* e *Ac. morio* pertencerem ao grupo mimético negro-iridescente, nas análises filogenéticas tanto com dados moleculares (Silva-Brandão *et al.* 2008) quanto com dados morfológicos (Francini 1992; presente trabalho) ambas aparecem distantes, com *Ac. zikani* sendo espécie-irmã de *Ac. brylla* e *Ac. morio* sendo espécie-irmã de *Ac. melanisans*, do grupo mimético negro-amarelado.

Outras duas espécies do complexo mimético negro-alaranjado, *Ac. discrepans* e *Ac. rhodope*, também não compartilham ancestrais em comum com *Ac. melanisans*, embora o padrão de coloração seja muito similar entre elas. Como discutido anteriormente, na presente análise com dados morfológicos *Ac. discrepans* aparece isolada como espécie-irmã da maioria dos outros *Actinote* e *Ac. rhodope* sempre aparece como espécie-irmã de *Ac. parapheles*. Já na análise de Silva-Brandão *et al.* (2008), *Ac. rhodope* aparece isolada

como espécie-irmã da grande maioria das outras espécies de *Actinote* e *Ac. discrepans* aparece como espécie-irmã de *Ac. guatemalena*, que não aparece em nenhum dos complexos miméticos definidos por Francini (1992), ou então em um ramo isolado, de acordo com a análise Bayesiana.

3.2.2. Estágios imaturos

Com relação aos caracteres de estágios imaturos, há muito se discute que seriam de extrema importância para ajudar a elucidar as relações de ancestralidade comum entre os táxons (Penz 1999; Brower 2000; Wahlberg *et al.* 2003; Freitas & Brown 2004; Willmott & Freitas 2006), porém no presente trabalho os caracteres de estágios imaturos utilizados para a inferência das relações filogenéticas entre as espécies de *Actinote* não se mostraram muito informativos.

Muito embora os estágios imaturos de *Actinote*, principalmente as larvas de último instar, sejam de grande importância taxonômica (Francini *et al.* 2004), ajudando na identificação e separação de espécies consideradas próximas, existe uma variação intra-específica muito grande e uma baixa congruência com os caracteres de adultos, o que torna difícil o uso desses estágios imaturos na resolução das relações entre essas espécies.

Como exemplos da importância taxonômica dos estágios imaturos de *Actinote*, foi com base nestes que foi proposta a separação de *Ac. alalia* em dois grupos distintos, uma de ocorrência na região sul e outra de ocorrência na região sudeste do Brasil, com as populações da região sudeste sendo consideradas como uma espécie nova (*Actinote* sp. nov. no presente trabalho, Freitas *et al. in prep.*) assim como o reconhecimento e descrição de *Ac. pratensis* (Francini *et al.* 2004), usualmente confundida com *Ac. pyrrha*, mas com imaturos bem distintos desta última.

Dos caracteres de imaturos utilizados na análise, somente cinco suportavam grupos monofiléticos, sendo um caráter definindo a relação entre *Ac. alalia* e *Actinote* sp. nov., um definindo a relação em *Ac. canutia* e *Ac. mamita* e três definindo a relação do gênero todo, embora haja reversões ao estado ancestral desses dois caracteres de imaturos em algumas espécies.

Um caráter do estágio de ovo, o formato do ápice, parecia ser promissor no estabelecimento de *Ac. dalmeidai* e *Ac. conspicua* como espécies-irmãs, pois ambas

apresentam o estado de ápice com depressão micropilar. Porém, com base nos resultados, essa característica surgiu independentemente nestas duas espécies.

No presente trabalho, o único caráter obtido dos estágios imaturos que apresenta congruência com os caracteres obtidos dos adultos é o que está relacionado ao número de pares de espinhos dorsais nas pupas, que podem ser cinco ou seis, e somente duas espécies compartilham a condição de seis pares de espinhos dorsais na pupa, *Ac. canutia* e *Ac. mamita*. Essas duas espécies também compartilham outras sinapomorfias exclusivas, o que torna esse caráter obtido do estágio de pupa muito forte nessa análise.

Em um trabalho comparando a contribuição de dados morfológicos de imaturos e adultos para a filogenia de endopterigotos, Meier & Lim (2009) apontam que a maioria das filogenias ainda é feita com base somente em caracteres de adultos e, nos trabalhos que utilizam dados de imaturos, estes são 40% menos informativos filogeneticamente.

Ainda de acordo com Meier & Lim (2009), isso se deve há grande falta de conhecimento sobre os estágios imaturos da grande maioria das espécies e também há um número menor de caracteres devido à falta de genitália, a maior fonte de caracteres do estágio adulto. Apesar disso, eles reforçam a ideia de que os caracteres dos estágios imaturos devem continuar a ser utilizados nas análises, pois combinados com os caracteres de adultos proporcionam um maior suporte para os ramos na maioria dos casos.

Com relação à dificuldade de se estabelecer as relações de ancestralidade comum em alguns grupos, alguns autores discutem que isso seja devido a uma rápida diversificação durante a história evolutiva dos mesmos (Albertson *et al.* 1999; Silva-Brandão *et al.* 2008; Zou *et al.* 2008; Liu *et al.* 2012). Este processo levaria a uma baixa diferenciação morfológica entre as espécies, o que resultaria em politomias nas análises filogenéticas (Albertson *et al.* 1999; Zou *et al.* 2008; Liu *et al.* 2012) tornando difícil a interpretação da história evolutiva dos grupos (Castillo *et al.* 2005). Uma rápida diversificação, aliada a uma idade de origem relativamente curta, poderia também explicar os baixos valores de suporte dos clados nas análises (Lavin *et al.* 2005).

De acordo com Pisani *et al.* (2012), análises filogenéticas utilizando tanto dados moleculares quanto morfológicos funcionam muito bem na reconstrução das relações de ancestralidade comum quando as divergências entre os táxons estão separadas por intervalos de tempo muito grandes, o que facilitaria o acúmulo de novidades evolutivas nas

linhagens ancestrais, criando um sinal filogenético forte. Entretanto, ainda de acordo com Pisani *et al.* (2012), quando as divergências entre os táxons são separadas por um tempo relativamente muito curto e as linhagens ancestrais possuem uma curta duração, ou seja, ocorrência de uma rápida diversificação, a reconstrução das relações evolutivas fica mais difícil devido a muitas convergências e reversões nas características desses táxons, que sobrepujam o já fraco sinal filogenético nos ramos internos.

Rápidas diversificações foram propostas como sendo a explicação mais plausível para muitos grupos (*e.g.*, afídeos, abelhas, tartarugas e alguns grupos de plantas) cujas filogenias se apresentam mal resolvidas (Zou *et al.* 2008), embora vários autores consideram que muitas dessas politomias podem ser causadas por falta de dados, caracteres com baixo poder de resolução filogenética, artefatos metodológicos ou mesmo hibridização entre as espécies (Albertson *et al.* 1999; Zou *et al.* 2008; Liu *et al.* 2012). No entanto, de acordo com Zou *et al.* (2008), é teoricamente possível que algumas politomias não possam ser resolvidas mesmo com a adição de muitos caracteres.

3.3 – Análise biogeográfica do gênero *Actinote*

Os programas de análise de dispersão e vicariância não aceitam árvores contendo politomias (Ronquist 1997), somente árvores totalmente resolvidas, então, como nas análises filogenéticas efetuadas as árvores consenso estrito continham politomias, foi escolhida uma das árvores mais parcimoniosas da terceira análise, feita somente com espécies, e que era mais parecida com a árvore da análise molecular efetuada por Silva-Brandão *et al.* (2008) para a análise biogeográfica.

De acordo com a hipótese biogeográfica ótima do RASP (Figura 2), para explicar o atual padrão de distribuição das espécies de *Actinote*, foram necessários 41 eventos de dispersão (apontados em 17 dos nós ancestrais na Figura 2), seis eventos vicariantes, três eventos de extinção e vários eventos de duplicação (especiação em uma mesma área), principalmente na região da Serra do Mar.

A análise indica o ancestral de *Altinote* e *Actinote* como sendo amplamente distribuído, ocupando os Andes e as porções norte e sul da Serra do Mar ou então, além dos Andes, somente a porção norte da Serra do Mar (probabilidade de 50% para ambas). Um evento vicariante isolou então o ancestral dos *Altinote* nos Andes e o ancestral dos *Actinote*

no sudeste da América do Sul. Essa hipótese é corroborada pelo trabalho de Silva-Brandão *et al.* (2008) que indicam o ancestral de todos os acreíneos neotropicais como tendo provavelmente uma origem andina e os *Actinote* com uma provável origem na região sudeste da América do Sul, na Serra do Mar, e com uma recente diversificação após a linhagem ancestral ter se dispersado para essa região.

As linhagens ancestrais de *Ac. eberti* e *Ac. canutia* + *Ac. mamita* provavelmente tiveram origem por duplicação na porção norte da Serra do Mar com posterior dispersão independente de *Ac. canutia* e *Ac. mamita* para a porção sul da Serra do Mar.

No clado das vermelho-alaranjadas, um provável evento de duplicação na porção norte da Serra do Mar deu origem às linhagens de *Ac. bonita* e *Ac. conspicua* + (*Ac. alalia* + *Actinote* sp.), com posterior dispersão da linhagem ancestral de *Ac. alalia* + *Actinote* sp. nov. para a porção sul da Serra do Mar e um evento vicariante separando então *Ac. alalia* e *Actinote* sp. nov., respectivamente, nas porções sul e norte da Serra do Mar.

Ainda de acordo com os resultados da análise, houve então pelo menos cinco eventos independentes de colonização dos Andes por espécies de *Actinote* (ancestral de (*Ac. rufina* + (*Ac. catarina* + *Ac. dalmeidai*), *Ac. thalia*, *Ac. pelleneae*, *Ac. pyrrha* e *Ac. melampeplos*).

A região do Planalto Central no Brasil teve ao menos seis eventos independentes de dispersão que resultaram em colonização por parte de algumas das espécies de *Actinote* (*Ac. parapheles*, *Ac. rhodope*, *Ac. discrepans*, *Ac. surima*, *Ac. melanisans* e *Ac. morio*).

A América Central aparentemente foi colonizada uma única vez pelo ancestral do clado formado por *Ac. melanisans*, *Ac. morio*, *Ac. latior*, *Ac. pyrrha*, *Ac. pelleneae*, *Ac. carycina*, *Ac. melampeplos* e *Ac. guatemalena*, com dois prováveis eventos de extinção posteriores que eliminaram o ancestral de *Ac. melanisans* + *Ac. morio* da América Central e a espécie *Ac. latior* da Serra do Mar, após a dispersão dessa linhagem para essa região.

O ancestral das espécies *Ac. pyrrha*, *Ac. pelleneae*, *Ac. carycina*, *Ac. melampeplos* e *Ac. guatemalena* passou a ocupar também o Planalto Central do Brasil após um evento de dispersão para essa região. Posteriormente um evento vicariante separou então o ancestral de *Ac. pyrrha* + (*Ac. pelleneae* + *Ac. carycina*), que ficou no planalto central, do ancestral de *Ac. melampeplos* + *Ac. guatemalena*, que ficou restrito à América Central. Posteriormente o ancestral de *Ac. melampeplos* dispersou para a região andina.

De acordo com as análises, os poucos eventos vicariantes que aconteceram durante a história evolutiva do grupo não necessariamente se referem ao aparecimento de barreiras físicas como, por exemplo, calhas de rios ou soerguimento de serras e montanhas, já que se discute que provavelmente as espécies de *Actinote* tiveram sua origem há relativamente pouco tempo (Silva-Brandão *et al.* 2008). Portanto, as espécies de *Actinote* provavelmente evoluíram em um ambiente relativamente estável do ponto de vista geológico, já que a Serra do Mar, onde possivelmente tiveram origem, teve sua formação datada do início do Paleoceno (entre 66Ma e 58Ma) (Suguio & Martin 1996; Almeida & Carneiro 1998), embora nenhum estudo prévio sobre a idade de origem do gênero *Actinote* tenha sido feito até o presente momento.

É muito provável que os eventos vicariantes no gênero estejam relacionados a eventos de mudanças climáticas, o que faria muito sentido para esse grupo em particular, que tem preferência por ambientes de clima mais frio. Isso explicaria a separação de espécies nas porções norte e sul da Serra do Mar, como por exemplo, as duas espécies do complexo *Ac. alalia* (no presente trabalho *Ac. alalia* e *Actinote* sp.), encontradas, respectivamente, no sul e sudeste do Brasil.

Atualmente, com exceção de duas espécies, *Ac. pellenea* e *Ac. brylla*, que ocorrem preferencialmente em locais de baixa altitude (0 - 400m), o restante das espécies de *Actinote* está restrito a locais de maior altitude (acima de 800m). Porém em épocas de clima mais frio no passado, muitas espécies de *Actinote* podem ter se dispersado por terras mais baixas ocupando áreas amplas em toda região sul e sudeste da América do Sul. Essa é uma das hipóteses propostas para explicar a evolução de espécies animais em montanhas (Brown 1987) e que talvez possa ajudar a explicar a especiação das espécies de *Actinote*, bem como os eventos de dispersão e vicariância que moldaram a distribuição do grupo.

De acordo com esta hipótese, durante os períodos glaciais as espécies de locais mais altos poderiam ocupar locais em altitudes menores e nos períodos interglaciais estas espécies passariam a ocupar locais exclusivamente em altitudes maiores, de temperaturas mais baixas. E exatamente durante estes períodos interglaciais, nos quais as populações dessas espécies ficariam isoladas nos locais mais altos e sem contato, poderiam então ocorrer eventos de especiação.

Flutuações climáticas com eventos sucessivos de esfriamento e aquecimento devem ter tido papel fundamental na especiação do grupo estudado, o que é um modelo bastante plausível para espécies de borboletas de montanhas (Adams 1977), embora existam outras propostas para explicar os padrões de especiação em espécies montanas, como especiação ao longo de gradientes altitudinais (Chapman 1917; Lynch 1986), especiação horizontal dentro e entre cadeias de montanhas e colonização a partir de latitudes temperadas (Chapman 1917; Willmott *et al.* 2001).

No modelo de especiação ao longo de gradientes altitudinais, as especiações podem ocorrer verticalmente tanto para cima quanto para baixo (Willmott *et al.* 2001; Hall 2005) ao longo de zonas de vegetação estáveis (Lynch 1986). Nesse modelo, as espécies mais próximas evolutivamente são as encontradas em uma mesma região montanhosa, ocorrendo em parapatría (Willmott *et al.* 2001). Já no modelo de especiação horizontal, as espécies mais próximas são as que se encontram ocupando a mesma zona altitudinal em regiões montanhosas ou cadeias de montanhas diferentes (Hall 2005). Como a maioria das espécies de *Actinote* ocorre em regiões elevadas, esse modelo de especiação, tanto vertical quanto horizontal, também poderia ser aplicado para explicar o padrão de diversificação do gênero.

Entretanto, uma exploração mais detalhada do papel das mudanças climáticas no modelo de especiação de *Actinote*, bem como dos demais modelos supracitados, só seria possível com a datação adequada da origem dos clados aqui obtidos.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os dois objetivos iniciais do projeto foram alcançados, embora o objetivo de se encontrar uma filogenia robusta baseada em morfologia para o gênero *Actinote* não tenha sido completamente atingido, pois as relações filogenéticas para esse grupo ficaram bem distantes de serem bem estabelecidas somente com base em caracteres morfológicos.

Isso provavelmente está relacionado com a grande variação morfológica intra-específica que esse grupo apresenta, resultando na alta quantidade de homoplasias encontradas nas análises. Mesmo os caracteres dos estágios imaturos, que poderiam ser de grande utilidade na elucidação das relações a nível específico, em sua grande maioria se mostraram pouco eficazes para a filogenia de *Actinote*.

Como discutido anteriormente, essa grande variação intra-específica, mesmo nos estágios imaturos, poderia estar relacionado à rápida diversificação a que alguns grupos de borboletas estiveram sujeitos em um curto espaço de tempo evolutivo, o que teria impedido a completa distinção morfológica entre essas linhagens.

Então, mesmo que o presente trabalho tenha apontado que os caracteres de estágios imaturos são pouco informativos na resolução das relações filogenéticas a nível específico para *Actinote*, isso provavelmente não caracteriza um padrão geral e sim uma exceção representada por alguns grupos com rápida diversificação. Assim, os caracteres de imaturos devem continuar a ser utilizados nos trabalhos de filogenia, pois podem ser de grande ajuda quando as demais fontes de caracteres não puderem resolver (dados moleculares e de morfologia de adultos).

Com relação ao segundo objetivo do projeto, o de se entender os padrões de distribuição histórica do grupo, mesmo não possuindo uma filogenia robusta, foi recuperado como provável área de origem dos *Actinote* a Serra do Mar, como era esperado para o grupo, que apresenta uma alta riqueza de espécies nessa região.

Os eventos de dispersão parecem ter tido um papel fundamental na moldagem da atual distribuição do grupo, permeado por alguns eventos vicariantes e poucas extinções. Os Andes, local de origem dos Acraeini neotropicais (Silva-Brandão *et al.* 2008), foram colonizados posteriormente pelos *Actinote*, a partir da Serra do Mar, em eventos de dispersão independentes.

Com o acréscimo de dados moleculares aos dados morfológicos encontrados no presente trabalho, e com a adição das espécies faltantes do grupo, é provável que as relações de parentesco entre as espécies sejam bastante modificadas, embora alguns pequenos grupos tenham mantido as mesmas relações encontradas por Silva-Brandão *et al.* (2008).

Embora este tenha sido o primeiro trabalho que procurou entender a biogeografia histórica do grupo, com a inclusão de mais dados (especialmente das espécies com ampla distribuição geográfica), mesmo os padrões de distribuição histórica aqui encontrados podem sofrer alterações, embora a área de origem das espécies de *Actinote*, o sudeste do Brasil, deva provavelmente permanecer a mesma.

Para finalizar, embora diversos estudos (ecológicos, taxonômicos e filogenéticos) com as espécies de *Actinote* tenham sido desenvolvidos ao longo dos anos (*e.g.*, Francini 1989; Francini 1992; Paluch 2006; Silva-Brandão *et al.* 2008; presente trabalho), ainda há muito que se descobrir e entender nas mais diversas áreas com relação aos Acraeini, um grupo único e complexo, e por isso mesmo um dos mais interessantes grupos de borboletas neotropicais.

BIBLIOGRAFIA

- Ackery P. R. 1984. Systematic and faunistic studies on butterflies. *In*: Vane-Wright R. I., Ackery P. R. (Eds.) *Systematic and Faunistic Studies on Butterflies*. Princeton University Press, Princeton, USA, pp. 9-21.
- Ackery P. R., de Jong R. & Vane-Wright R. I. 1998. The butterflies: Hedyloidea, Hesperioidea and Papilionoidea. pp. 263-300. *In*: Kristensen N. P. (Ed.) *Lepidoptera: Moths and Butterflies 1. Evolution, systematics and biogeography*. Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology 4(35). Walter de Gruyter, Berlin & New York. x + 491 pp.
- Adams, M. J. 1977. Trapped in a Colombian Sierra. *Geographical Magazine* 49: 250-254.
- Albertson R. C., Markert J. A., Danley P. D. & Kocher T. D. 1999. Phylogeny of a rapidly evolving clade: The cichlid fishes of Lake Malawi, East Africa. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 96: 5107-5110.
- Almeida F. F. M. & Carneiro C. D. R. 1998. Origem e Evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências* 28(2): 135-150.
- Bates H. W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. *Lepidoptera: Heliconiidae*. *Transactions of the Linnean Society London* 23(3): 495-566.
- Baxter S. W., Papa R., Chamberlain N., Humphray S. J., Joron M., Morrison C., ffrench-Constant R. H., McMillan W. O. & Jiggins C. D. 2008. Convergent Evolution in the Genetic Basis of Müllerian Mimicry in *Heliconius* Butterflies. *Genetics* 180: 1567-1577. doi: 10.1534/genetics.107.082982.
- Brower A. V. Z. 1996. Parallel race formation and the evolution of mimicry in *Heliconius* butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. *Evolution* 50(1): 195-221.
- Brower A. V. Z. 2000. Phylogenetic relationships among the Nymphalidae (Lepidoptera) inferred from partial sequences of the wingless gene. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 1201-1211.
- Brown K. S. Jr. 1987. Biogeography and evolution of Neotropical butterflies. pp. 66-104. *In* Whitmore T. C. & Price G. T. (Eds) *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. Clarendon Press, Oxford, UK. viii + 214 pp.

- Brown K. S. Jr. & Francini R. B. 1990. Evolutionary strategies of chemical defense in aposematic butterflies: cyanogenesis in Asteraceae-feeding American Acreainae. *Chemoecology* 1: 52-56.
- Castillo A. H., Cortinas M. N. & Lessa E. P. 2005. Rapid diversification of South American tuco-tucos (Ctenomys; Rodentia, Ctenomyidae): contrasting mitochondrial and nuclear intron sequences. *Journal of Mammology* 86(1): 170-179.
- Chapman F. M. 1917. The distribution of bird life in Colombia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 31: 1-169.
- de Jong R., Vane-Wright R. I. & Ackery P. R. 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): Problems and prospects. *Entomologica Scandinavica* 27: 65-102.
- Doubleday E. [1847]-1848. The genera of diurnal Lepidoptera: comprising their generic characters, a notice of their habits and transformations, and a catalogue of the species of each genus. London, Longman, Brown, Green & Longmans 1: 107-110, 20 ([1847]), 139-142 (1848).
- Ehrlich P. R. 1958. The comparative morphology, phylogeny, and higher classification of butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *Kansas University Science Bulletin* 39: 305-370.
- Eltringham H. & Jordan H. E. K. 1913. Nymphalidae: Subfam. Acraeinae. *Lepidopterorum Catalogus*. Dr. W. Junk. Berlin pars 11: 1-65.
- Flanagan N. S., Tobler A., Davison A., Pybus O. G., Kapan D. D., Planas S., Linares M., Heckel D. & McMillan W. O. 2004. Historical demography of Müllerian mimicry in the neotropical *Heliconius* butterflies. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 101(26): 9704-9709.
- Francini R. B. 1989. Biologia e ecologia das borboletas *Actinote* (Lepidoptera, Nymphalidae, Acraeinae) na transição subtropical do sudeste do Brasil. MSc. Thesis. xiv + 236pp. Universidade Estadual de Campinas.
- Francini R. B. 1992. Ecologia das taxocenoses de *Actinote* (Lepidoptera: Nymphalidae) em Asteraceae (Angiosperma, Magnoliatae) no sudeste do Brasil: subsídios para conservação. Ph.D. thesis. Unicamp. Campinas.
- Francini R. B., Freitas A. V. L. & Penz C. 2004. Two new species of *Actinote* (Lepidoptera, Nymphalidae) from Southeastern Brazil. *Zootaxa* 719: 1-10.

- Francini R. B., Barbosa E. P. & Freitas A. V. L. 2011. Immature stages of *Actinote zikani* (Nymphalidae: Heliconiinae), a critically endangered butterfly from southeastern Brazil. *Tropical Lepidoptera Research* 21(1): 20-26.
- Freitas A. V. L. & Brown K. S. Jr. 2004. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). *Systematic Biology* 53(3): 363-383.
- Freitas A. V. L., Francini R. B. & Souza T. S. 2009. Immature stages and Natural History of the threatened butterfly *Actinote quadra* (Nymphalidae: Heliconiinae: Acraeini). *Tropical Lepidoptera Research* 19(2): 83-88.
- Freitas A. V. L., Barbosa E. P. & Francini R. B. 2010. Immature stages of the butterfly *Actinote conspicua* (Nymphalidae: Heliconiinae: Acraeini). *Tropical Lepidoptera Research* 20(2):100-104.
- Goloboff P. A., Farris J. S. & Nixon K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786
- Hall J. P. W. 2005. Montane speciation patterns in *Ithomiola* butterflies (Lepidoptera: Riodinidae): are they consistently moving up in the world? *Proceedings of the Royal Society of London B* 272: 2457-2466. doi:10.1098/rspb.2005.3254.
- Harvey D. J. 1991. Higher classification of the Nymphalidae. Appendix B. The development and evolution of butterfly wing patterns. Smithsonian Institution Press. Washington, DC. pp. 255-273.
- Hinton H. E. 1946. On the homology and nomenclature of the cerdae of Lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. *Trans. Royal Entomological Society (London)* 97: 1-37.
- Jordan H. E. K. & Eltringham H. 1916. Nymphalidae, subfam. Acraeinae. *Genera insectorum* 169: 1-81. 2 pls.
- Joron M., Jiggins C. D., Papanicolaou A. & McMillan W. O. 2006. *Heliconius* wing patterns: an evo-devo model for understanding phenotypic diversity. *Heredity* 97: 157-167.
- Lamas G. 1995. Comentarios taxonômicos y nomenclaturales sobre ninfálidos neotropicales (Lepidoptera: Nymphalidae), con la descripción de ocho subespecies nuevas. *Revista Peruana de Entomologia* Lima 37: 59-71.

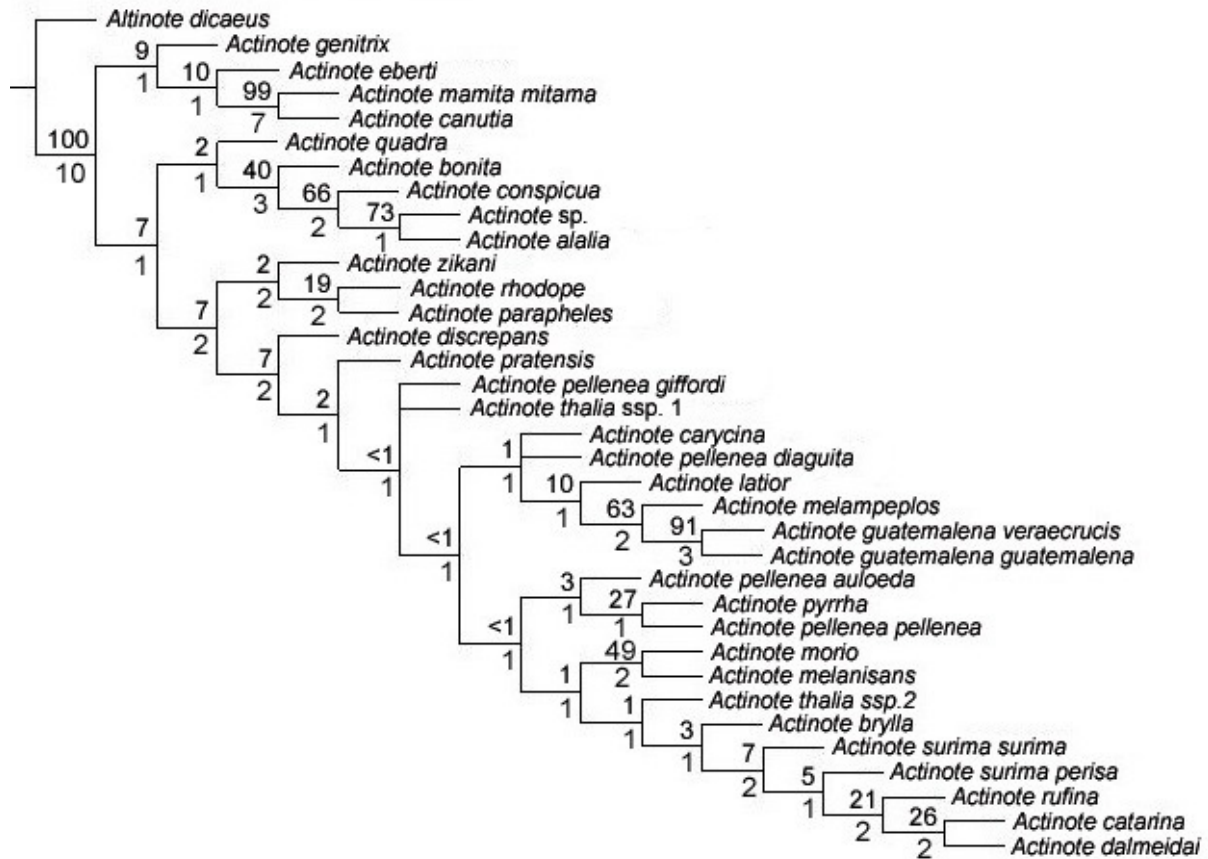
- Lamas G. 2004b. Heliconiinae, p. 261-274. *In*: Lamas G. (Ed.) Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea. *In*: Heppner J. B. (Ed.) Atlas of Neotropical Lepidoptera. Association for Tropical Lepidoptera/Scientific Publishers. Vol. 5A, xxxiv + 439 pp.
- Larsen T. B. 2005. Butterflies of West Africa, Apollo Books. Stenstrup. Denmark. 865 pp.
- Lavin M., Herendeen P. S. & Wojciechowski M. F. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Systematic Biology* 54(4): 575-594. doi:10.1080/10635150590947131.
- Linnaeus C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio Decima, reformata. Holmiae, L. Salvius. 1: iv + 823 + [1] pp.
- Liu Y., Budke J. M. & Goffinet B. 2012. Phylogenetic inference rejects sporophyte based classification of the Funariaceae (Bryophyta): Rapid radiation suggests rampant homoplasy in sporophyte evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 130-145. doi:10.1016/j.ympev.2011.09.010.
- Lynch J. D. 1986. Origins of the high Andean herpetological fauna. pp. 478-499. *In*: Vuilleumier F. & Monasterio M. (Eds.) *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. Oxford. 671 pp.
- Meier R. & Lim G. S. 2009. Conflict, Convergente Evolution, and the Relative Importance of Immature and Adult Characters in Endopterygote Phylogenetics. *Annual Review of Entomology* 54: 85-104.
- Nixon K. C. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY.
- Paluch M. 2006. Revisão das espécies de *Actinote* Hübner, [1819] (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae, Acraeini). Ph.D. Thesis. Universidade Federal do Paraná. Curitiba. xix + 410pp.
- Paluch M., Casagrande M. M. & Mielke O. H. H. 2001. Estágios imaturos de *Actinote carycina* Jordan (Lepidoptera, Nymphalidae, acraeinae). *Revista Brasileira de Zoologia* 18(3): 883-896.
- Paluch M., Casagrande M. M. & Mielke O. H. H. 2006. Três espécies e duas subespécies novas de *Actinote* Hübner (Nymphalidae, Heliconiinae, Acraeini). *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 764-778.

- Penz C. M. 1999. Higher level phylogeny for the passion-vine butterflies (Nymphalidae, Heliconiinae) based on early stage and adult morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 127: 277-344.
- Penz C. & Francini R. B. 1996. New species of *Actinote* Hübner (Nymphalidae: Acraeinae) from Southeastern Brazil. *Journal of the Lepidopterists' Society* 50(4): 309-320.
- Penz C. & Peggie D. 2003. Phylogenetic relationships among Heliconiinae genera based on morphology (Lepidoptera: Nymphalidae). *Systematic Entomology* 28: 451-479.
- Pierre J. 1987. Systématique cladistique chez les *Acraea* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 23: 11-27.
- Pisani D., Feuda R., Peterson K. J. & Smith A. B. 2012. Resolving phylogenetic signal from noise when divergence is rapid: A new look at the old problem of echinoderm class relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 27-34. doi:10.1016/j.ympev.2011.08.028.
- Potts R. W. L. 1943. Systematic notes concerning American Acraeinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *The Pan-Pacific Entomologist* 19(1): 31-32.
- Ronquist F. 1996. DIVA version 1.1. Computer program and manual available by anonymous FTP from Uppsala University (ftp.uu.se or ftp.systbot.uu.se).
- Ronquist F. 1997. Dispersal-Vicariance Analysis: A New Approach to the Quantification of Historical Biogeography. *Systematic Biology* 46(1):195-203.
- Silva-Brandão K. L., Wahlberg N., Francini R. B., Azeredo-Spin A. M. L., Brown K. S. Jr., Paluch M., Lees D. C. & Freitas A. V. L. 2008. Phylogenetic relationships of butterflies of the tribe Acraeini (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae) and the evolution of host plant use. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 515-531. doi: 10.1016/j.ympev.2007.11.024.
- Simonsen T. J., Wahlberg N., Brower A. V. Z. & de Jong R. 2006. Morphology, molecules and fritillaries: approaching a stable phylogeny for Argynnnini (Lepidoptera: Nymphalidae). *Insect Systematics and Evolution* 37(4): 405-418. Copenhagen. December. doi: 10.1163/187631206788831407.
- Stehr F. W. 1987. Order Lepidoptera, pp. 288-305. *In*: Stehr F. W. (Ed.) *Immature insects*. Dubuque, Kendall/Hunt, vol. 1, xii + 754 pp.
- Suguio K. & Martin L. 1996. The role of neotectonics in the evolution of Brazilian coast.

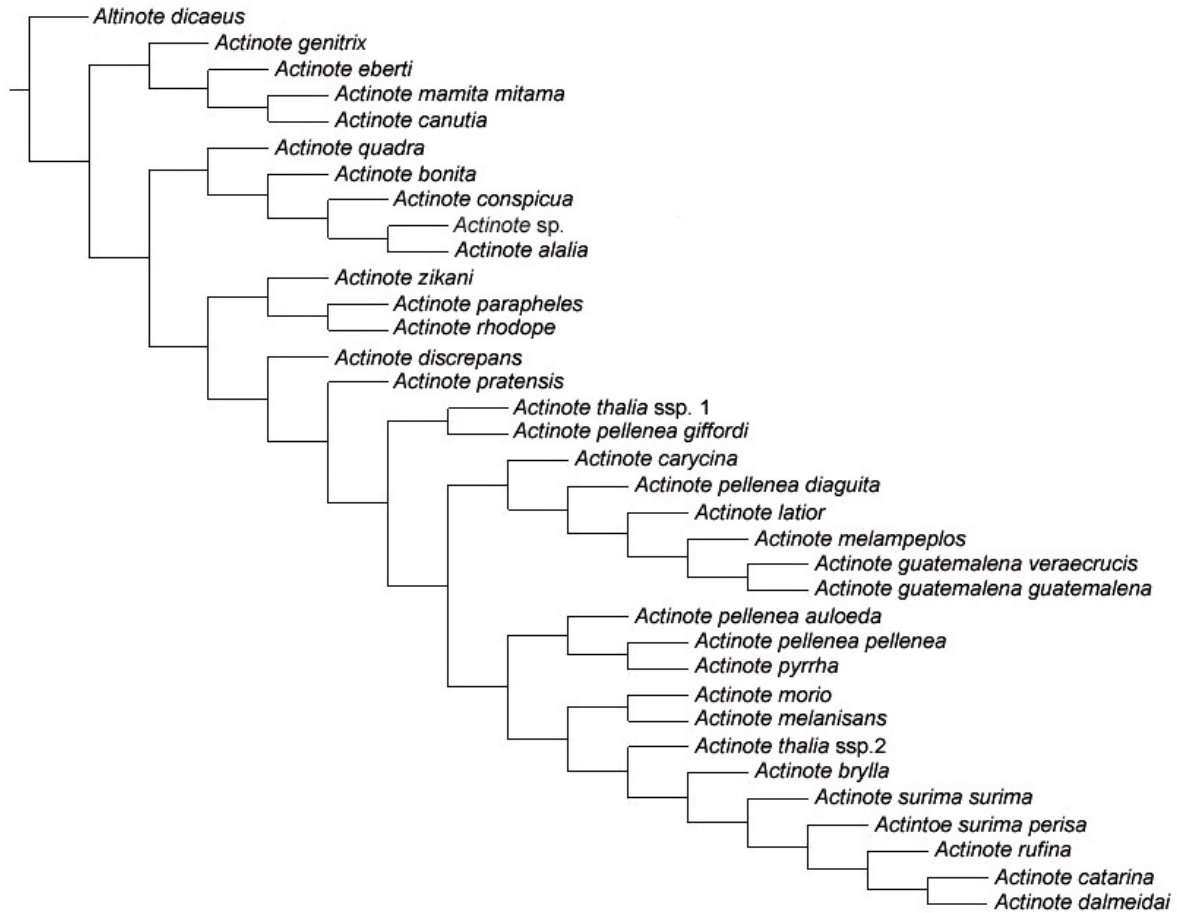
- Geonomos 4(2): 45-53.
- Wahlberg N., Weingartner E. & Nylin S. 2003. Towards a better understanding of the higher systematics of Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 473-484.
- Wahlberg N., Leneveu J., Kodandaramaiah U., Peña C., Nylin S., Freitas A. V. L. & Brower A. V. Z. 2009. Nymphalid butterflies diversify following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 4295-4302. doi: 10.1098/rspb.2009.1303.
- Willmott, K. R. 2003. The genus *Adelpha*: Its Systematics, Biology and Biogeography (Lepidoptera: Nymphalidae: Limenitidini). Scientific Publishers. Gainesville. viii + 322 pp.
- Willmott K. R., Hall J. P. W. & Lamas G. 2001. Systematics of *Hypanartia* (Lepidoptera: Nymphalidae: Nymphalinae), with a test for speciation mechanisms in the Andes. *Systematic Entomology* 26: 369-399. doi:10.1046/j.1365-3113.2001.00157.x.
- Willmott K. R. & Freitas A. V. L. 2006. Higher-level phylogeny of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae): classification, patterns of larval hostplant colonization and diversification. *Cladistics* 22: 297-368.
- Willmott K. R., Freitas A. V. L., Hall J. P. W., Silva-Brandão K. L. & Paluch M. 2009. A new species of *Actinote* Hübner from the eastern andes of Ecuador (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconiinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 111(1): 47-56.
- Yu Y., Harris A. J. & He X. J. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographical histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56(2): 848-850.
- Yu Y., Harris A. J. & He X. J. 2011. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies) 2.0b. Available at <http://mnh.scu.edu.cn/soft/blog/RASP>.
- Zou X., Zhang F., Zhanf J., Zang L., Tang L., Wang J., Sang T. & Ge S. 2008. Analysis of 142 genes resolves the rapid diversification of the rice genus. *Genome Biology* 9:R49 (doi:10.1186/gb-2008-9-3-r49).

ANEXOS

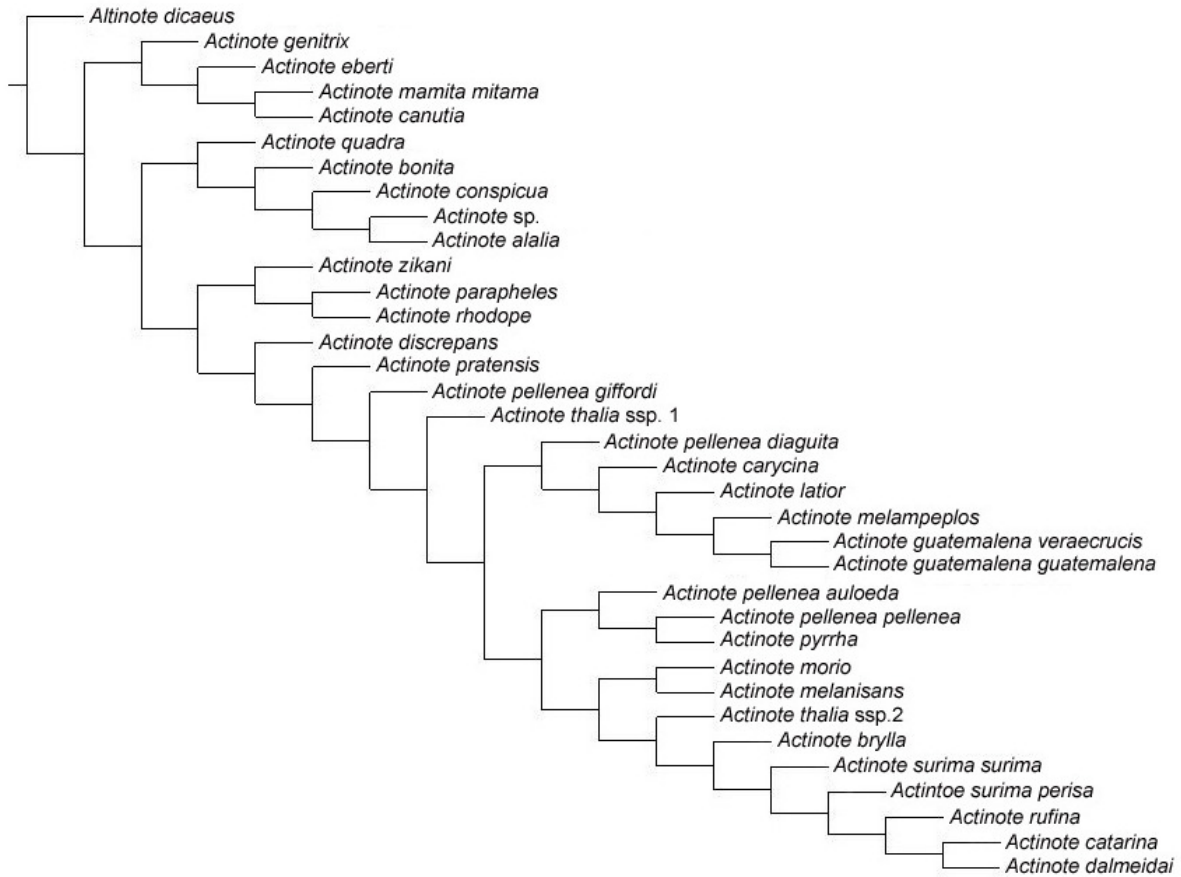
Figura 1. Árvores filogenéticas



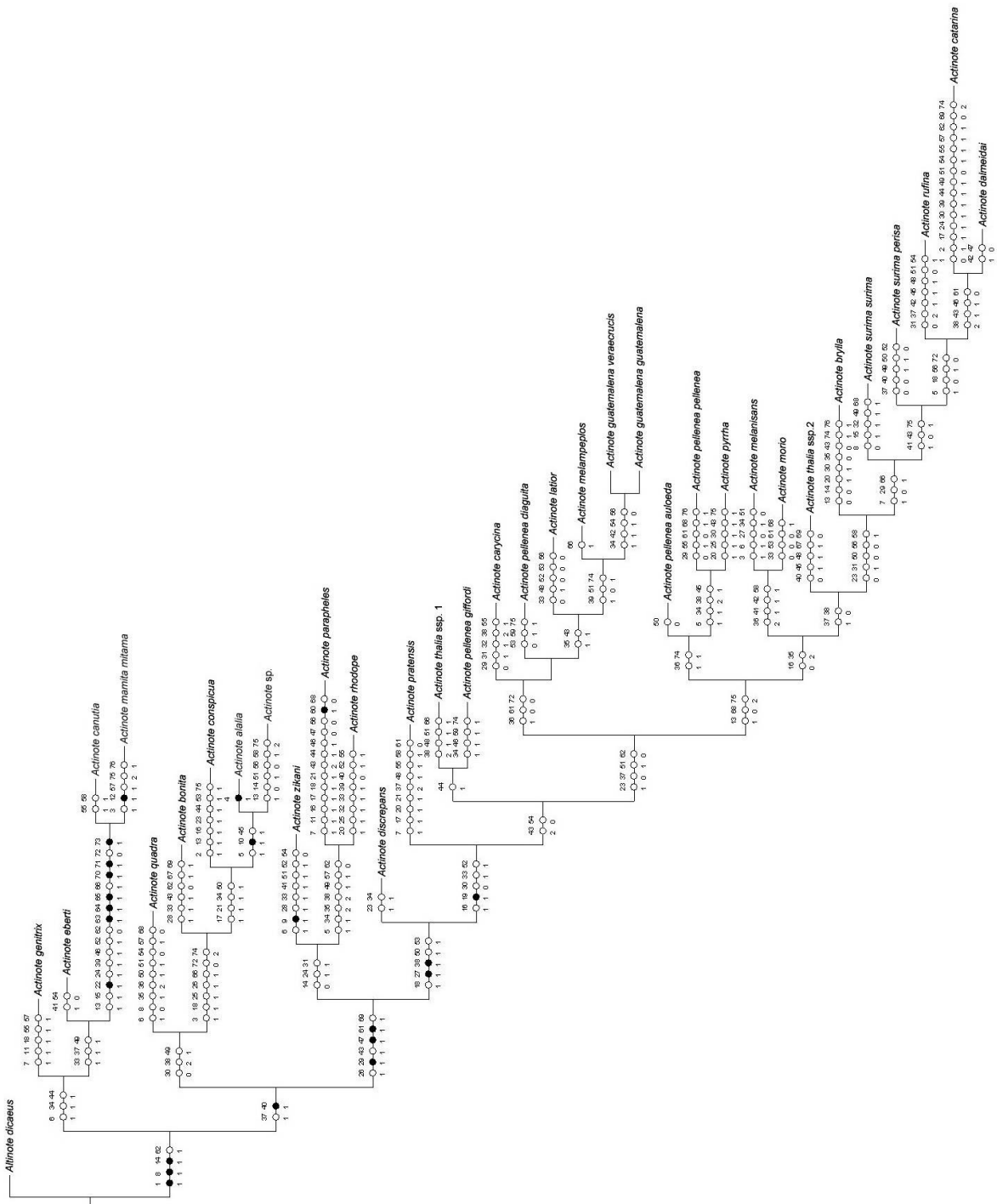
1.1 – Árvore consenso estrito das 2 árvores igualmente parcimoniosas para matriz com caracteres com pesos iguais para 34 táxons ($L = 299$; $CI = 27$; $RI = 53$). Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap e números abaixo dos ramos indicam valores de suporte de Bremer para os nós à direita dos números.



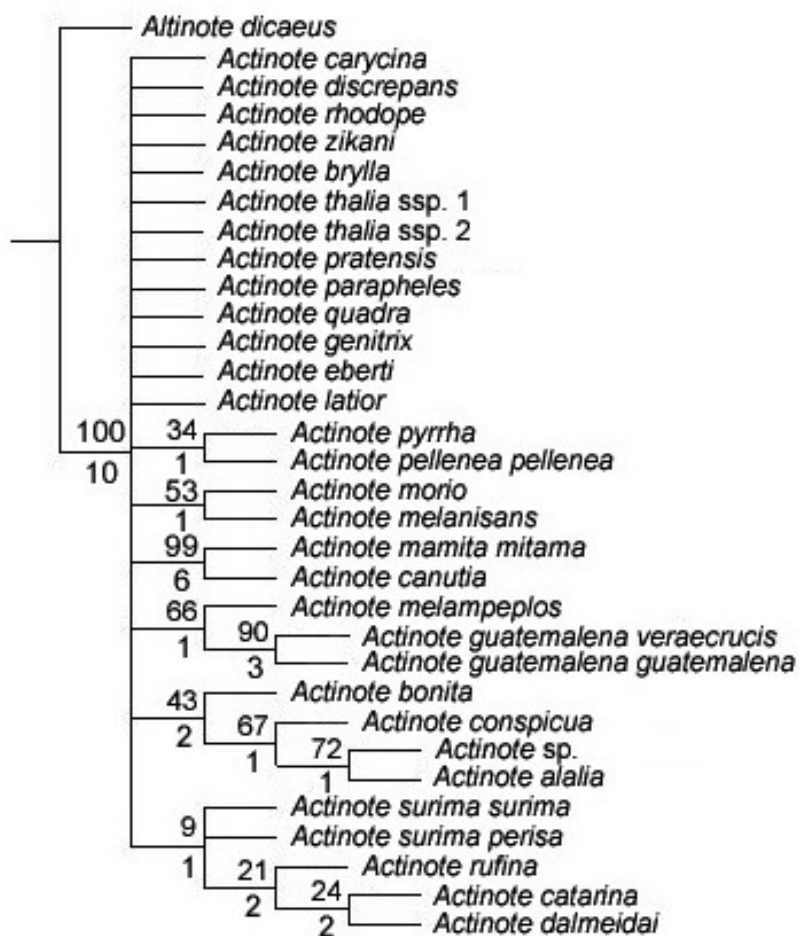
1.2 – Primeira das duas árvores mais parcimoniosas para 34 táxons (L = 298; CI = 27; RI = 53).



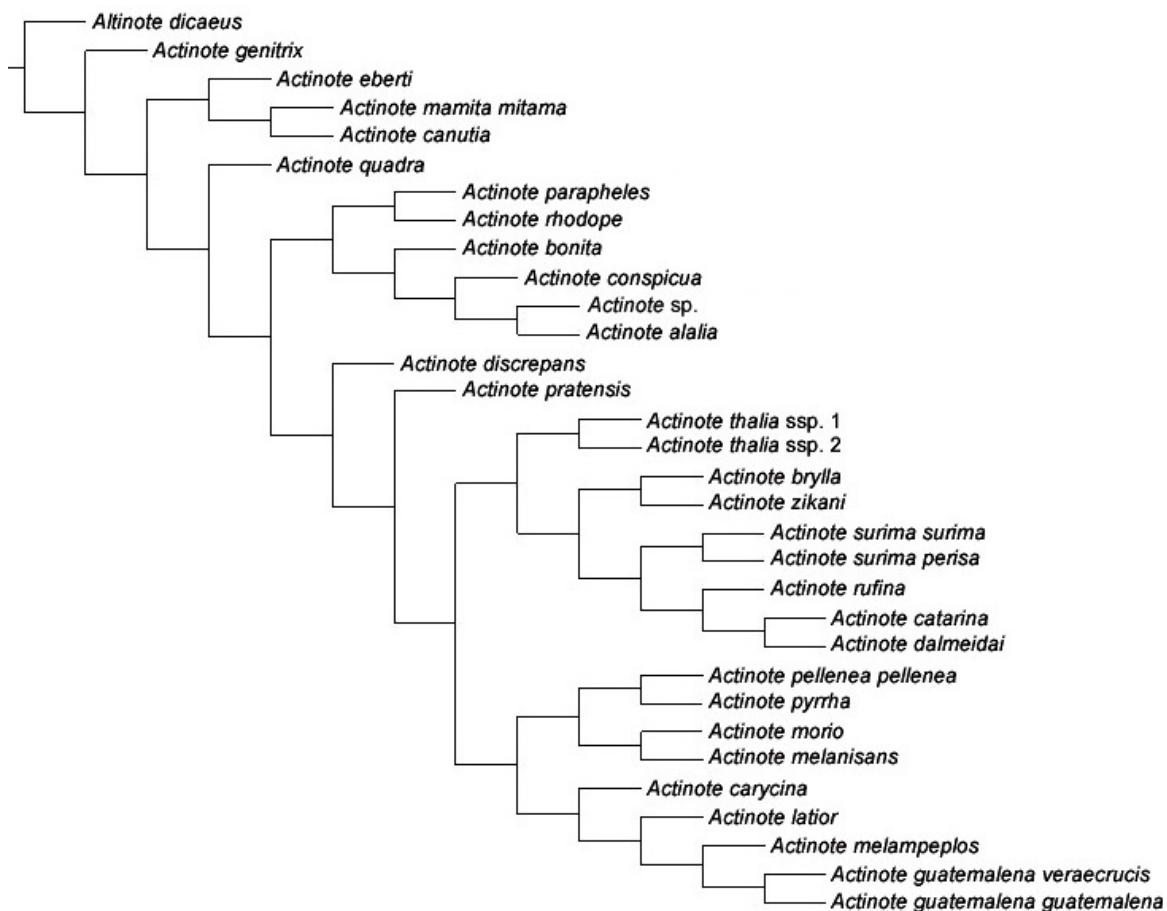
1.3 – Segunda das duas árvores mais parcimoniosas para 34 táxons (L = 298; CI = 27; RI = 53).



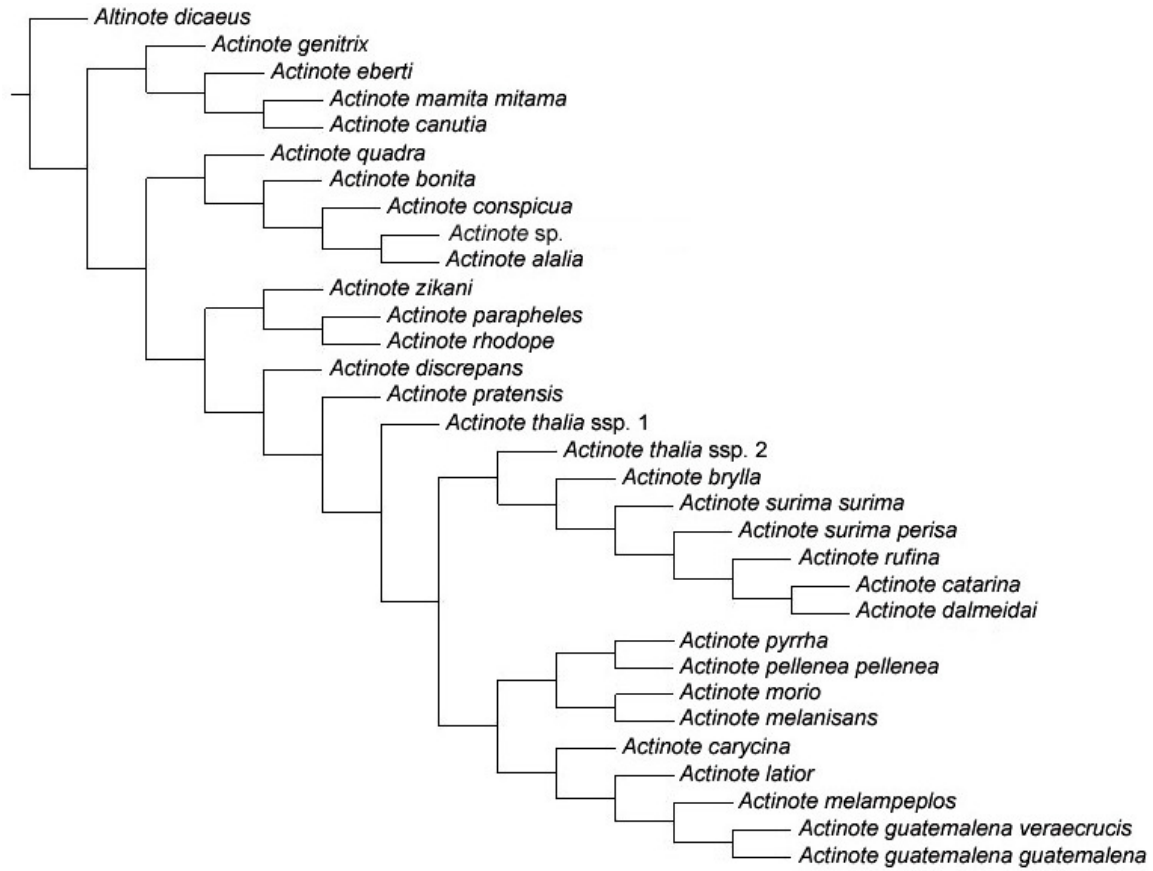
1.4 – Árvore mostrando a evolução dos caracteres para 34 táxons.



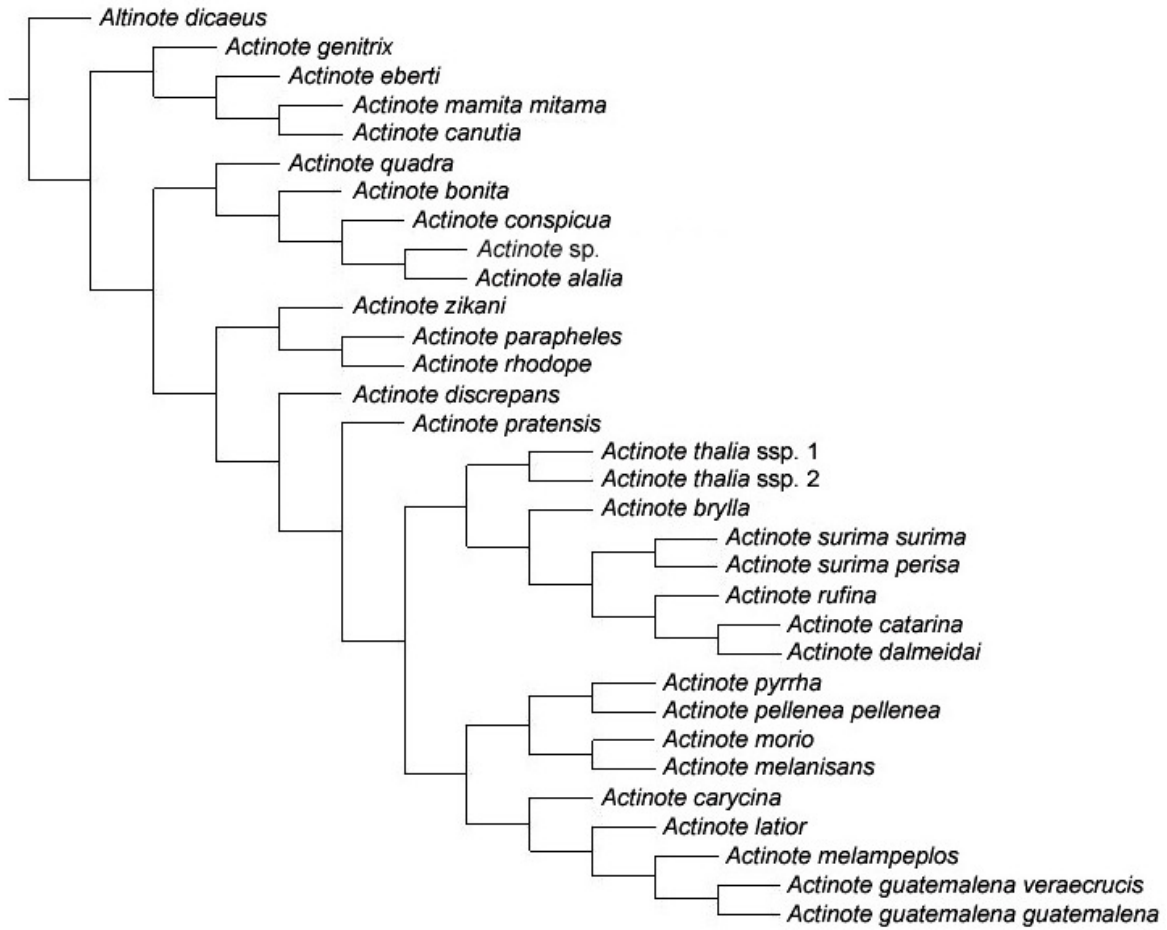
2.1 – Árvore consenso estrito das 20 árvores igualmente parcimoniosas para matriz com caracteres com pesos iguais para 31 táxons ($L = 388$; $CI = 21$; $RI = 30$). Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap e números abaixo dos ramos indicam valores de suporte de Bremer para os nós à direita dos números.



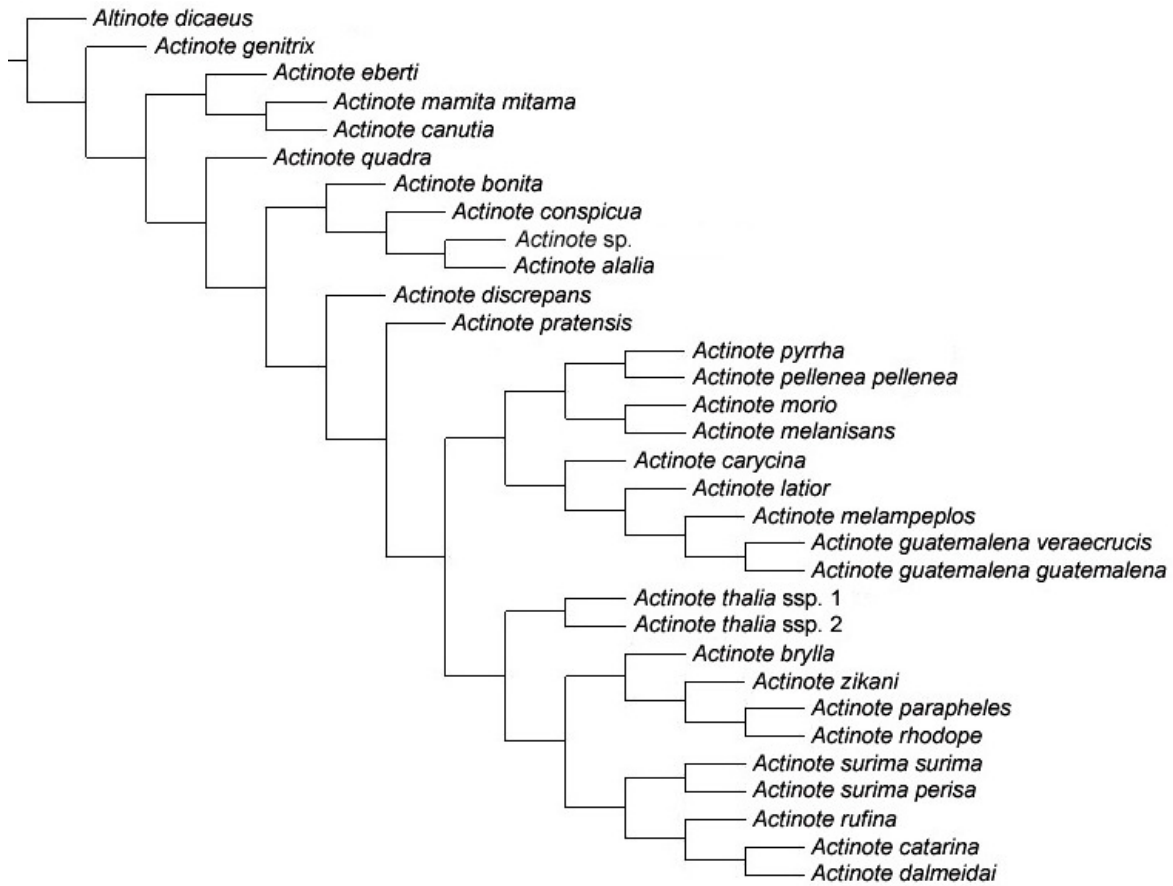
2.2 – Uma das árvores mais parcimoniosas para 31 táxons (L = 289; CI = 28; RI = 53).



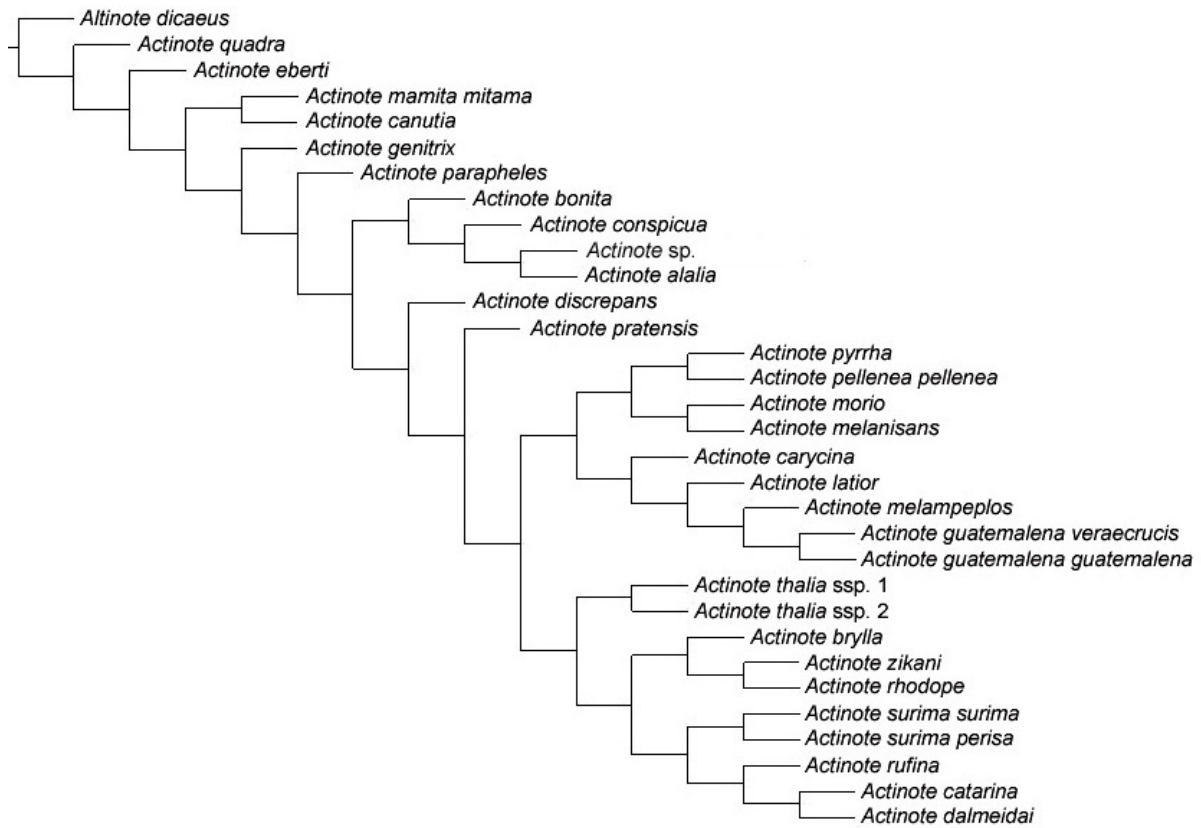
2.3 – Uma das árvores mais parcimoniosas para 31 táxons (L = 289; CI = 28; RI = 53).



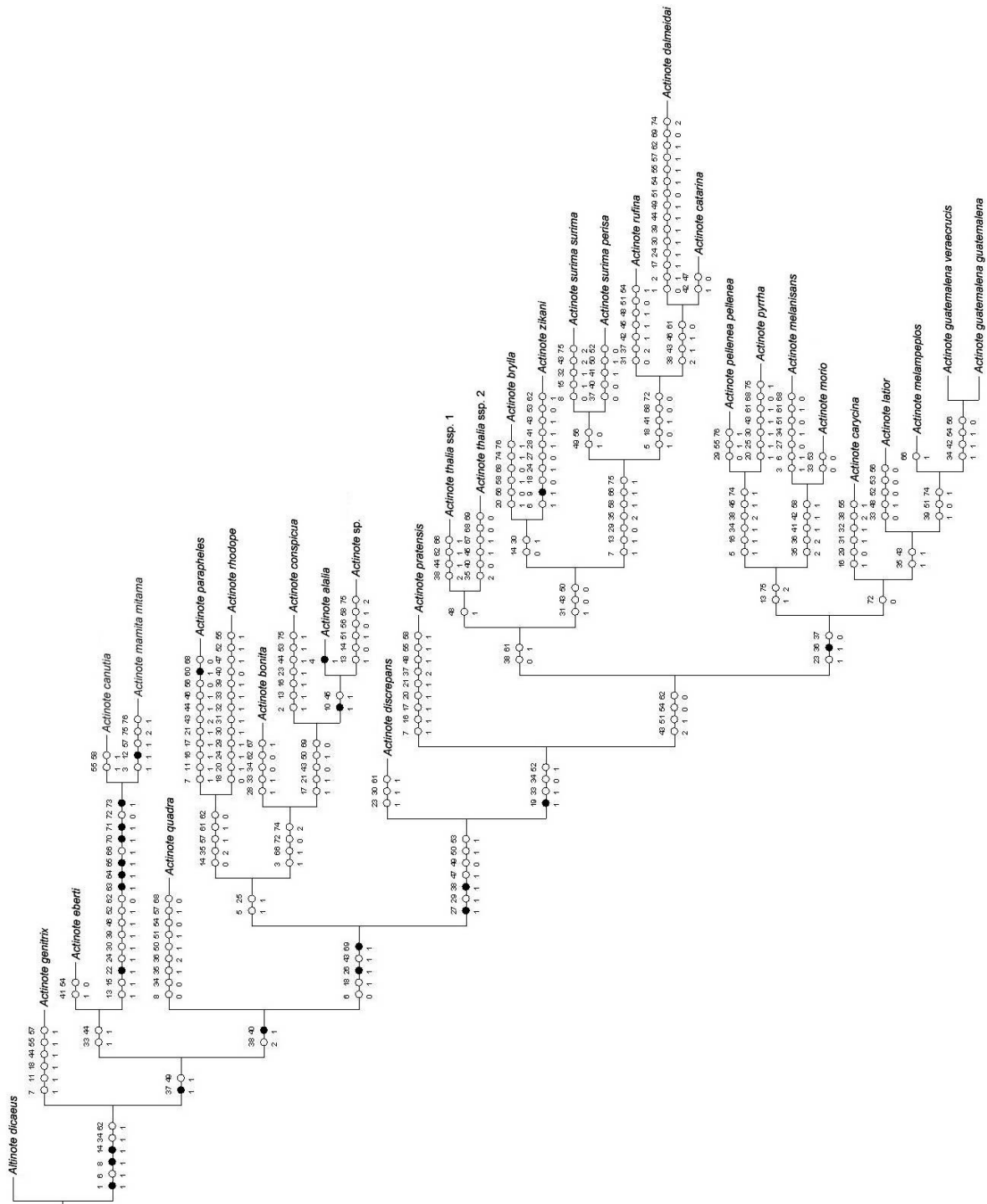
2.4 – Uma das árvores mais parcimoniosas para 31 táxons (L = 289; CI = 28; RI = 53).



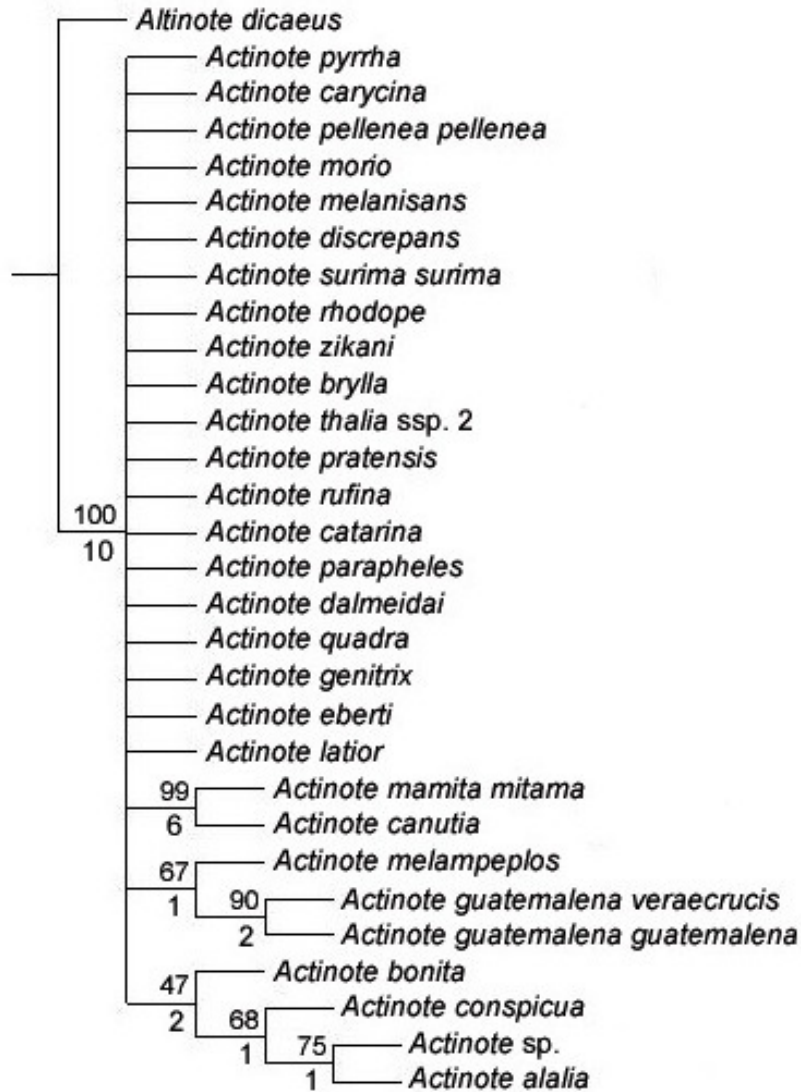
2.5 – Uma das árvores mais parcimoniosas para 31 táxons (L = 289; CI = 28; RI = 53).



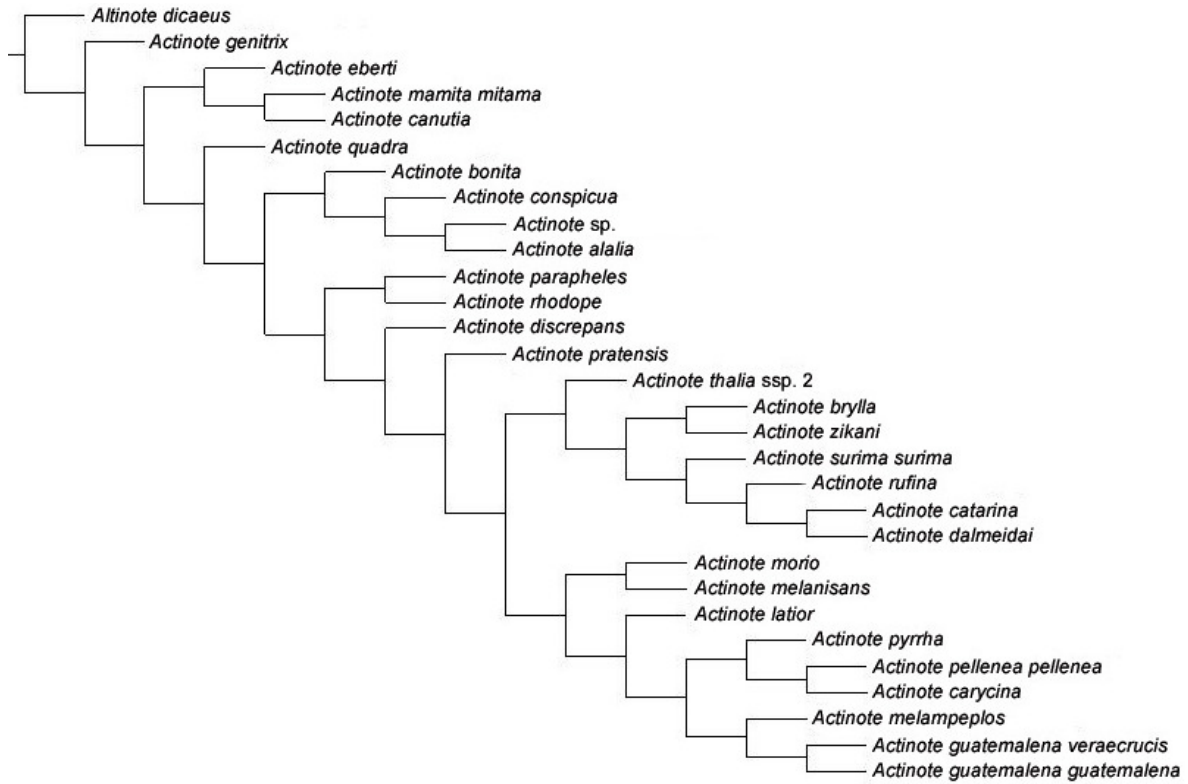
2.6 – Uma das árvores mais parcimoniosas para 31 táxons (L = 289; CI = 28; RI = 53).



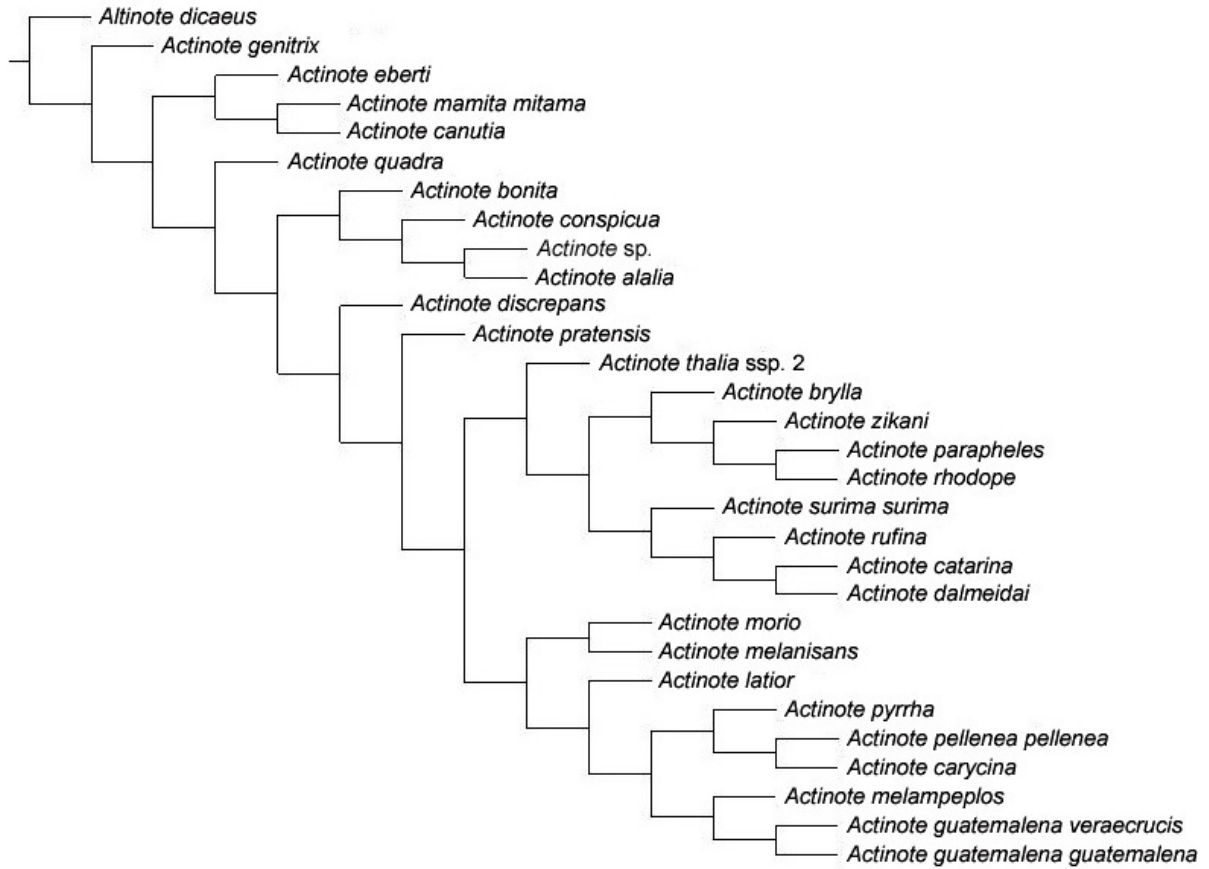
2.7 – Árvore mostrando a evolução dos caracteres para 31 táxons.



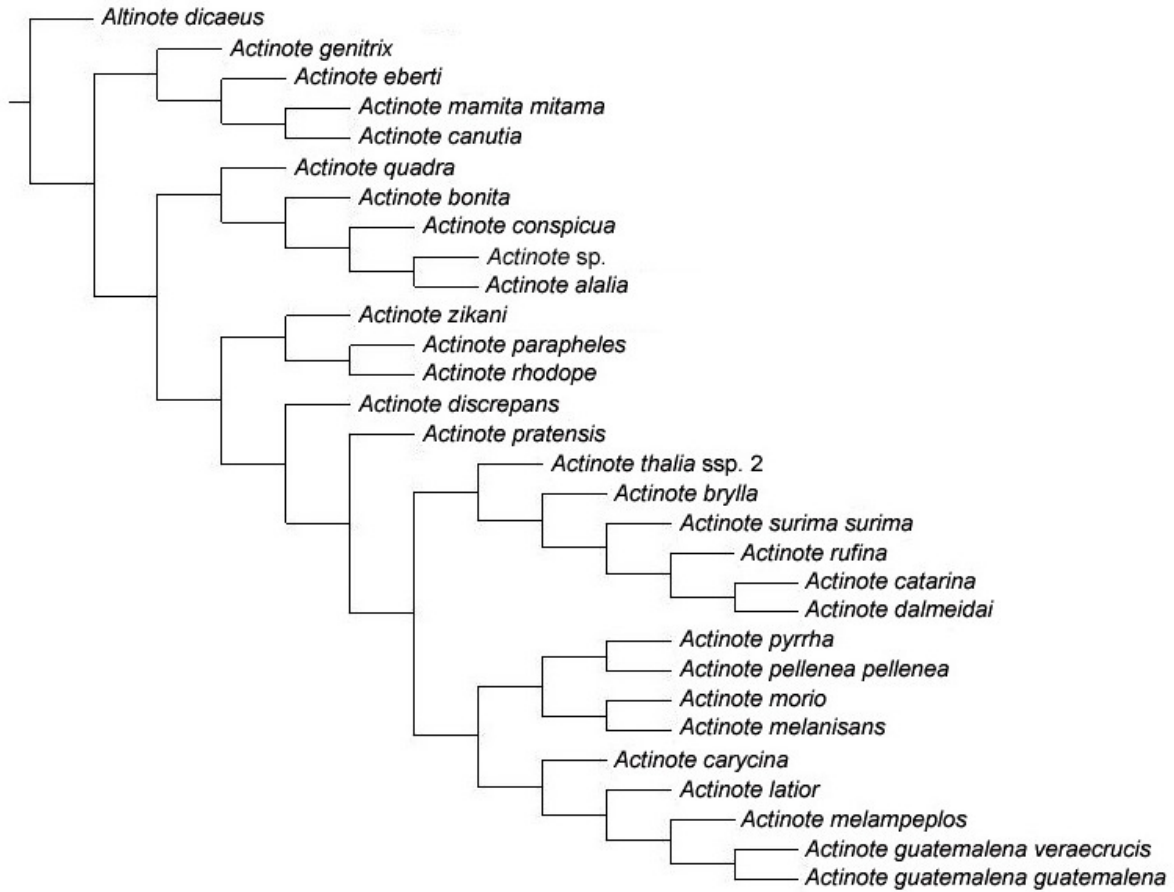
3.1 – Árvore consenso estrito das 136 árvores igualmente parcimoniosas para matriz com caracteres com pesos iguais para 29 táxons (L = 415; CI = 19; RI = 20). Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap e números abaixo dos ramos indicam valores de suporte de Bremer para os nós à direita dos números.



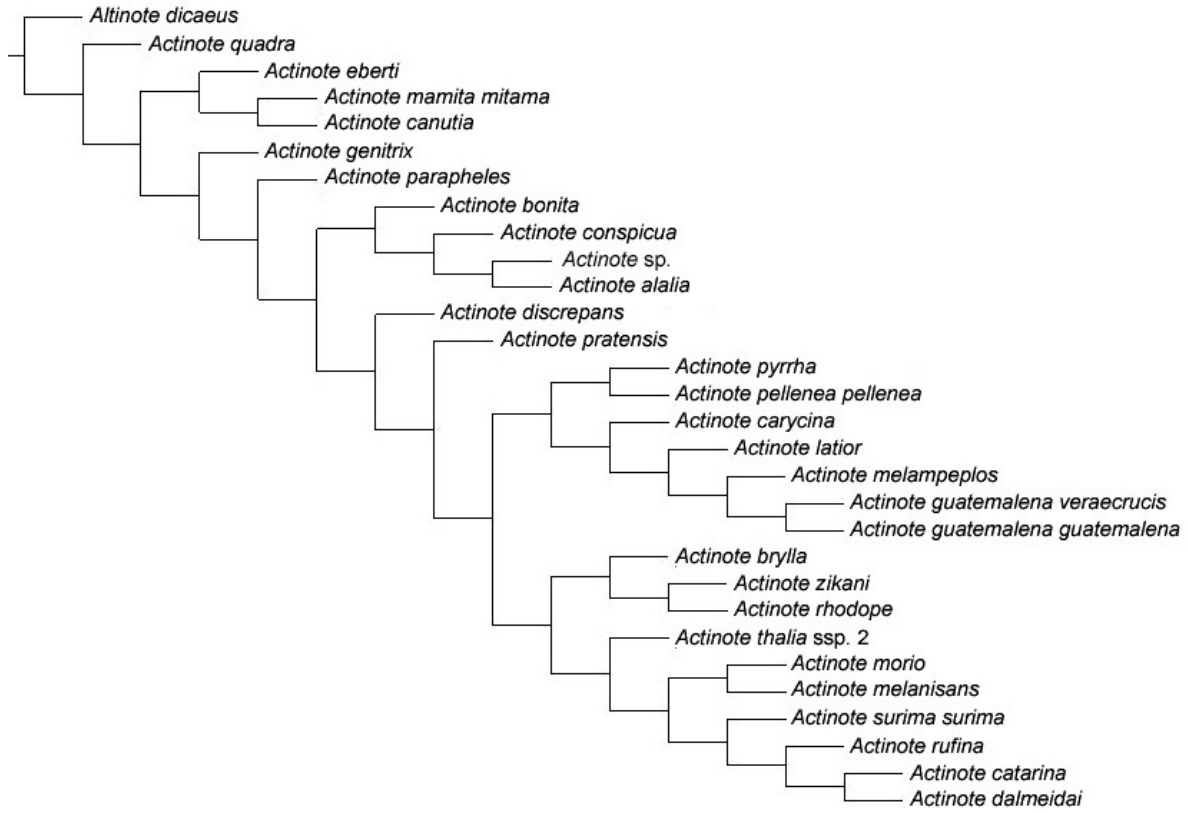
3.2 – Uma das árvores mais parcimoniosas para 29 táxons (L = 280; CI = 29; RI = 52).



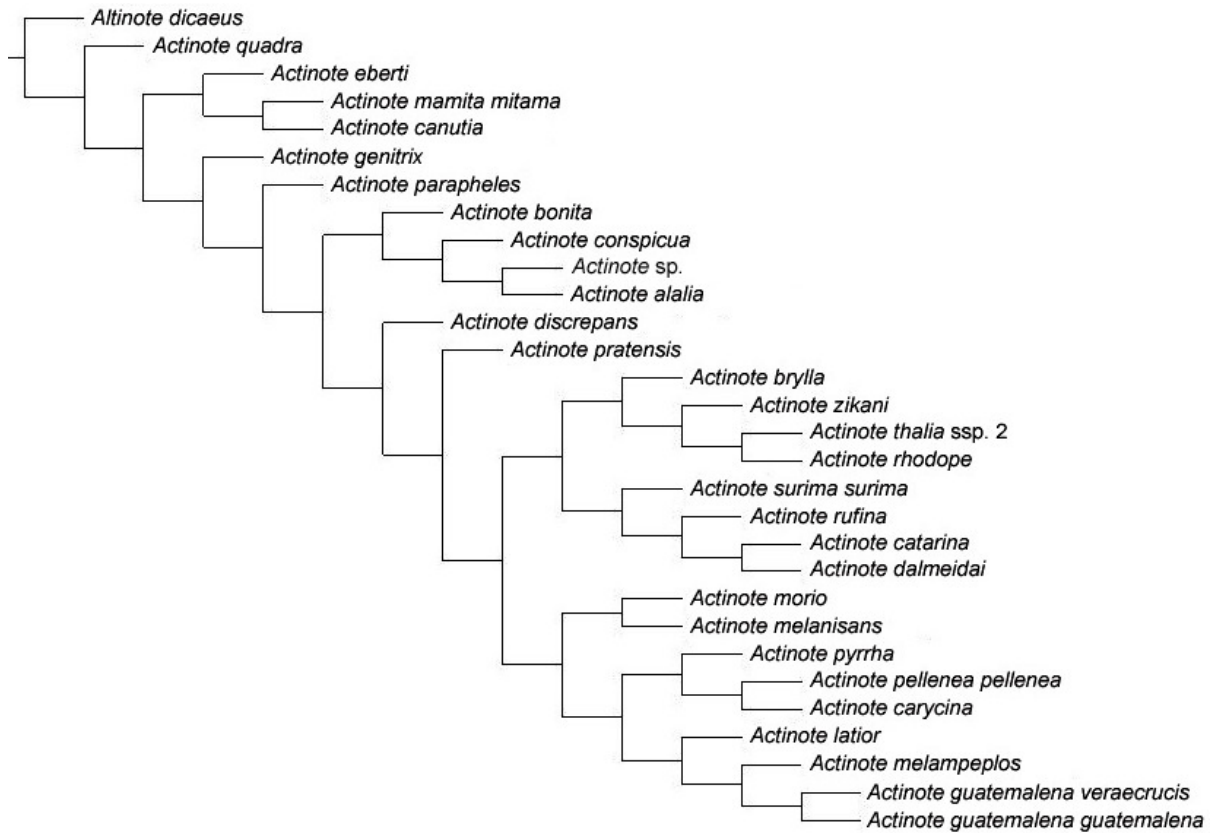
3.3 – Uma das árvores mais parcimoniosas para 29 táxons (L = 280; CI = 29; RI = 52).



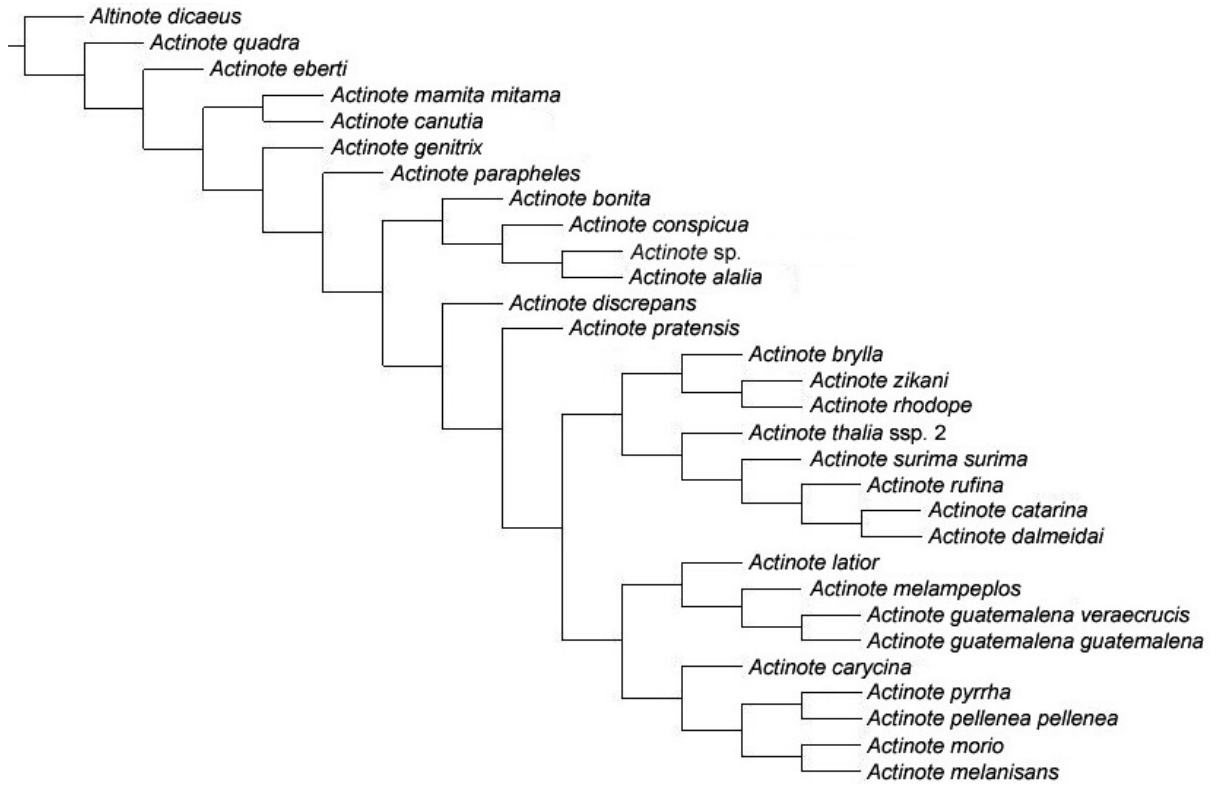
3.4 – Uma das árvores mais parcimoniosas para 29 táxons (L = 280; CI = 29; RI = 52).



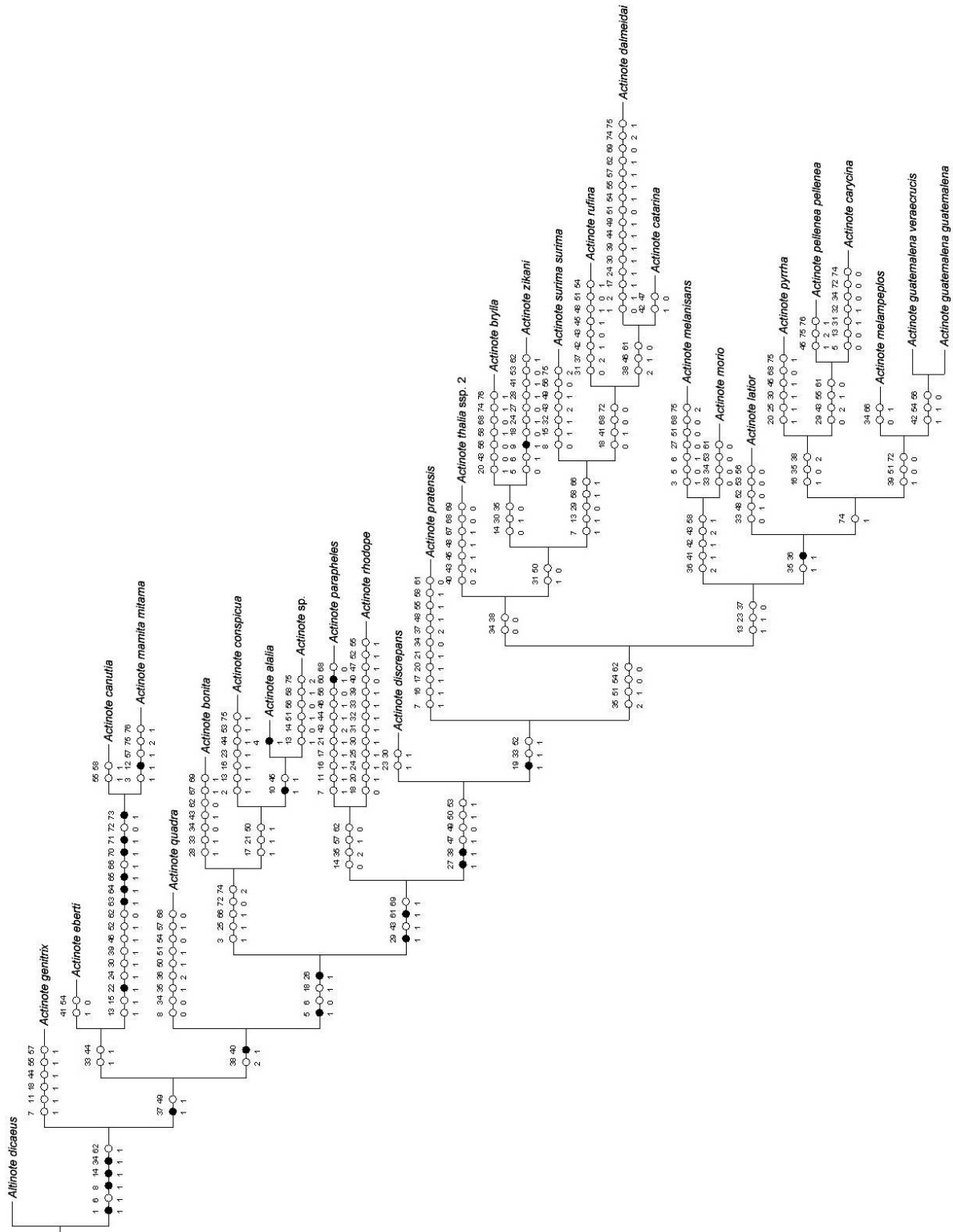
3.5 – Uma das árvores mais parcimoniosas para 29 táxons (L = 280; CI = 29; RI = 52).



3.6 – Uma das árvores mais parcimoniosas para 29 táxons (L = 280; CI = 29; RI = 52).



3.7 – Uma das árvores mais parcimoniosas para 29 táxons (L = 280; CI = 29; RI = 52).



3.8 – Árvore mostrando a evolução dos caracteres para 29 táxons.

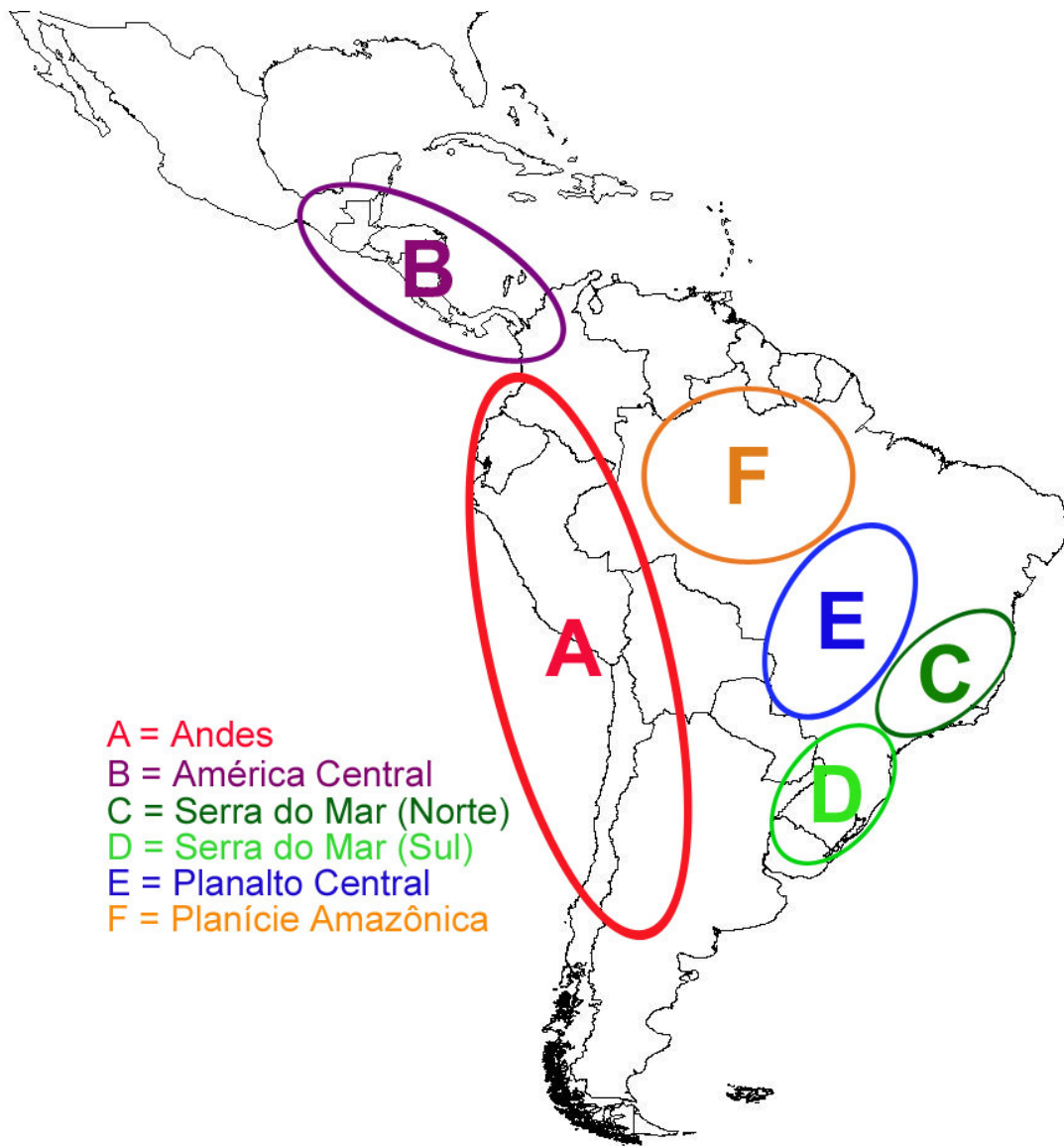


Figura 2. Mapa com as seis áreas de endemismo estabelecidas para *Actinote*.

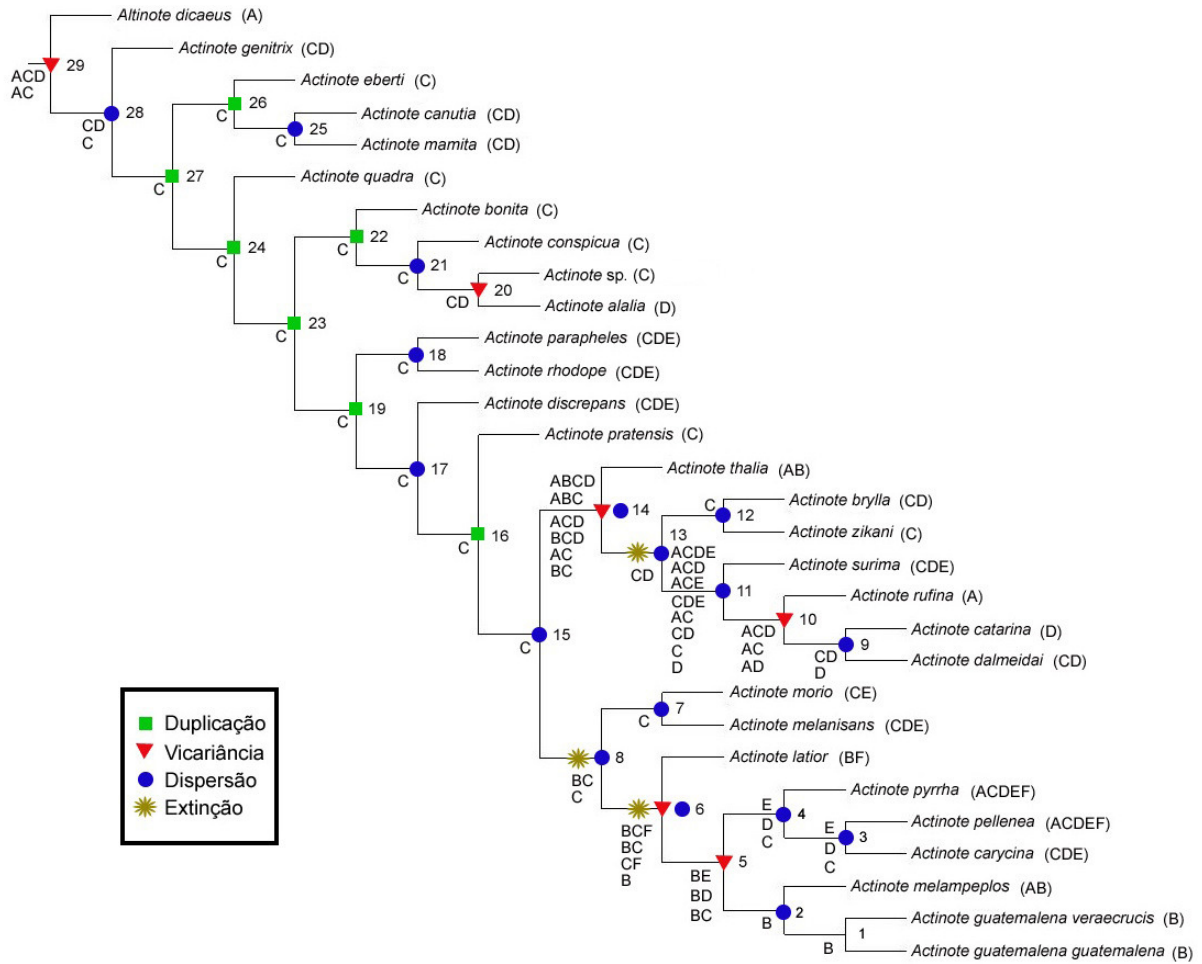
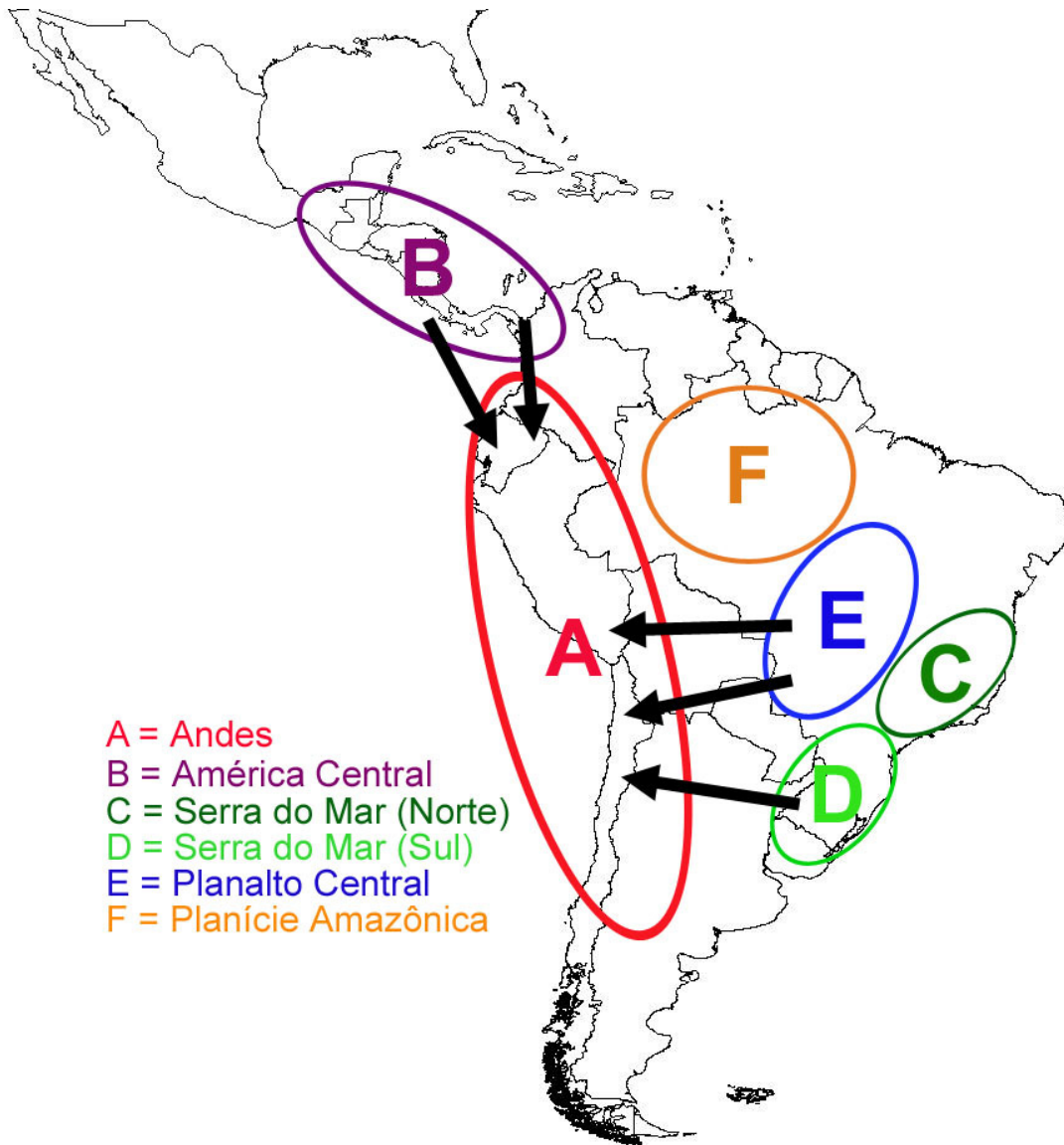
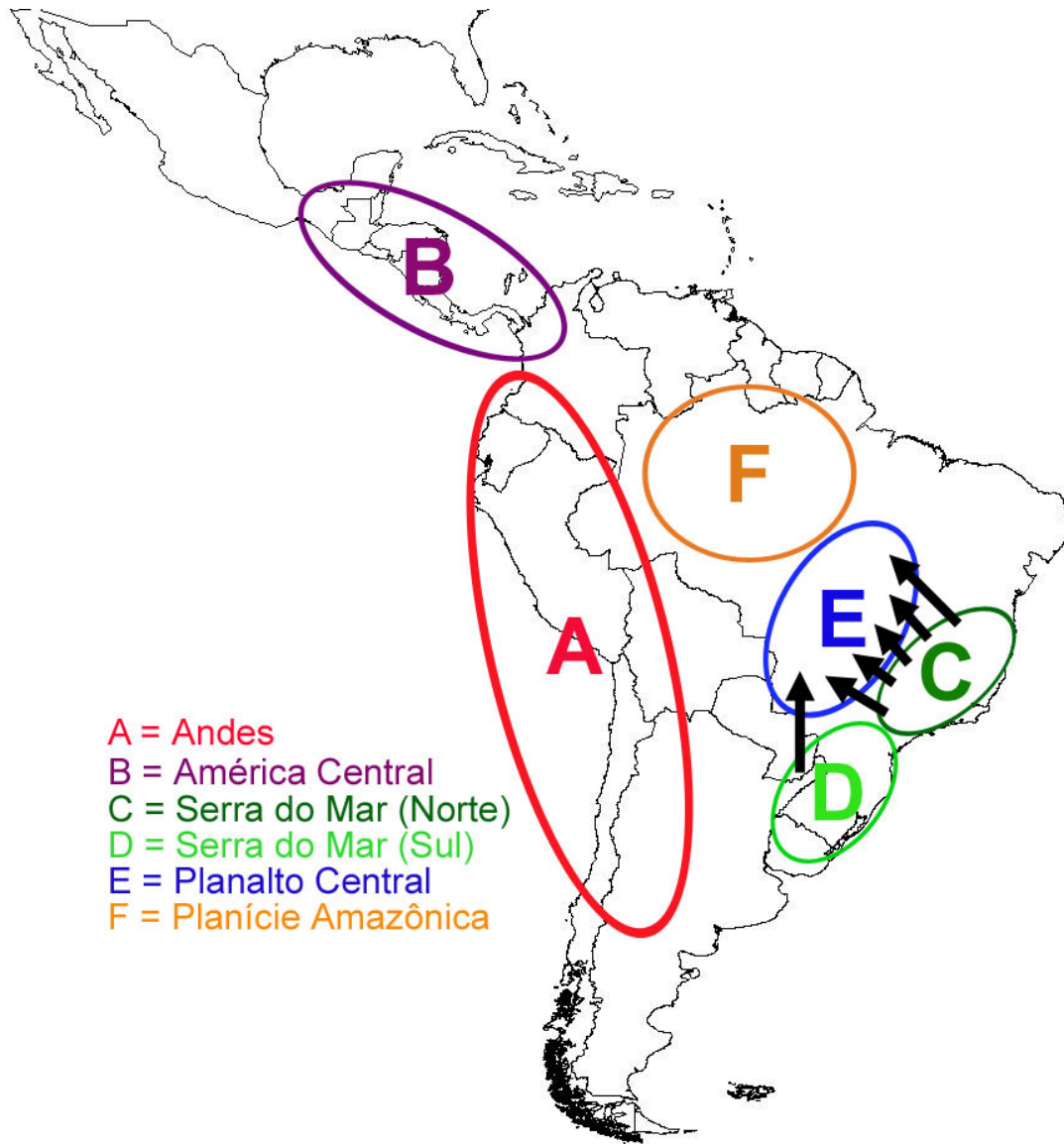


Figura 3. Esquema com as prováveis áreas de distribuição ancestral e prováveis eventos biogeográficos que levaram ao atual padrão de distribuição das espécies de *Actinote* (Números indicam os nós e as letras representam as áreas de distribuição ancestral (nós) e atual (ramos terminais entre parênteses)).

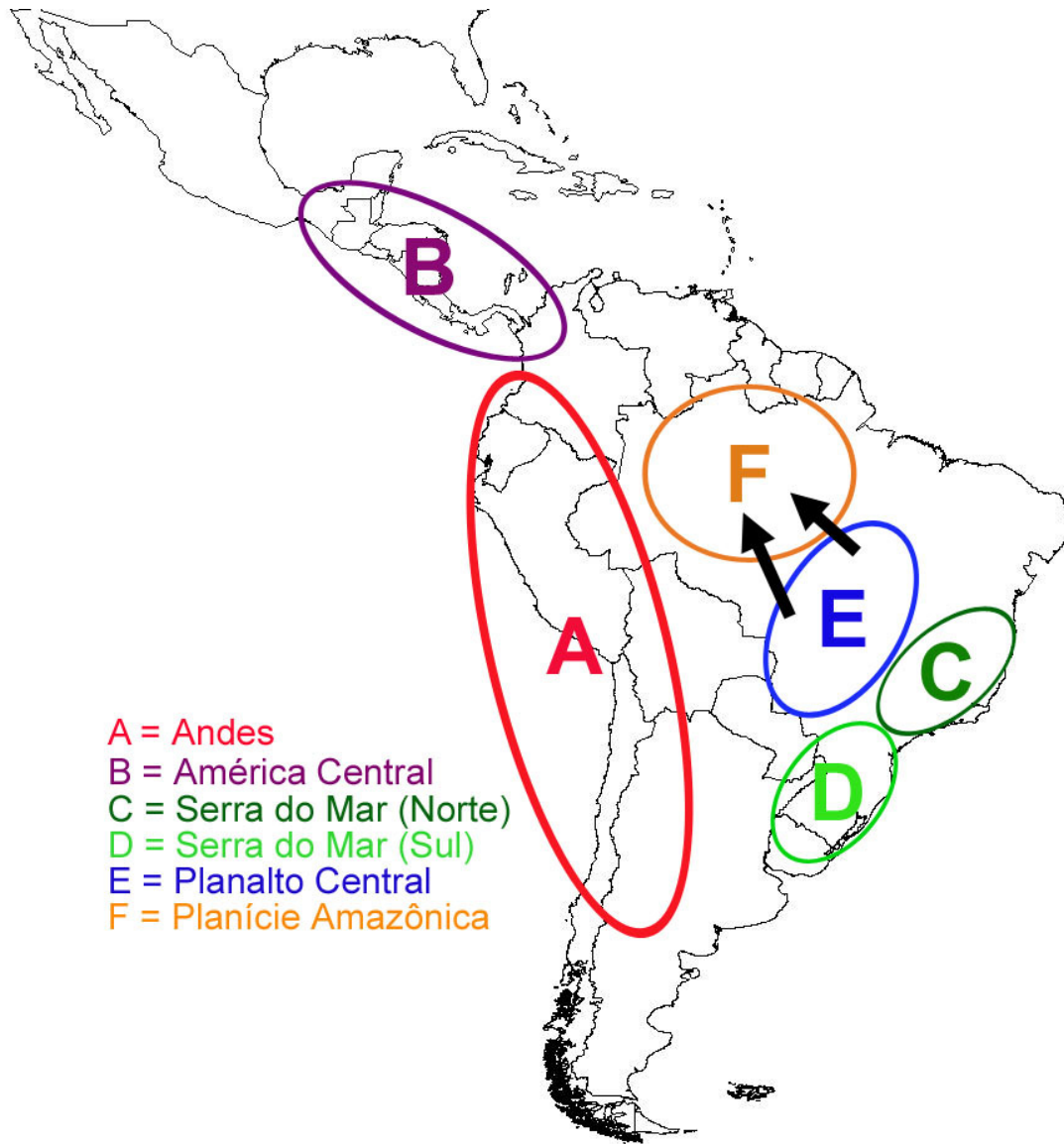
Figura 4. Esquemas mostrando alguns dos principais eventos de dispersão para as linhagens de *Actinote*



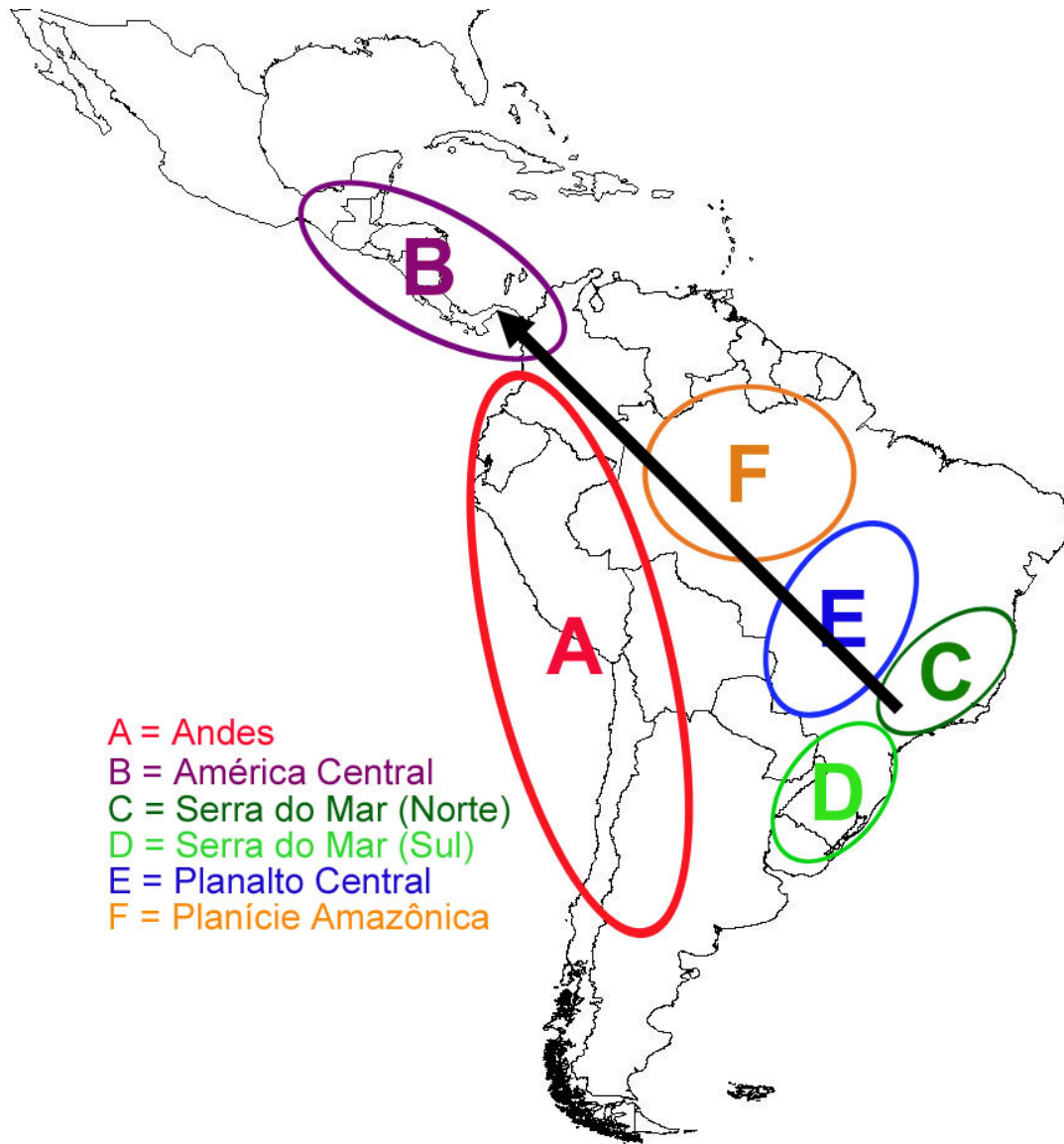
4.1 – Esquema com os cinco prováveis eventos de dispersão para a região andina pelas linhagens de *Actinote*.



4.2 – Esquema com os seis prováveis eventos de dispersão para a região do planalto central do Brasil pelas linhagens de *Actinote*.



4.3 – Esquema com os dois prováveis eventos de dispersão para a região da planície amazônica pelas linhagens de *Actinote*.



4.4 – Esquema com o provável evento de dispersão para a região da América Central por uma das linhagens de *Actinote*.

5. Lista de caracteres morfológicos para as espécies de *Actinote* Hübner, 1819

5-1. Ovos (Pranchas 7-1: caracteres 2, 3 e 4)

1 – Disposição dos ovos na oviposição: (0) Juntos (1) Separados - Os ovos podem ser colocados havendo um espaço entre eles ou então colados uns aos outros, sem nenhum espaçamento. No grupo externo os ovos são colocados muito próximos (juntos), definindo o estado plesiomórfico.

2 – Depressão no ápice do ovo: (0) Ausente (1) Presente (adaptado de Francini 1992) – Em alguns ovos existe uma depressão na região micropilar, ausente no grupo externo, sendo a presença considerado o estado apomórfico.

3 – Posição da região micropilar no ápice do ovo: (0) Cêntrica (1) Excêntrica (adaptado de Francini 1992) - A região da micrópila, no ápice do ovo, pode estar localizada no centro do mesmo ou então deslocada em relação ao centro. No grupo externo está presente o estado “cêntrica”, sendo este considerado o estado plesiomórfico.

4 – Quantidade de células na roseta: (0) mais de 15 (1) até 15 - O estado “mais de 15” é plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

5 – Células do ânulo na região micropilar bem delimitadas: (0) sim (1) não - O contorno das células do ânulo pode ser bem marcado no córion ou então pode ser só levemente marcado, tornando difícil a definição de cada célula. O estado “sim” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

6 – Células laterais do córion bem delimitadas: (0) não (1) sim - O contorno das células laterais do córion, definido pelas carenas horizontais e verticais, pode ser bem marcado ou então pode ser só levemente marcado, tornando difícil a definição de cada célula. O grupo externo apresenta o estado “não”, sendo este considerado plesiomórfico.

5-2. Primeiro instar (Pranchas 7-2: caracteres 7, 10 e 11)

7 – Microtríquias cobrindo todo o corpo: (0) não (1) sim - As microtríquias, pequenas projeções no exoesqueleto da larva, podem se apresentar em grande quantidade por todo o corpo ou então em quantidades muito pequenas, principalmente na região ventral. O estado “não” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

8 – Tonalidade da placa protorácica: (0) escura (1) clara (adaptado de Francini 1992)
- A placa protorácica, porção mais esclerotizada do pronoto, pode apresentar duas

tonalidades, uma clara e outra escura, mais melânica. O estado “escura” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

9 – Cerda D2 na placa protorácica: (0) presente (1) ausente - A placa protorácica pode apresentar oito cerdas ou seis cerdas, com a cerda D2 ausente nesse caso. O grupo externo apresenta o estado “presente” sendo, portanto considerado como plesiomórfico.

10 – Número de cerdas do grupo SV no primeiro segmento torácico: (0) três (1) duas - O grupo de cerdas subventrais no primeiro segmento torácico pode ser composto por três cerdas ou então duas, embora um mesmo indivíduo possa, em alguns casos, apresentar uma variação de três cerdas em um dos lados e duas no outro lado do corpo. Nos casos em que isso aconteceu, foi considerado normal nesses indivíduos a presença de três cerdas. O grupo externo apresenta o estado “três”, sendo considerado então como plesiomórfico.

11 – Cerdas ventrais nos 7º, 8º e 9º segmentos abdominais: (0) ausentes (1) presentes - As cerdas ventrais nos segmentos abdominais 7, 8 e 9 podem estar ausentes ou presentes. O estado “ausentes” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

12 – Número de cerdas do grupo lateral no 9º segmento abdominal: (0) uma (1) duas - O grupo de cerdas lateral no 9º segmento abdominal pode ser composto por uma cerda ou então duas. O estado “uma” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

13 – Tamanho da cerda cefálica P2 em relação a P1: (0) pequeno (1) grande - Razão entre o comprimento da cerda cefálica P2 em relação ao comprimento da cerda cefálica P1. Quando os valores foram acima de um, a cerda P2 foi considerada grande e quando os valores foram abaixo de um, a cerda P2 foi considerada pequena. O estado “pequeno” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

14 – Tamanho da cerda cefálica AF2 em relação a AF1: (0) grande (1) pequeno - Razão entre o comprimento da cerda cefálica AF2 em relação ao comprimento da cerda cefálica AF1. Quando os valores foram acima de 0,8, a cerda AF2 foi considerada grande e quando os valores foram iguais ou abaixo de 0,8, a cerda AF2 foi considerada pequena. O estado “grande” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

5-3. Último instar

15 – Concavidade inferior do labro: (0) acentuada (1) pouco acentuada (adaptado de Francini 1992) - A parte inferior do labro na larva de último instar pode apresentar uma leve depressão ou então uma reentrância mais acentuada em direção ao ápice da cápsula cefálica. O estado “acentuada” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo..

16 – Manchas pontuais na cápsula cefálica: (0) ausentes (1) presentes - A cápsula cefálica pode apresentar pequenos pontos de tonalidade mais escura sobre a coloração de fundo. O estado “ausentes” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

17 – Tonalidade da cápsula cefálica: (0) escura (1) clara - A cápsula cefálica pode apresentar a coloração de fundo de uma tonalidade escura ou clara. O estado “escura” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

18 – Escolos dorsais despigmentados: (0) ausentes (1) presentes - A larva de último instar pode apresentar escolos despigmentados na região dorsal do corpo. Essa despigmentação normalmente ocorre da metade para o ápice do escolo. O estado “ausentes” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo..

19 – Escolos despigmentados presentes: (0) tórax/abdômen (1) tórax apenas - Caráter não polarizado.

20 – Tamanho dos escolos dorsais do primeiro segmento torácico em relação ao tamanho da cápsula cefálica: (0) pequeno (1) grande (adaptado de Francini 1992) - Razão entre o comprimento do escolo dorsal do par protorácico e comprimento da cápsula cefálica, que medido como a distância entre os estemas. Quando os valores foram acima de 1,65, o escolo foi considerado grande e quando os valores foram iguais ou abaixo de 1,65, o escolo foi considerado pequeno. O grupo externo apresenta o estado “pequeno”, sendo considerado então como plesiomórfico.

21 – Tonalidade da placa protorácica: (0) escura (1) clara - A placa protorácica, porção mais esclerotizada do pronoto, pode apresentar duas tonalidades, uma clara e outra escura, mais melânica. O estado “escura” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

5-4. Pupa (Pranchas 7-3: caracteres 26, 28 e 31)

22 – Quantidade de pares de espinhos dorsais: (0) cinco (1) seis - As pupas podem apresentar cinco ou seis pares de espinhos dorsais. O estado “cinco” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

23 – Tamanho do par de espinhos dorsais do 1º segmento abdominal em relação aos outros pares: (0) pequenos (1) grandes - Caráter não polarizado.

24 – Formato geral da pupa: (0) reto (1) curvado (adaptado de Francini 1992) - O corpo da pupa pode apresentar os segmentos abdominais retos ou então com um grau de curvatura, que dá à pupa uma aparência geral curvada. Caráter não polarizado.

25 – Formato da base do labro: (0) côncavo (1) convexo (adaptado de Francini 1992) - Caráter não polarizado.

26 – Formato dos lábios: (0) largo (1) estreito (adaptado de Francini 1992) - Caráter não polarizado.

27 – Formato da espirotromba na junção com as partes remanescentes das mandíbulas: (0) reto (1) redondo (adaptado de Francini 1992) - Caráter não polarizado.

28 – Base interna dos ramos da espirotromba: (0) separados (1) unidos (adaptado de Francini 1992) - Caráter não polarizado.

29 – Tamanho dos espinhos dorsais do 2º ao 6º segmentos abdominais: (0) pequenos (1) grandes - Razão entre o comprimento dos espinhos dorsais do 2º ao 6º segmentos dorsais da pupa e o comprimento da pupa. Quando os valores foram acima de 0,10, os espinhos foram considerados grandes e quando os valores foram iguais ou abaixo de 0,10, os espinhos foram considerados pequenos. Caráter não polarizado.

30 – Tamanho dos tubérculos de fixação da pupa: (0) pequenos (1) grandes (adaptado de Francini 1992) - Caráter não polarizado.

31 – Tubérculos dorsais do mesotórax: (0) inconspícuos (1) conspícuos - Caráter não polarizado.

32 – Tubérculos dorsais do metatórax: (0) inconspícuos (1) conspícuos - Caráter não polarizado.

5-5. Genitália masculina (Pranchas 7-4-1: caracteres 34-40 e 44-53)

33 – Comprimento da valva em relação à largura: (0) valva longa (1) valva curta -

Quando os valores foram acima de 4,99, a valva foi considerada longa e quando os valores foram iguais ou abaixo de 4,99, a valva foi considerada curta. O estado “longo” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

34 – Curvatura no ápice da valva em vista dorsal: (0) ausente (1) presente -

O ápice da valva, quando em vista dorsal, pode apresentar uma projeção em direção à linha mediana do corpo, dando um aspecto curvado para o ápice. O estado “ausente” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

35 – Formato da valva em vista lateral: (0) curvado (1) reto (2) reto com a ponta

curvada - Quando em vista lateral, a valva pode apresentar três formas diferentes, a base e a ponta totalmente retas, totalmente curvada ou então com a base reta e a ponta curvada. O estado “curvado” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

36 – Formato da valva em vista ventral: (0) reto (1) reto com a ponta curvada (2)

curvado - Quando em vista ventral, a valva pode apresentar três formas diferentes, a base e a ponta totalmente retas, totalmente curvada ou então com a base reta e a ponta curvada. O grupo externo apresenta o estado “reto”, sendo portanto considerado como plesiomórfico.

37 – Formato do ápice da valva em vista ventral: (0) afilado (1) arredondado (2)

quadrado - Quando em vista ventral, a valva pode apresentar o ápice com duas formas diferentes, uma com o ápice fino na ponta e outra com o ápice sendo mais redondo próximo à ponta . O estado “afilado” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

38 – Formato do ápice da valva em vista lateral externa: (0) afilado (1) quadrado (2)

arredondado - Quando em vista lateral, a valva pode apresentar o ápice com três formas diferentes, uma com o ápice fino na ponta, outra com o ápice sendo mais redondo próximo à ponta e também com o ápice apresentando um formato mais quadrado na ponta. O estado “afilado” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

39 – Formato do edeago em vista lateral: (0) reto (1) curvado -

O estado “reto” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

40 – Formato da região anterior da falobase em vista dorsal: (0) redondo (1) reto -

O estado “redondo” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

41 – Tamanho do edeago em relação à valva: (0) grande (1) muito grande - Razão entre o comprimento do edeago e o comprimento da valva. Quando os valores foram acima de 1,7 o edeago foi considerado muito grande em relação à valva e quando os valores foram iguais ou abaixo de 1,7 o edeago foi considerado grande. Em ambos os casos o comprimento do edeago sempre foi maior do que o comprimento da valva, porém com dois tamanhos distintos. O grupo externo apresenta o estado “grande”, sendo considerado como plesiomórfico.

42 – Tamanho do edeago em relação ao saco: (0) grande (1) muito grande - Razão entre o comprimento do edeago e o comprimento do saco. Quando os valores foram acima de 1,7 o edeago foi considerado muito grande em relação ao saco e quando os valores foram iguais ou abaixo de 1,7 o edeago foi considerado grande. Em ambos os casos o comprimento do edeago sempre foi maior do que o comprimento do saco, porém com dois tamanhos distintos. O grupo externo apresenta o estado “grande”, sendo considerado como plesiomórfico.

43 – Tamanho dos braços do saco em relação ao comprimento total do mesmo: (0) pequeno (1) grande (2) médio - Razão entre o comprimento dos braços do saco e o comprimento total do saco. Quando os valores foram acima de 0,50 os braços foram considerados grandes em relação ao saco; quando os valores ficaram entre 0,45 e 0,50 os braços foram considerados de tamanho médio e, quando os valores foram iguais ou abaixo de 0,44, os braços foram considerados pequenos em relação ao comprimento total do saco. O estado “pequeno” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

44 – Formato do corpo do saco: (0) largo (1) estreito - O saco pode ter, não se considerando os braços, um formato estreito ou largo. O estado “largo” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

45 – Forma geral do saco: (0) triangular (1) não triangular - O saco pode ter, em sua forma geral incluindo os braços, a forma triangular ou então uma forma não triangular. O estado “triangular” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

46 – Constrição no ápice do saco: (0) ausente (1) presente - O estado “ausente” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

47 – Formato do tegume: (0) largo (1) estreito - O tegume pode ter um formato estreito, com uma aparência estrelada, ou largo, com a aparência de um triângulo. O estado “largo” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

48 – Curvatura no ápice do unco em vista lateral: (0) presente (1) ausente - O estado “presente” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

49 – Constrição acentuada entre o unco e o tegume em vista lateral: (0) ausente (1) presente - O estado “ausente” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

50 – Formato da juxta: (0) alongado (1) redondo - Considerando-se a razão entre o comprimento e a largura da juxta, dois formatos foram encontrados. Com valores iguais ou menores do que 1,40 a juxta foi considerada redonda e com valores maiores do que 1,40 a juxta foi considerada alongada. O grupo externo apresenta o estado “alongado”, sendo então considerado como plesiomórfico.

51 – Ápice da juxta: (0) afilado (1) arredondado - A porção posterior da juxta, ou ápice, pode ser afilada ou arredondada. O estado “afilado” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

52 – Região anterior da juxta: (0) reta (1) côncava - A porção anterior da juxta pode ser côncava ou reta. O estado “reta” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

53 – Pigmentação na região anterior da juxta: (0) presente (1) ausente - A porção anterior da juxta pode apresentar ou não uma pigmentação. O estado “presente” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

5-6. Genitália feminina (Prancha 7-4-2: caráter 54)

54 – Posição do orifício do esterigma: (0) central (1) deslocado - O orifício copulatório do esterigma pode se localizar centralmente no esclerito ou então deslocado do centro. O estado “central” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

55 – Largura do duto copulatório da bursa: (0) estreito (1) largo - Razão entre o diâmetro do duto copulatório e a largura do esterigma. Valores menores ou iguais a 0,30 definem um duto copulatório estreito, enquanto valores acima de 0,30 definem um duto

copulatório largo. O estado “estrito” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

56 – Tamanho do duto copulatório da bursa: (0) curto (1) longo - O esterigma está conectado ao corpo da bursa por um duto curto, deixando o corpo da bursa próximo ao esterigma, ou por um duto longo, com o corpo da bursa localizado mais distante do esterigma. O grupo externo apresenta o estado “curto”, sendo considerado como plesiomórfico.

57 – Concavidade na região posterior do esterigma: (0) ausente (1) presente - O estado “presente” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

58 – Quando presente, a concavidade é: (0) grande (1) pequena - O estado “grande” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

5-7. Asas anterior e posterior do macho (Pranchas 7-4-3: caracteres 59-62)

59 – Origem das veias R2-5 e M1 na célula discal da asa anterior: (0) separada (1) conjunta - Os ramos que dão origem às veias R2-5 e M1 podem estar unidos na célula discal, com a veia discal superior (dcs) não visível ou então podem estar separadas, com a veia dcs bem visível. O estado “separada” está presente no grupo externo, sendo portanto considerado como plesiomórfico.

60 – Origem das veias Rs e M1 na célula discal da asa posterior: (0) separada (1) conjunta - Os ramos que dão origem às veias Rs e M1 podem estar unidos na célula discal, com a veia discal superior (dcs) não visível ou então podem estar separadas, com a veia dcs bem visível. O estado “separada” está presente no grupo externo, sendo, portanto considerado como plesiomórfico.

61 – Veia umeral na asa posterior: (0) toca a margem (1) não toca a margem - A veia umeral pode ou não se estender do ramo basal até a margem interna da asa. O estado “toca a margem” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

62 – Fileira de cerdas no interior da célula discal posterior: (0) presente (1) ausente - A célula discal pode apresentar ou não uma fileira de cerdas no seu interior que se estende da base até a veia discal média (dcm). O estado “presente” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

63 – Formato das cerdas marginais asa anterior: (0) bifurcado (1) simples (adaptado de Francini 1992) - As cerdas localizadas nas margens da asa podem apresentar ou não uma bifurcação próxima ao ápice. O estado “bifurcado” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

64 – Formato das cerdas marginais asa posterior: (0) bifurcado (1) simples (adaptado de Francini 1992) - As cerdas localizadas nas margens da asa podem apresentar ou não uma bifurcação próxima ao ápice. O estado “bifurcado” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

65 – Cerdas cobrindo toda a membrana alar ventral: (0) não (1) sim - A membrana alar ventral pode apresentar cerdas em toda a sua extensão ou somente próximo às margens. O estado “não” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

66 – Tamanho da mancha no interior da célula discal posterior em relação ao tamanho da célula discal: (0) mais da metade do tamanho (1) metade do tamanho - A mancha no interior da célula discal pode ter a metade do comprimento da célula discal ou pode ter mais da metade do comprimento. O estado “mais da metade do tamanho” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

5-8. Asas anterior e posterior da fêmea

67 – Origem das veias Rs e M1 na célula discal da asa posterior: (0) separadas (1) juntas - Os ramos que dão origem às veias Rs e M1 podem estar unidos na célula discal, com a veia discal superior (dcs) não visível ou então podem estar separadas, com a veia dcs bem visível. O estado “separadas” está presente no grupo externo, sendo, portanto considerado como plesiomórfico.

68 – Veia umeral na asa posterior: (0) não toca a margem (1) toca a margem - A veia humeral pode ou não se estender do ramo basal até a margem interna da asa. O estado “não toca a margem” está presente no grupo externo, sendo, portanto considerado como plesiomórfico.

69 – Fileira de cerdas no interior da célula discal posterior: (0) presente (1) ausente - A célula discal pode apresentar ou não uma fileira de cerdas no seu interior que se estende da base até a veia discal média (dcm). O estado “presente” está presente no grupo externo, sendo portanto considerado como plesiomórfico.

70 – Formato das cerdas marginais asa anterior: (0) bifurcado (1) simples (adaptado de Francini 1992) - As cerdas localizadas nas margens da asa podem apresentar ou não uma bifurcação próxima ao ápice. O estado “bifurcado” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

71 – Formato das cerdas marginais asa posterior: (0) bifurcado (1) simples (adaptado de Francini 1992) - As cerdas localizadas nas margens da asa podem apresentar ou não uma bifurcação próxima ao ápice. O estado “bifurcado” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

72 – Tamanho da mancha no interior da célula discal posterior em relação ao tamanho da célula discal: (0) metade do tamanho (1) mais da metade do tamanho - A mancha no interior da célula discal pode ter a metade do comprimento da célula discal ou pode ter mais da metade do comprimento. Caráter não polarizado.

5-9. Geral

73 – Garras tarsais mesotorácicas do macho: (0) assimétricas (1) simétricas (adaptado de Francini 1992) - As duas garras tarsais no par de pernas mesotorácicas podem ser do mesmo tamanho ou ser de tamanhos diferentes, com uma delas sendo maior do que a outra. O estado “assimétricas” é considerado plesiomórfico, pois está presente no grupo externo.

74 – Voltinismo das espécies: (0) bivoltina (1) multivoltina (2) univoltina - As espécies podem apresentar uma, duas ou mais gerações ao ano. Caráter não polarizado.

75 – Quantidade de gêneros de Asteraceae usados como planta hospedeira: (0) um (1) dois (2) mais de dois - As espécies podem utilizar como plantas hospedeiras espécies de um, dois ou mais gêneros da família Asteraceae. Caráter não polarizado.

76 – Comportamento de construir casulos com seda e restos das folhas na planta hospedeira: (0) ausente (1) presente (adaptado de Francini 1992) - Os primeiros instares podem apresentar um comportamento de construção de casulos com os restos das folhas e com seda. Caráter não polarizado.

6. Matriz de caracteres polarizados: (-) caráter não se aplica ao táxon; (?) não há informação.

	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	33	34	35	36	37	
<i>Al_dicaeus</i>	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	
<i>Ac_lator</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	1	1	0	
<i>Ac_guat_guatemalena</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	
<i>Ac_guat_veraecrucis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	
<i>Ac_melampepos</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	1	0	
<i>Ac_eberti</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	
<i>Ac_genitrix</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	
<i>Ac_quadra</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	
<i>Ac_canutia</i>	1	0	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	—	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	
<i>Ac_mamita_mitama</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	—	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	
<i>Ac_dalmeidai</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	—	?	?	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1	
<i>Ac_bonita</i>	1	0	1	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	
<i>Ac_conspicua</i>	1	1	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	1	1	?	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	
<i>Ac_alalia</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	?	1	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	1	
<i>Actinote sp.</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1		
<i>Ac_parapheles</i>	1	0	0	?	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	2	0	1	
<i>Ac_catarina</i>	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	2	0	1	
<i>Ac_rufina</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	?	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0	2	
<i>Ac_pratensis</i>	1	0	?	?	?	?	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	
<i>Ac_thalia_ssp1</i>	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1	
<i>Ac_thalia_ssp2</i>	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	2	0	1	
<i>Ac_brylla</i>	1	0	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	
<i>Ac_zikani</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	
<i>Ac_rhodope</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	—	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	
<i>Ac_surima_surima</i>	1	0	?	?	?	?	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	2	0	1	
<i>Ac_surima_perisa</i>	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	2	0	0
<i>Ac_discrepans</i>	1	0	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Ac_melanisans</i>	1	0	1	?	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	2	2	0	
<i>Ac_morio_morio</i>	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	2	0
<i>Ac_pellenea_pellenea</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	
<i>Ac_pellenea_auloeda</i>	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	
<i>Ac_pellenea_diaguia</i>	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1	0
<i>Ac_pellenea_giffordi</i>	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1
<i>Ac_carycina</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	
<i>Ac_pyrha</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	?	?	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	

Continuação da matriz.

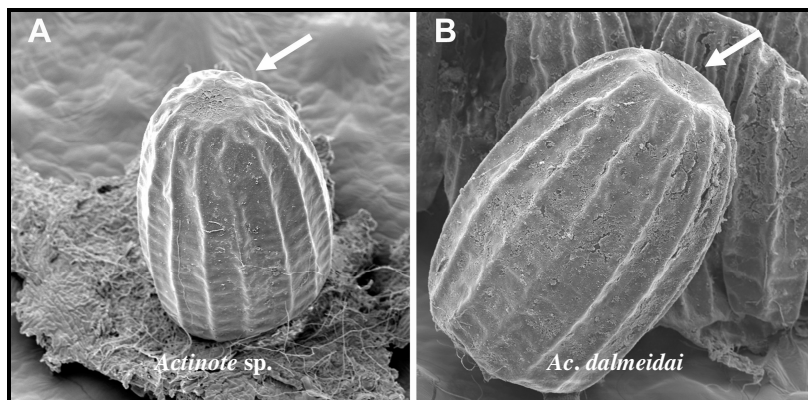
	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71		
<i>Al_dicaeus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?		
<i>Ac_lator</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Ac_guat_guatemalena</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	?	?	?	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?		
<i>Ac_guat_veraecrucis</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?		
<i>Ac_melampeplos</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	?	?	?	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?		
<i>Ac_eberti</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	1	?	?	?	0	?	?	?	?	?		
<i>Ac_genitrix</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	?	0	0	0	1	0	0	0	0	?	?	?	0	0		
<i>Ac_quadra</i>	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Ac_canutia</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1		
<i>Ac_mamita_mitama</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	?	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1		
<i>Ac_dalmeidai</i>	2	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	?	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0		
<i>Ac_bonita</i>	2	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0		
<i>Ac_conspicua</i>	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0		
<i>Ac_alalia</i>	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?		
<i>Actinote</i> sp.	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0		
<i>Ac_parapheses</i>	2	0	1	0	0	2	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	?	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Ac_catarina</i>	2	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?		
<i>Ac_rufina</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0		
<i>Ac_pratensis</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?		
<i>Ac_thalia_ssp1</i>	2	0	1	0	0	2	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	0	0	1	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?		
<i>Ac_thalia_ssp2</i>	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	?	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		
<i>Ac_brylla</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		
<i>Ac_zikani</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0		
<i>Ac_rhodope</i>	2	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	
<i>Ac_surima_surima</i>	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	
<i>Ac_surima_perisa</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?		
<i>Ac_discrepans</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0		
<i>Ac_melanisans</i>	1	0	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Ac_morio_morio</i>	1	0	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	
<i>Ac_pellenea_pellenea</i>	2	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	
<i>Ac_pellenea_auloeda</i>	1	0	1	0	0	2	0	0	0	1	?	?	0	1	1	?	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Ac_pellenea_diaguita</i>	1	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	
<i>Ac_pellenea_giffordi</i>	1	0	1	0	0	2	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	
<i>Ac_carycina</i>	2	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	
<i>Ac_pyrrha</i>	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

	72	73	74	75	76
<i>Al_dicaeus</i>	?	0	?	?	?
<i>Ac_latior</i>	?	?	0	?	?
<i>Ac_guat_guatemalena</i>	0	?	1	0	?
<i>Ac_guat_veraecrucis</i>	0	?	1	?	?
<i>Ac_melampeplos</i>	0	?	1	?	?
<i>Ac_eberti</i>	1	?	0	?	?
<i>Ac_genitrix</i>	1	0	0	0	0
<i>Ac_quadra</i>	1	0	0	?	0
<i>Ac_canutia</i>	0	1	0	0	0
<i>Ac_mamita_mitama</i>	0	1	0	2	1
<i>Ac_dalmeidai</i>	0	0	2	1	?
<i>Ac_bonita</i>	0	0	2	0	?
<i>Ac_conspicua</i>	0	0	2	1	0
<i>Ac_alalia</i>	?	0	2	?	?
<i>Actinote</i> sp.	0	0	2	2	0
<i>Ac_parapheles</i>	1	0	0	0	0
<i>Ac_catarina</i>	0	0	?	?	?
<i>Ac_rufina</i>	0	0	?	?	?
<i>Ac_pratensis</i>	1	0	0	0	?
<i>Ac_thalia_ssp1</i>	?	0	?	?	?
<i>Ac_thalia_ssp2</i>	1	0	?	?	?
<i>Ac_brylla</i>	1	0	1	?	1
<i>Ac_zikani</i>	1	0	0	0	0
<i>Ac_rhodope</i>	1	0	0	0	0
<i>Ac_surima_surima</i>	1	0	0	2	?
<i>Ac_surima_perisa</i>	1	0	0	1	?
<i>Ac_discrepans</i>	1	0	0	0	0
<i>Ac_melanisans</i>	1	0	0	2	0
<i>Ac_morio_morio</i>	1	0	0	?	?
<i>Ac_pellenea_pellenea</i>	1	0	1	2	1
<i>Ac_pellenea_auloeda</i>	1	0	1	?	?
<i>Ac_pellenea_diaguia</i>	?	0	?	1	?
<i>Ac_pellenea_giffordi</i>	1	0	1	?	?
<i>Ac_carycina</i>	0	0	0	0	0
<i>Ac_pyrha</i>	1	0	1	1	0

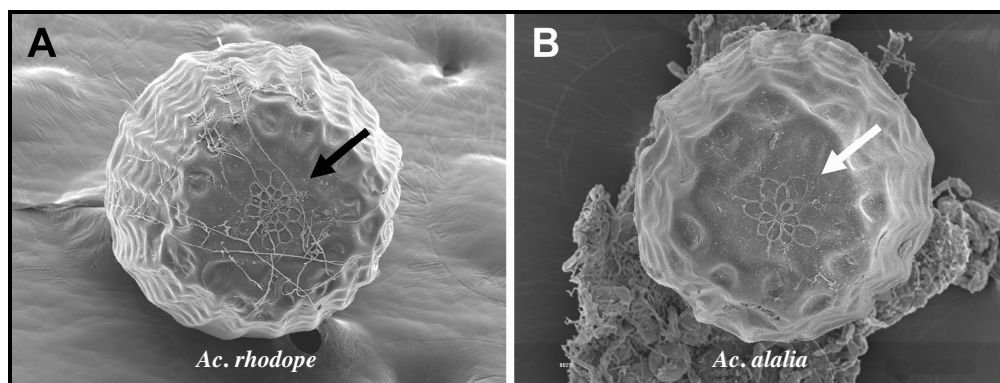
7. Pranchas mostrando alguns dos caracteres de todos os estágios de vida (ovo, larva, pupa e adulto).

7-1. Caracteres de ovo.

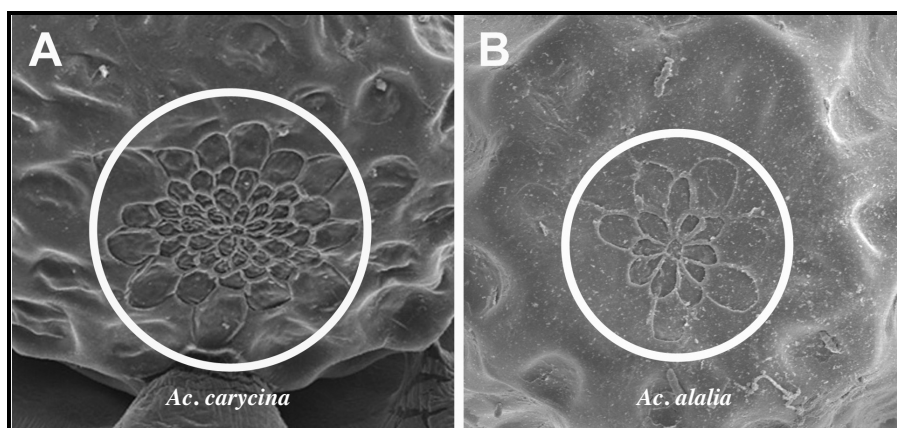
- Caráter número 2: Depressão no ápice (A = ausente; B = presente)



- Caráter número 3: Posição da região micropilar (A = cêntrica; B = excêntrica)

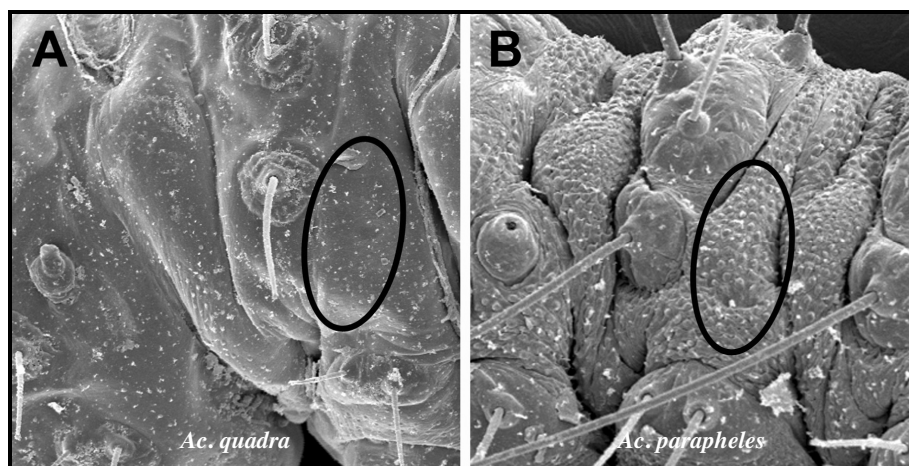


- Caráter 4: Quantidade de células na roseta (A = mais de 15; B = até 15)

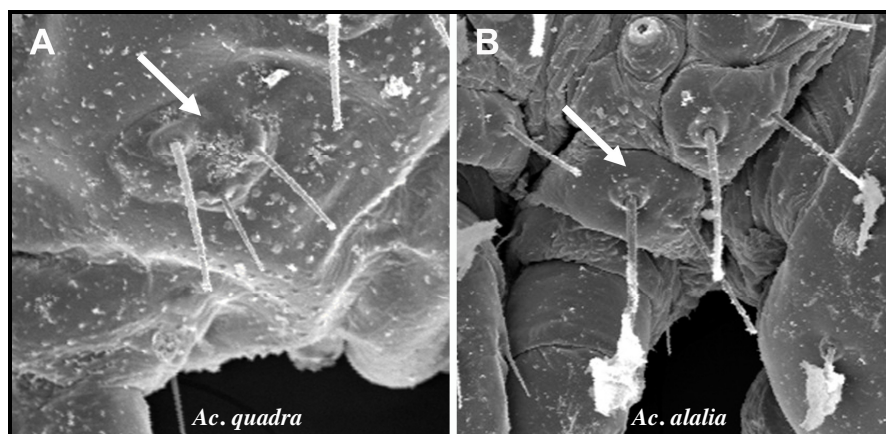


7-2. Caracteres de primeiro instar.

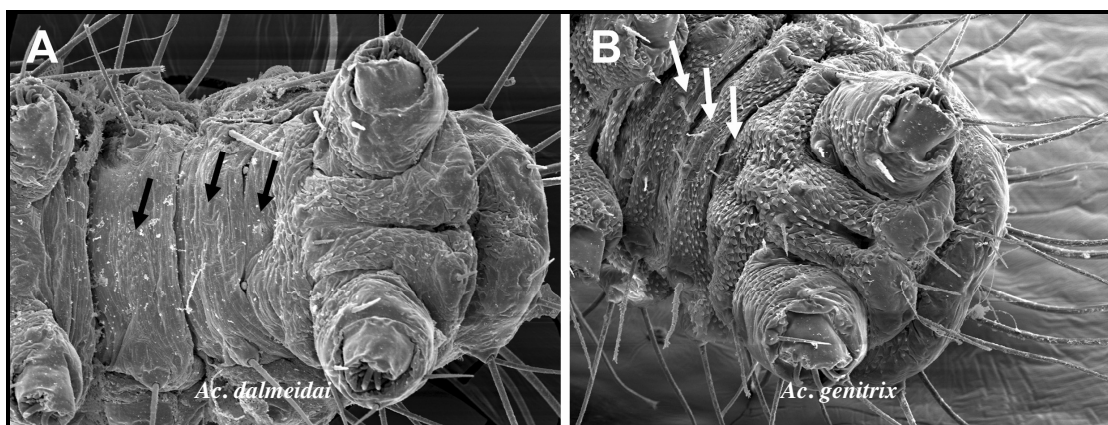
- Caráter 7: Quantidade de microtríquias no corpo (A = pouco; B = muito)



- Caráter 10: Número de cerdas subventrais no protórax (A = três; B = duas)

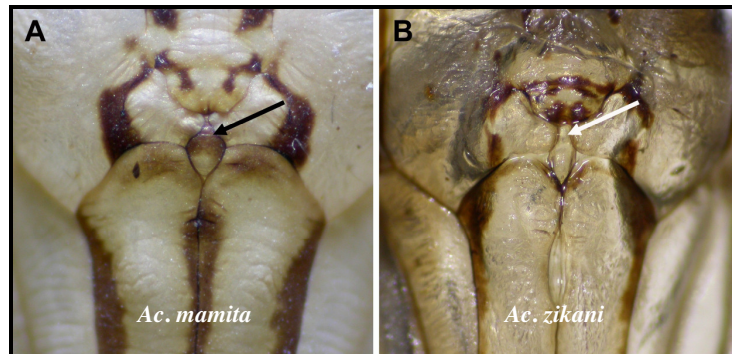


- Caráter 11: Cerdas ventrais nos 7º, 8º e 9º segmentos abdominais (A = ausentes; B = presentes)

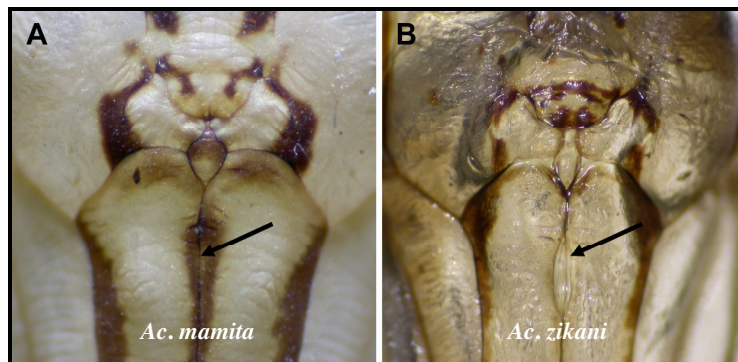


7-3. Caracteres de pupa.

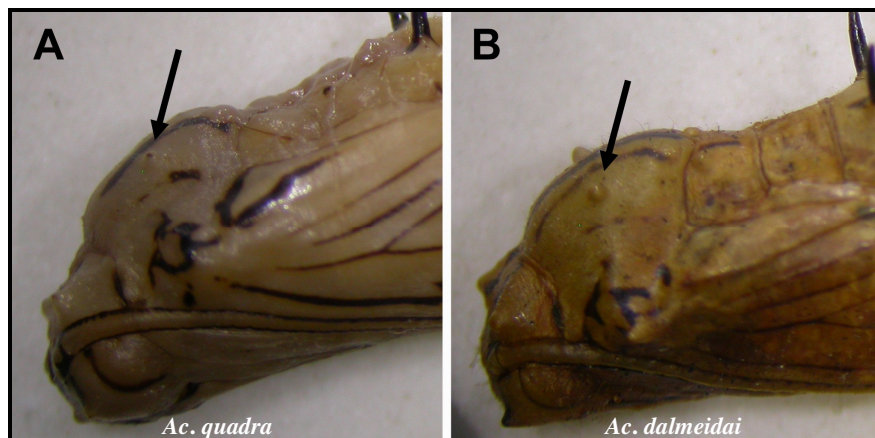
- Caráter 26: Formato dos lábios (A = largo; B = estreito)



- Caráter 28: Base interna dos ramos da espirotromba (A = unidos; B = separados)



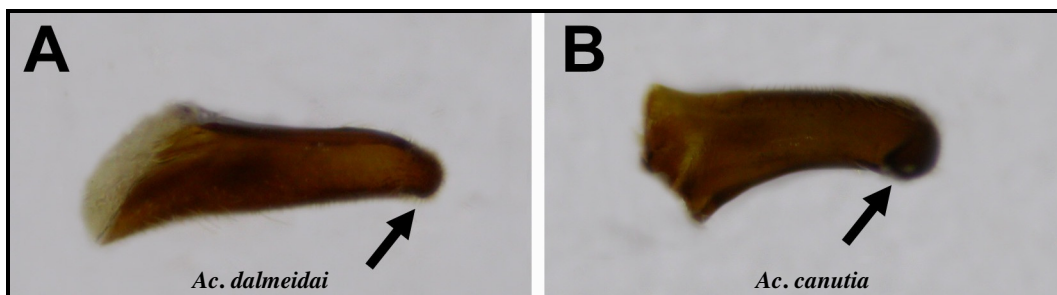
- Caráter 31: Tubérculos dorsais do mesotórax (A = inconspícuos; B = conspícuos)



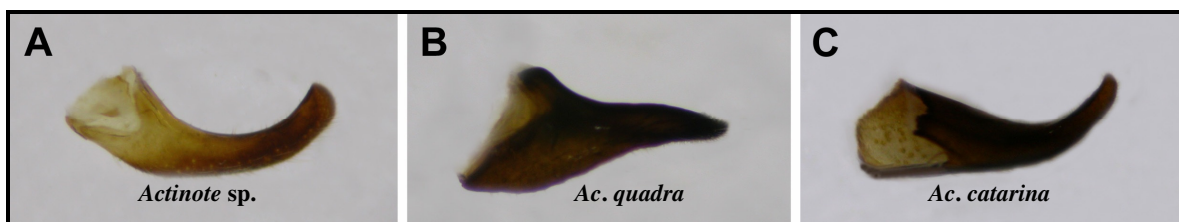
7-4. Caracteres de adulto.

7-4-1. Genitália masculina.

- Caráter 34: Curvatura no ápice da valva em vista dorsal (A = ausente; B = presente)



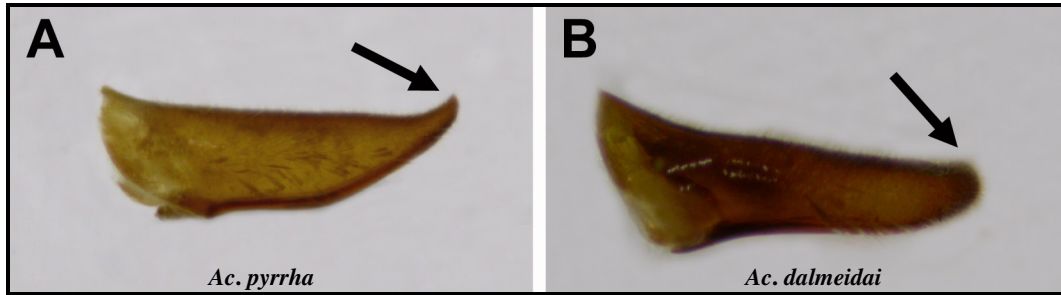
- Caráter 35: Formato da valva em vista lateral (A = curvado; B = reto; C = reto com a ponta curvada)



- Caráter 36: Formato da valva em vista ventral (A = reto; B = reto com a ponta curvada; C = curvado)



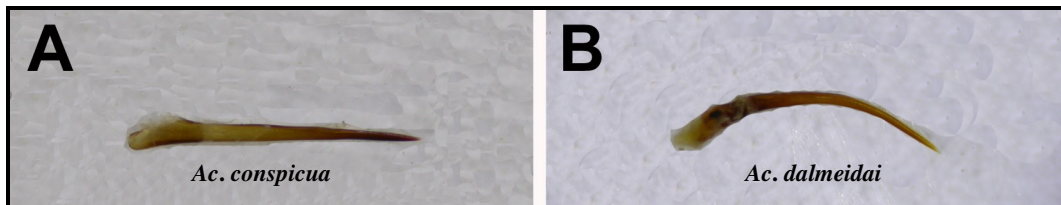
- Caráter 37: Formato do ápice da valva em vista ventral (A = afilado; B = arredondado)



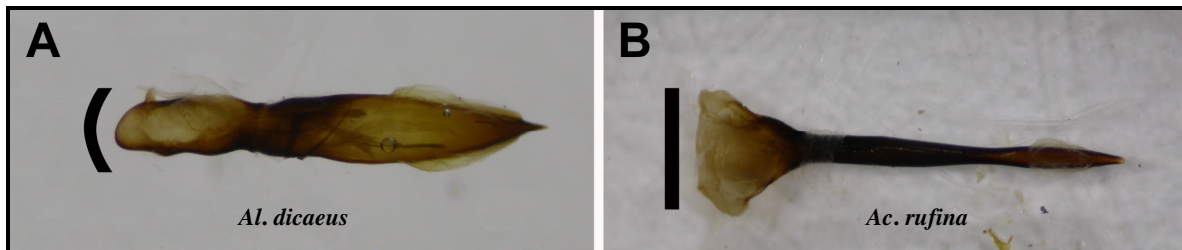
- Caráter 38: Formato do ápice da valva em vista lateral externa (A = afilado; B = quadrado; C = redondo)



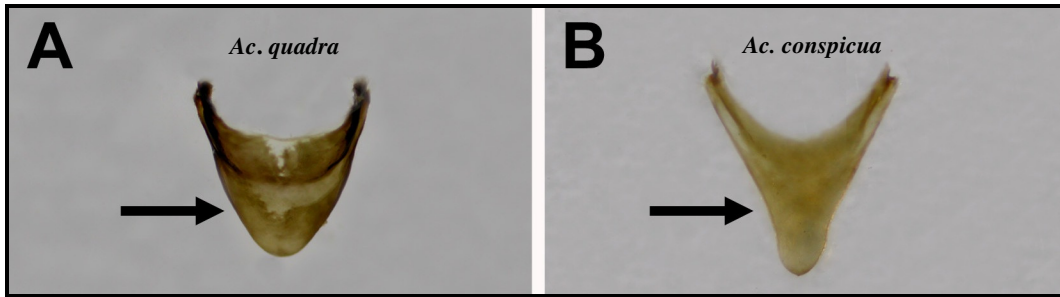
- Caráter 39: Formato do edeago em vista lateral (A = reto; B = curvado)



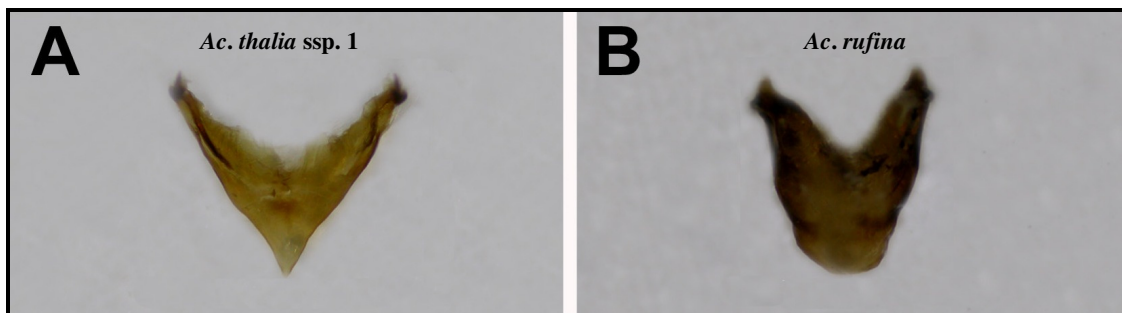
- Caráter 40: Formato da região anterior da falobase em vista dorsal (A = redondo; B = reto)



- Caráter 44: Formato do corpo do saco (A = largo; B = estreito)



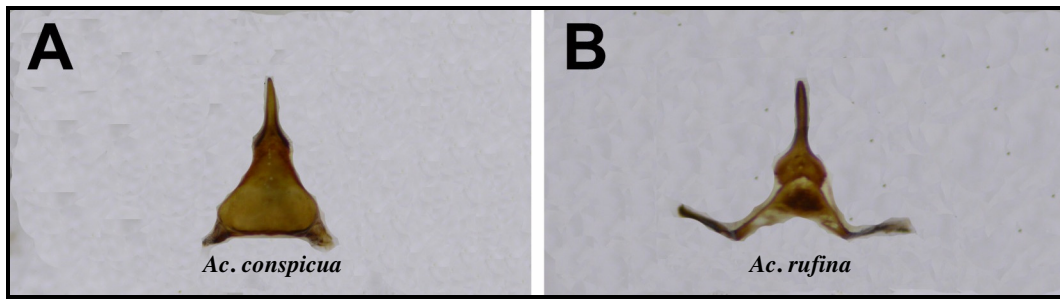
- Caráter 45: Forma geral do saco (A = triangular; B = não triangular)



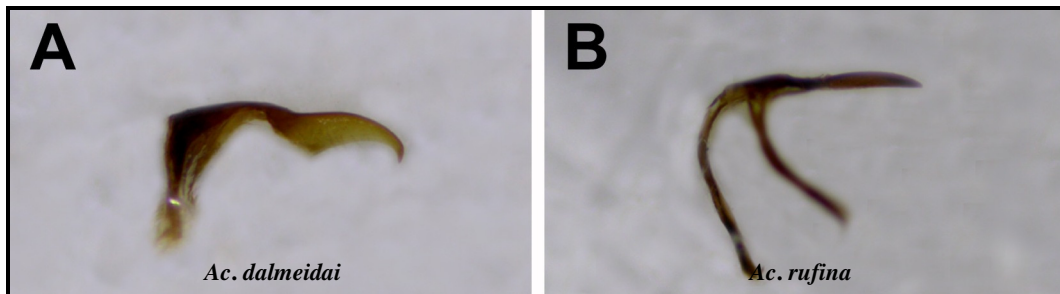
- Caráter 46: Constrição no ápice do saco (A = ausente; B = presente)



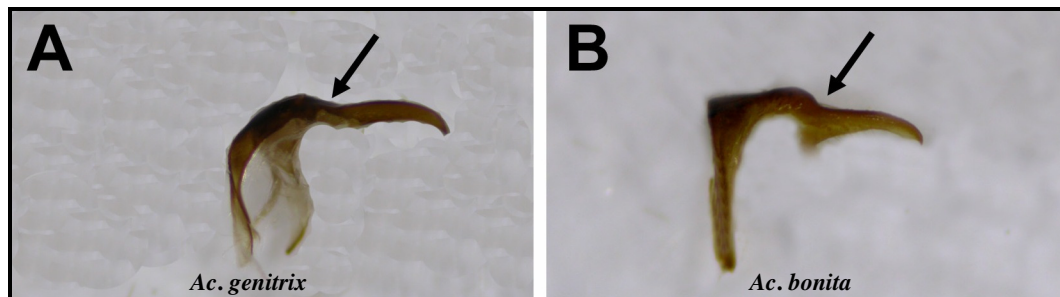
- Caráter 47: Formato do tegume (A = largo; B = estreito)



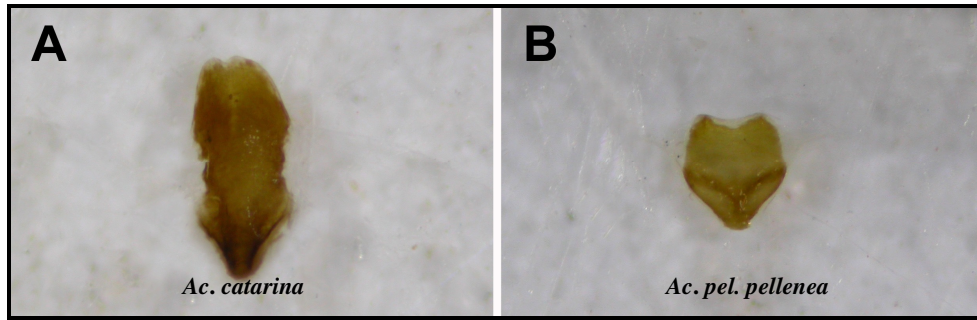
- Caráter 48: Curvatura no ápice do unco em vista lateral (A = presente; B = ausente)



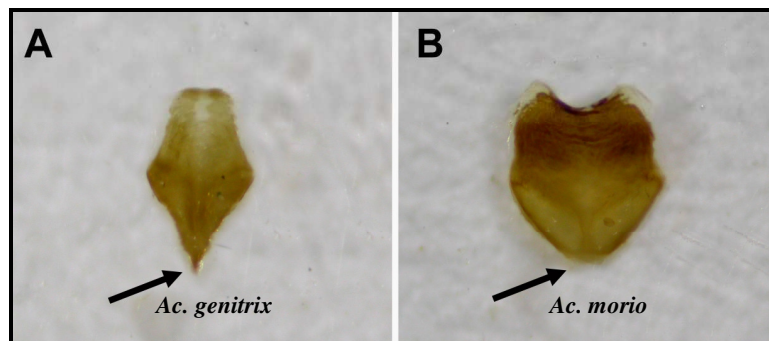
- Caráter 49: Constrição acentuada entre o unco e o tegume em vista lateral (A = ausente; B = presente)



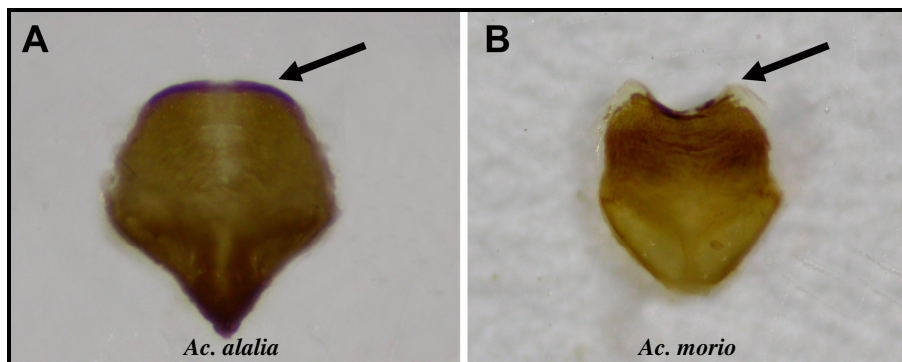
- Caráter 50: Formato da juxta (A = alongado; B = redondo)



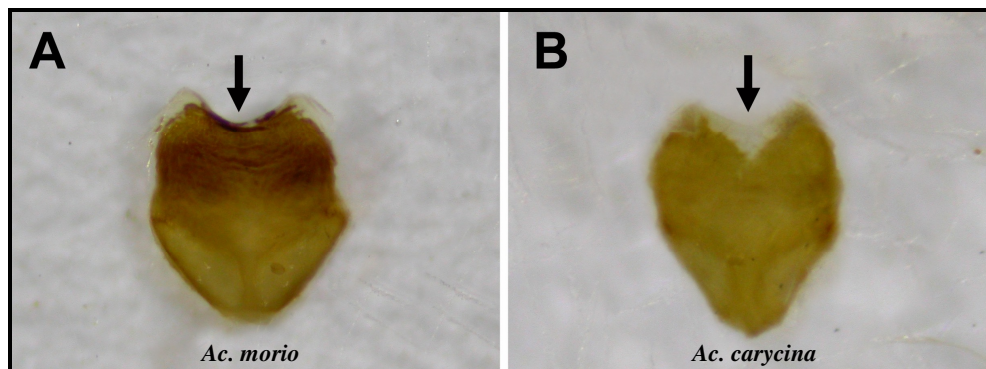
- Caráter 51: Ápice da juxta (A = afilado; B = arredondado)



- Caráter 52: Região anterior da juxta (A = reta; B = côncava)

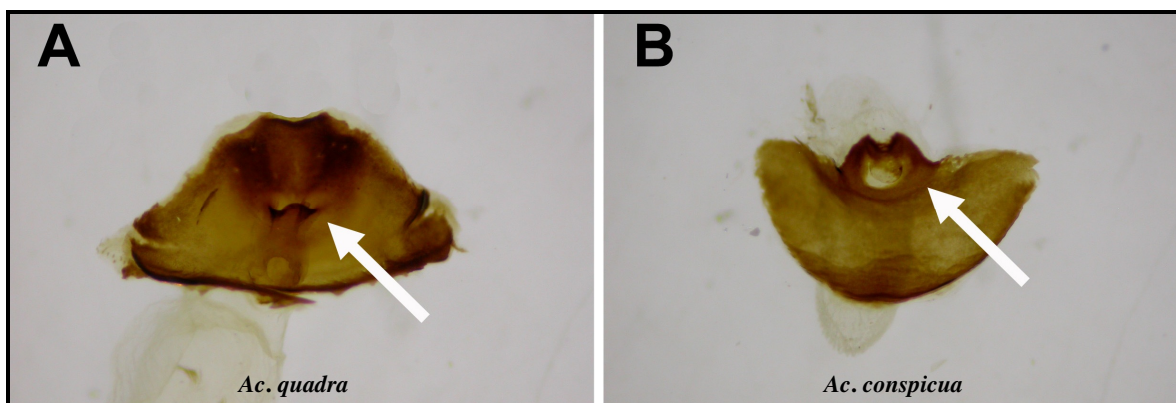


- Caráter 53: Pigmentação na região anterior da juxta (A = presente; B = ausente)



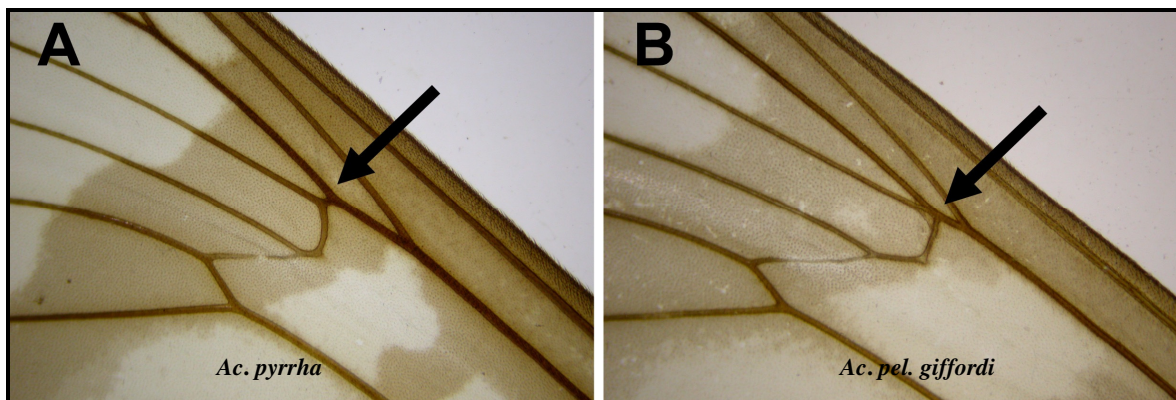
7-4-2. Genitália feminina.

- Caráter 54: Posição do orifício do esterigma (A = central; B = deslocado)

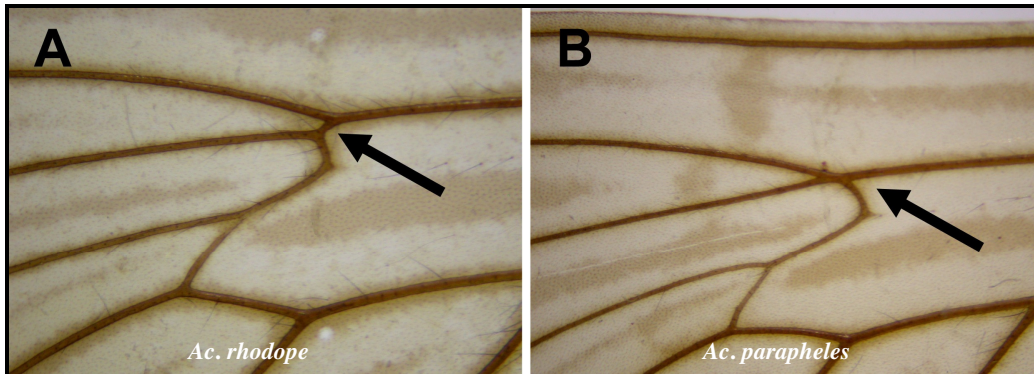


7-4-3. Asas anterior e posterior masculinas.

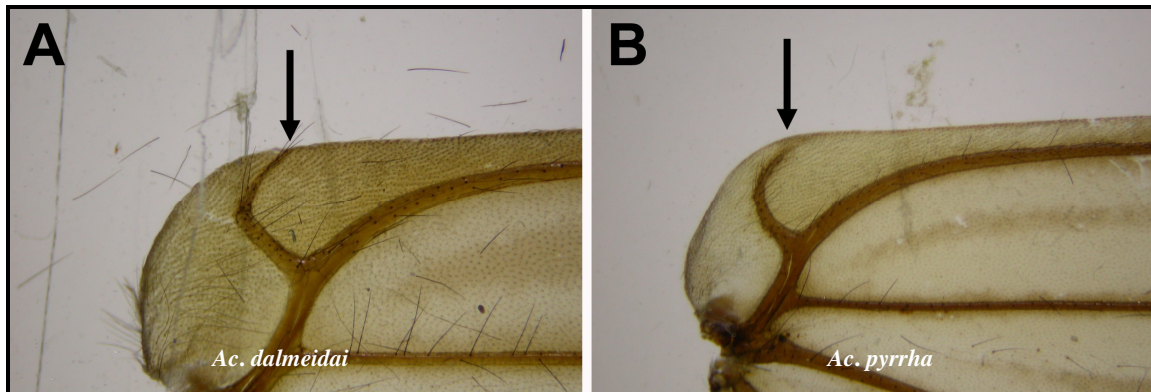
- Caráter 59: Origem das veias R2-5 e M1 na célula discal da asa anterior (A = separada; B = conjunta)



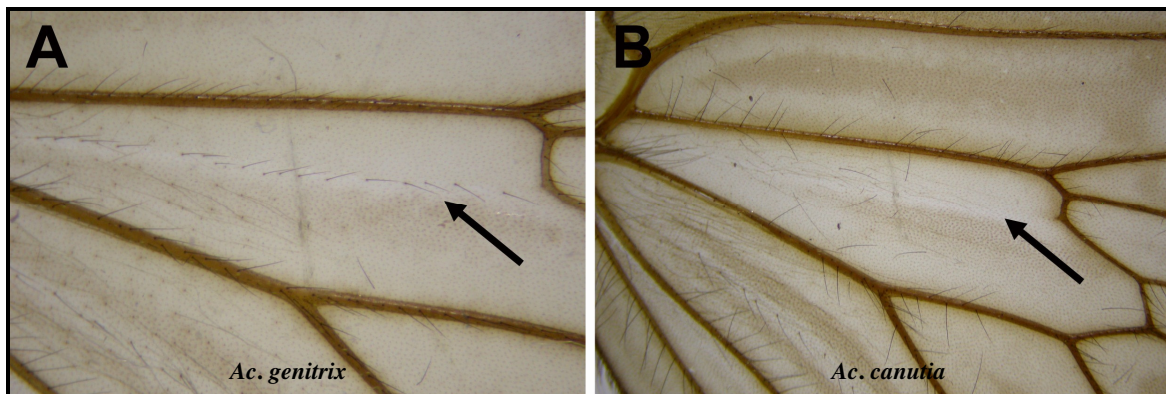
- Caráter 60: Origem das veias Rs e M1 na célula discal da asa posterior (A = separada; B = conjunta)



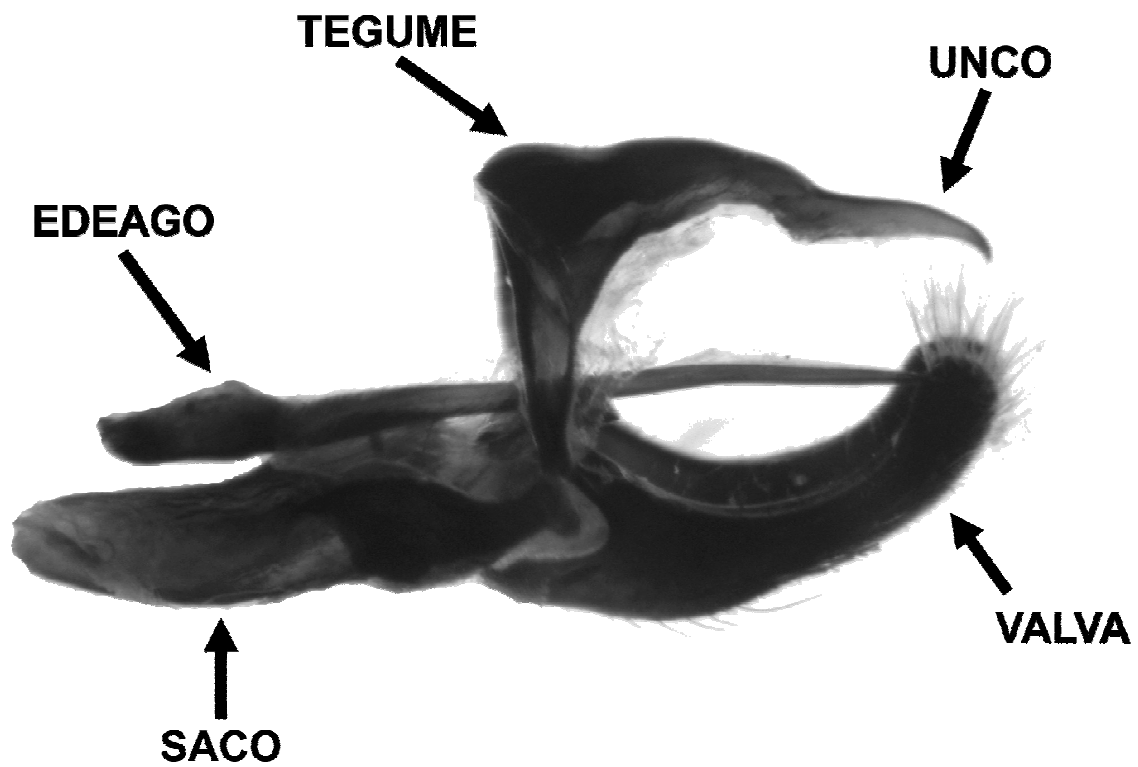
- Caráter 61: Veia umeral na asa posterior tocando a margem (A = sim; B = não)



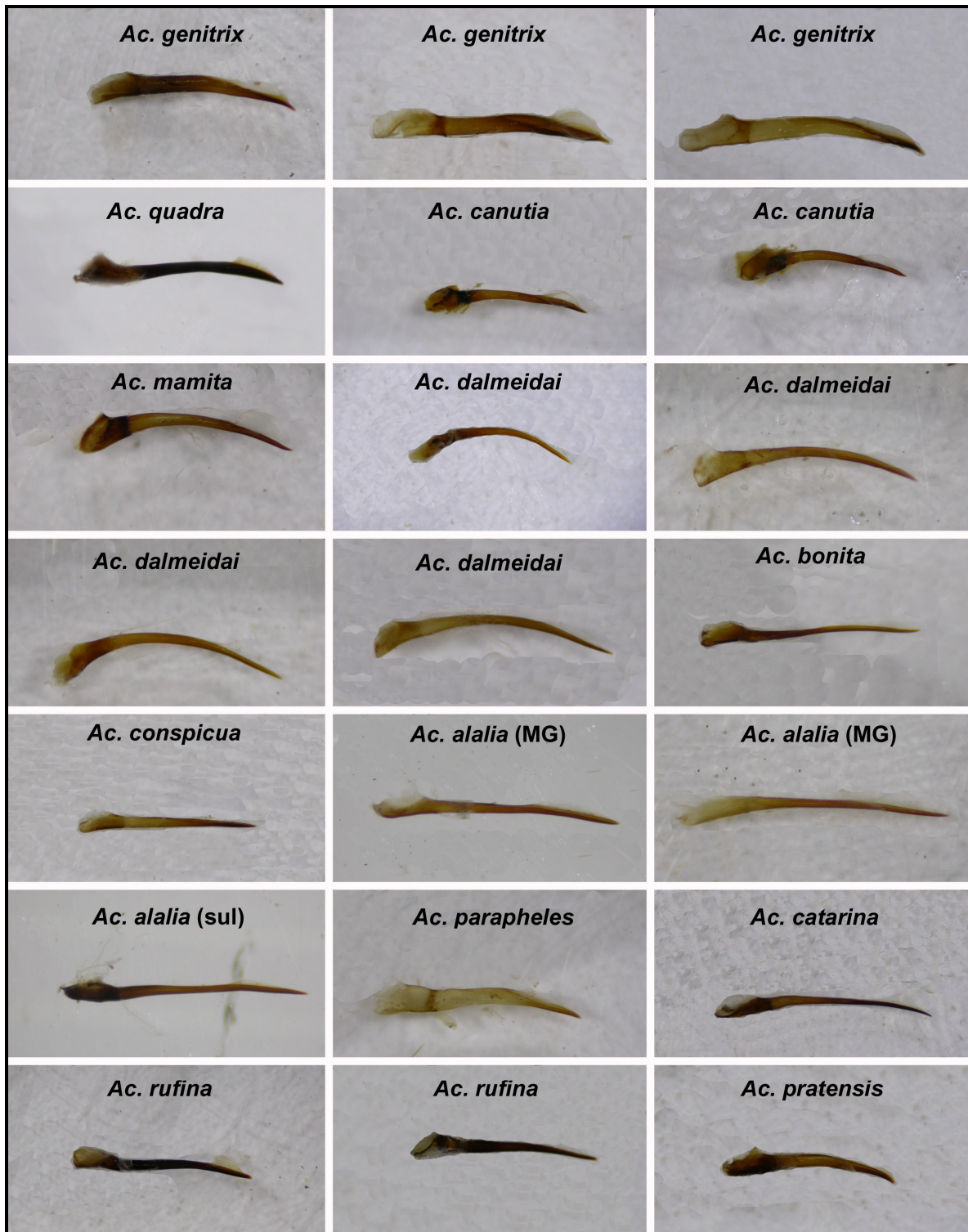
- Caráter 62: Fileira de cerdas no interior da célula discal posterior (A = presente; B = ausente)



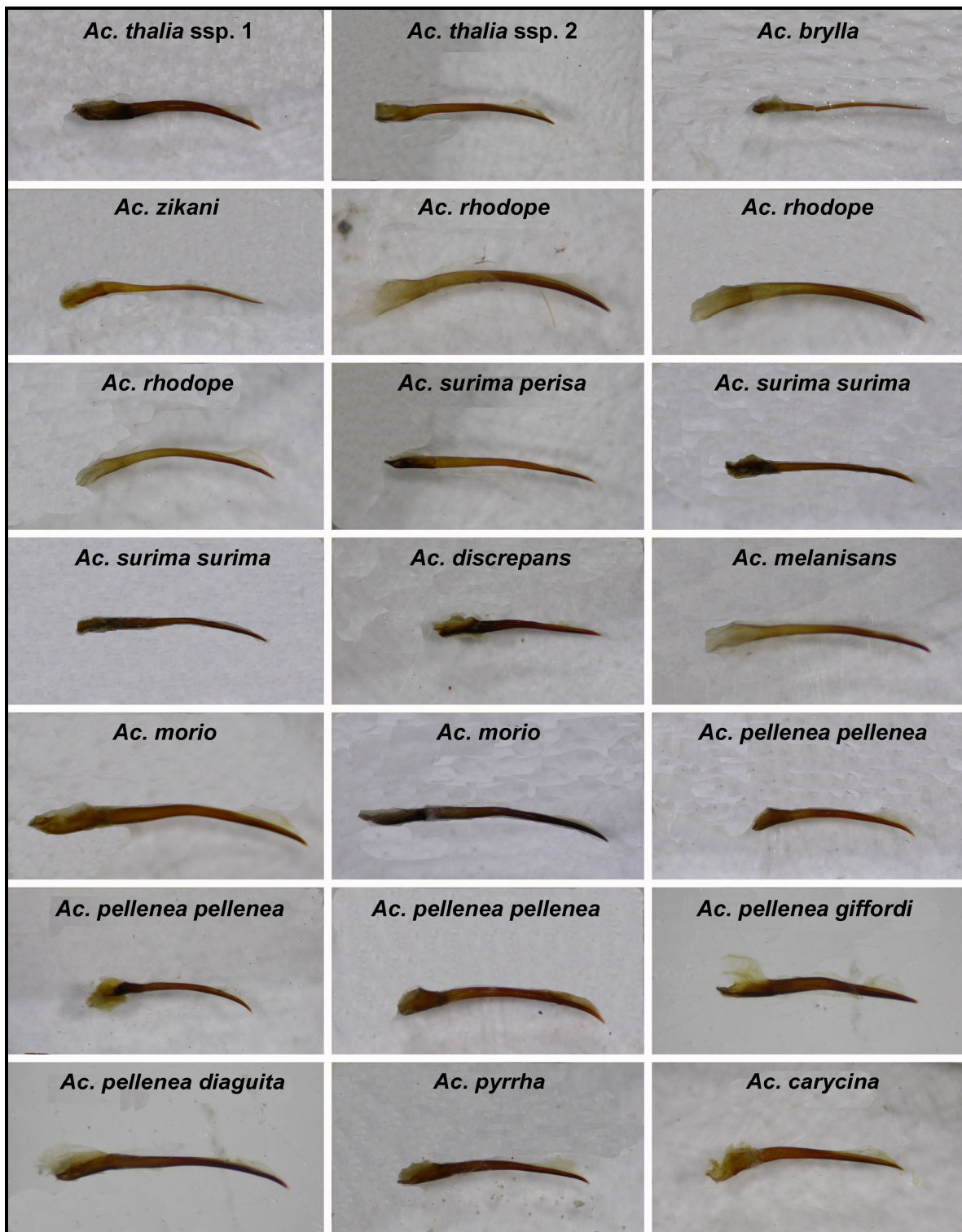
8. Pranchas mostrando as variações intra- e interespecíficas de cada estrutura componente da genitália masculina (imagens sem escala).



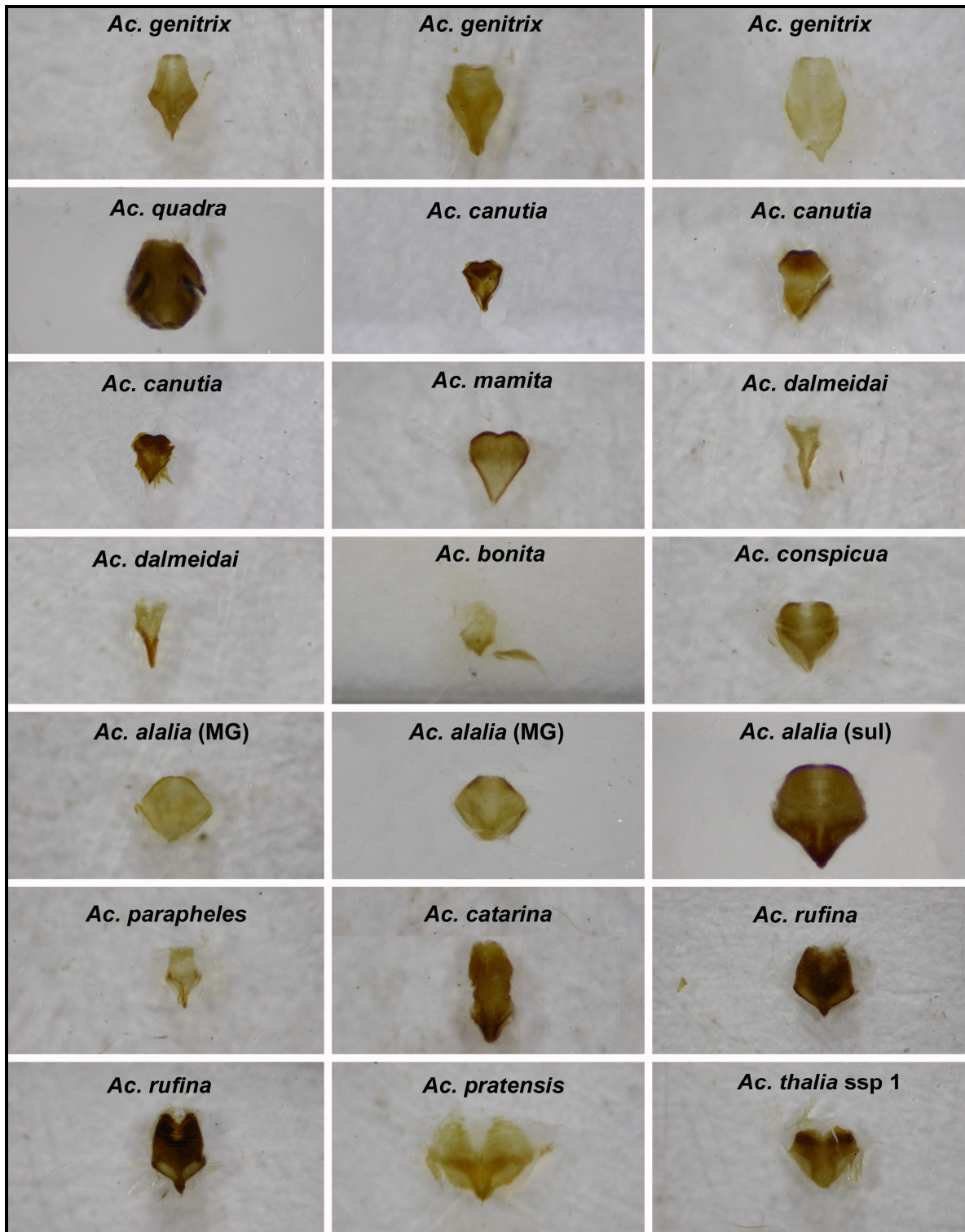
Estruturas componentes da genitália masculina (*Actinote alalia*)



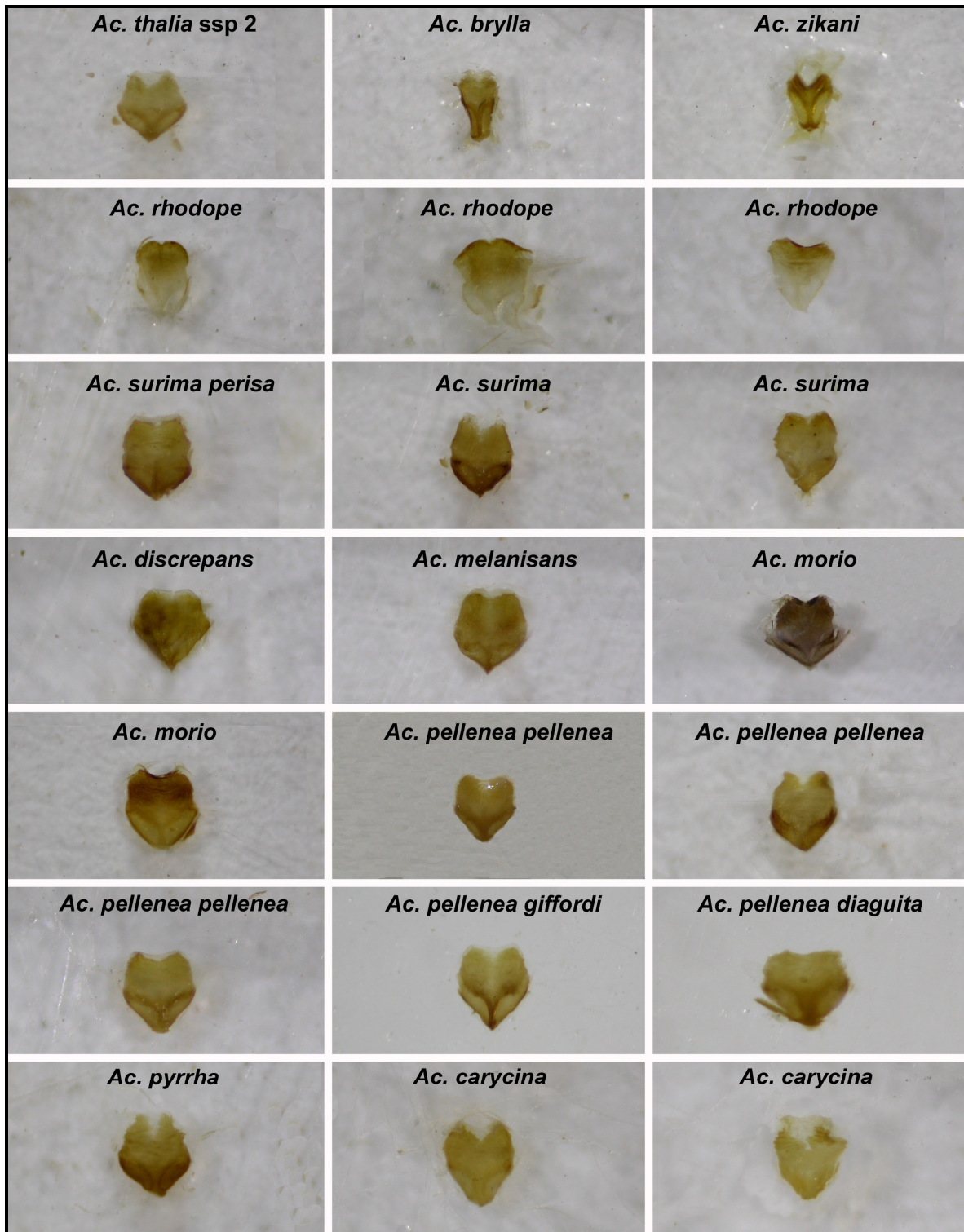
8-1. Edeagos em vista lateral.



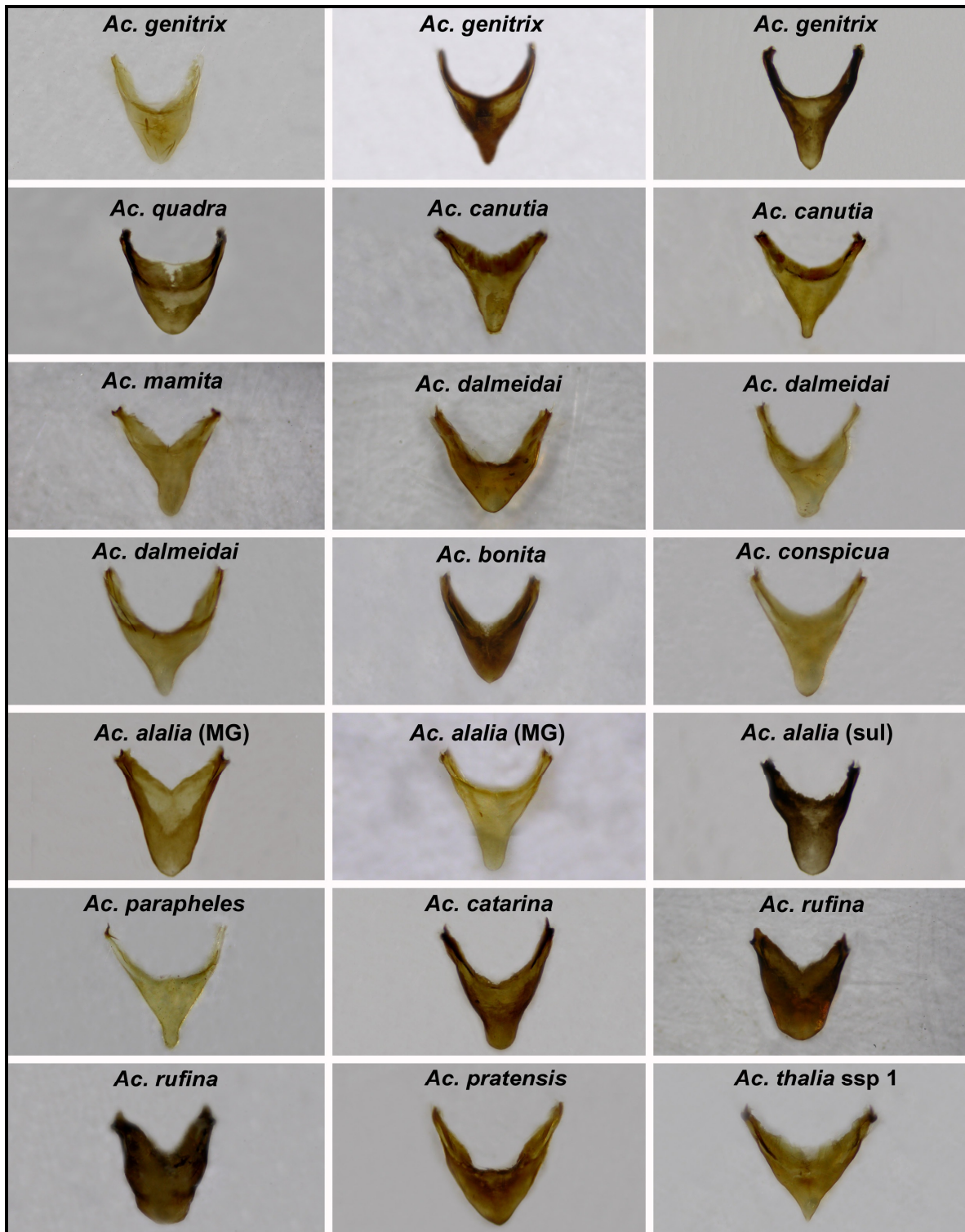
8-1. Eedeagos em vista lateral (continuação).



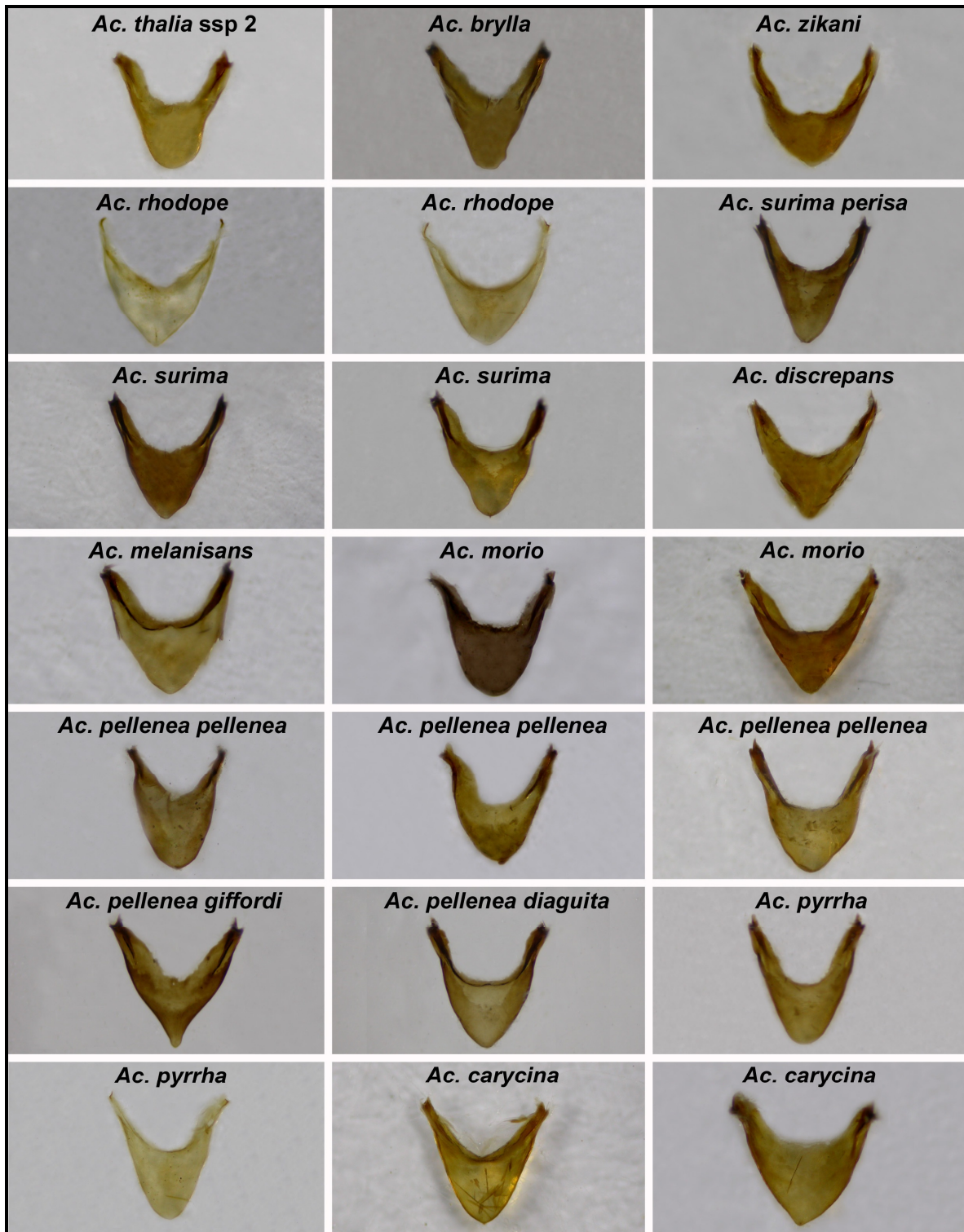
8-2. Juxtas.



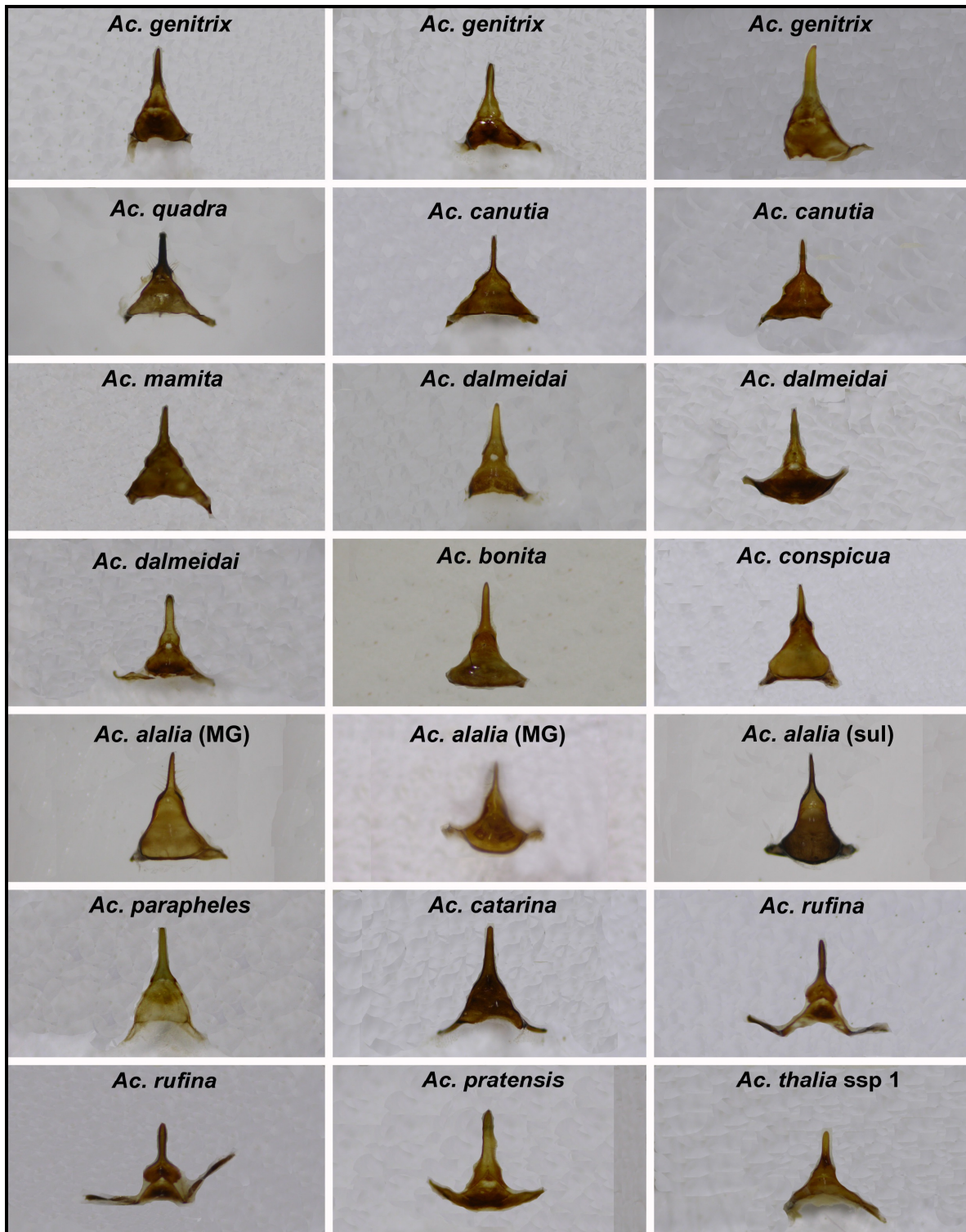
8-2. Juxtas (continuação).



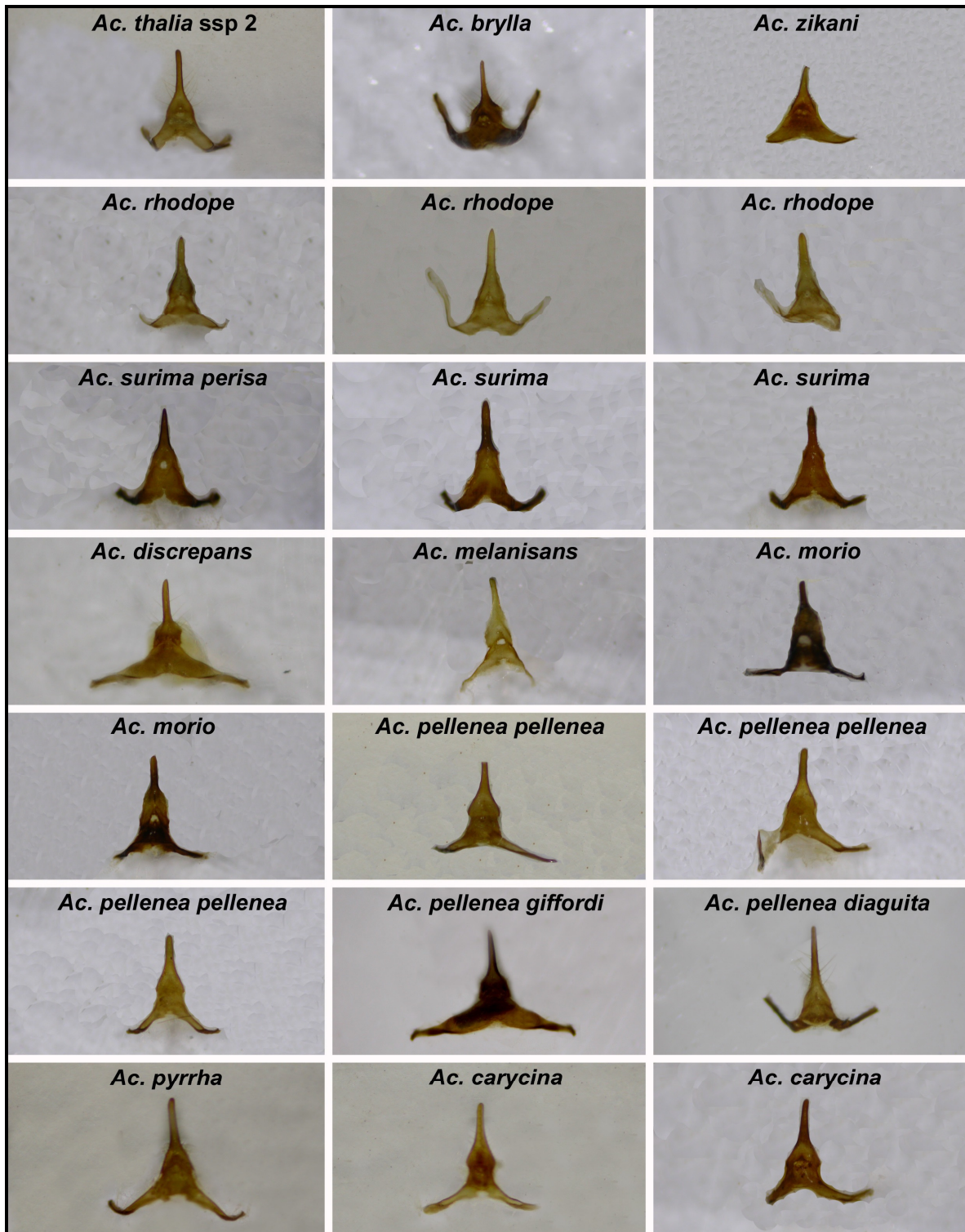
8-3. Sacos.



8-3. Sacos (continuação).



8-4. Uncos/Tegumes em vista dorsal.



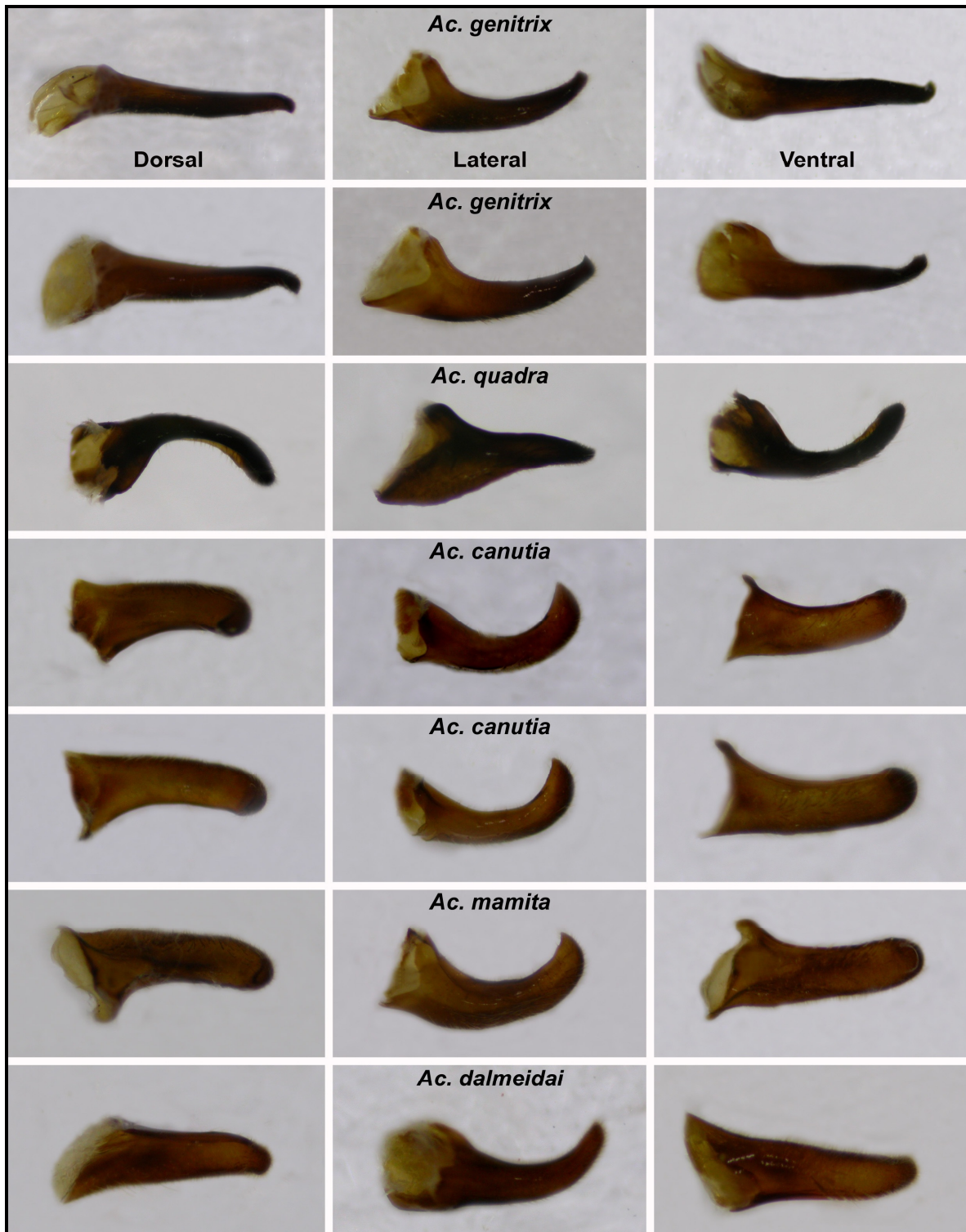
8-4. Uncos/Tegumes em vista dorsal (continuação).



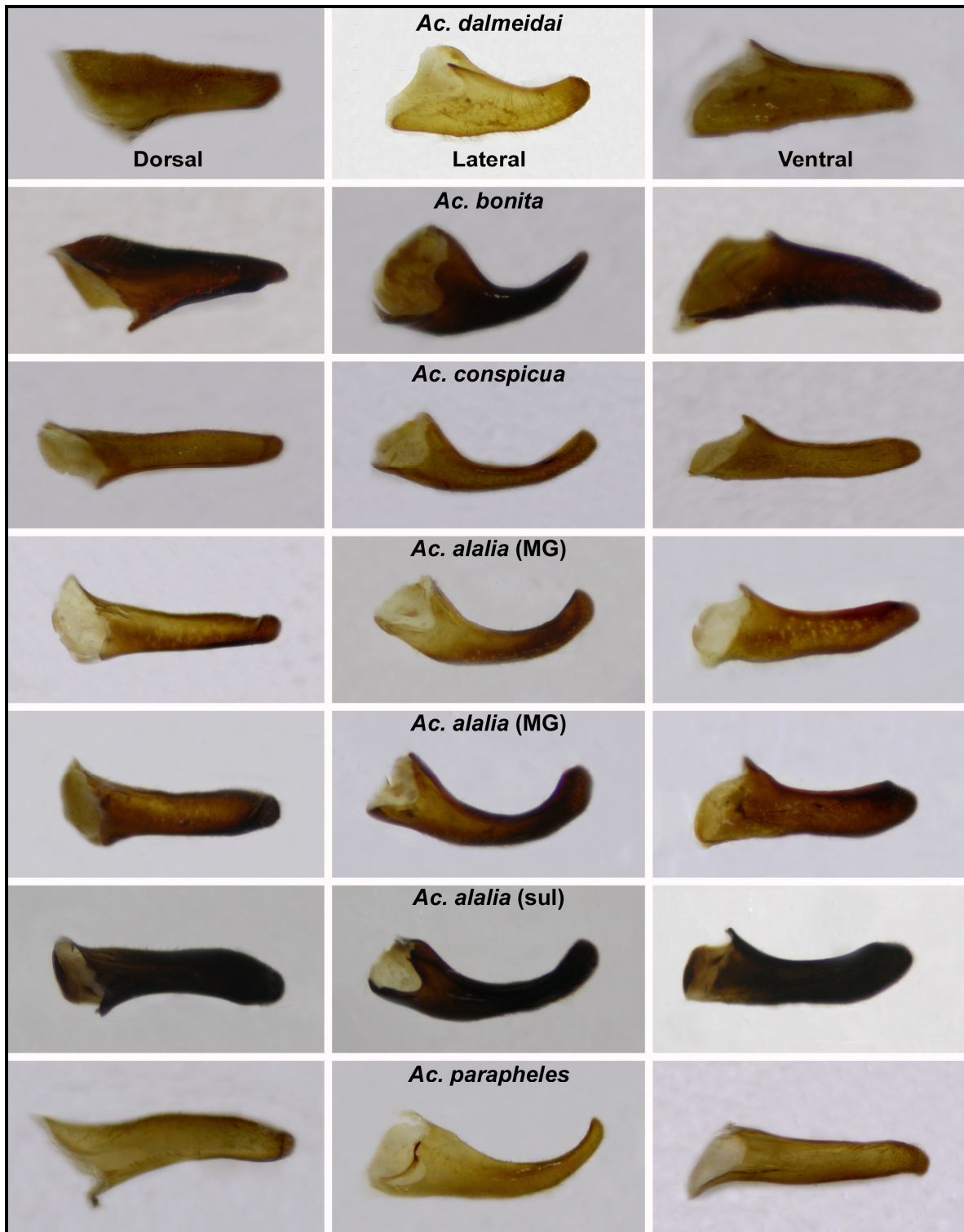
8-5. Uncos/Tegumes em vista lateral.



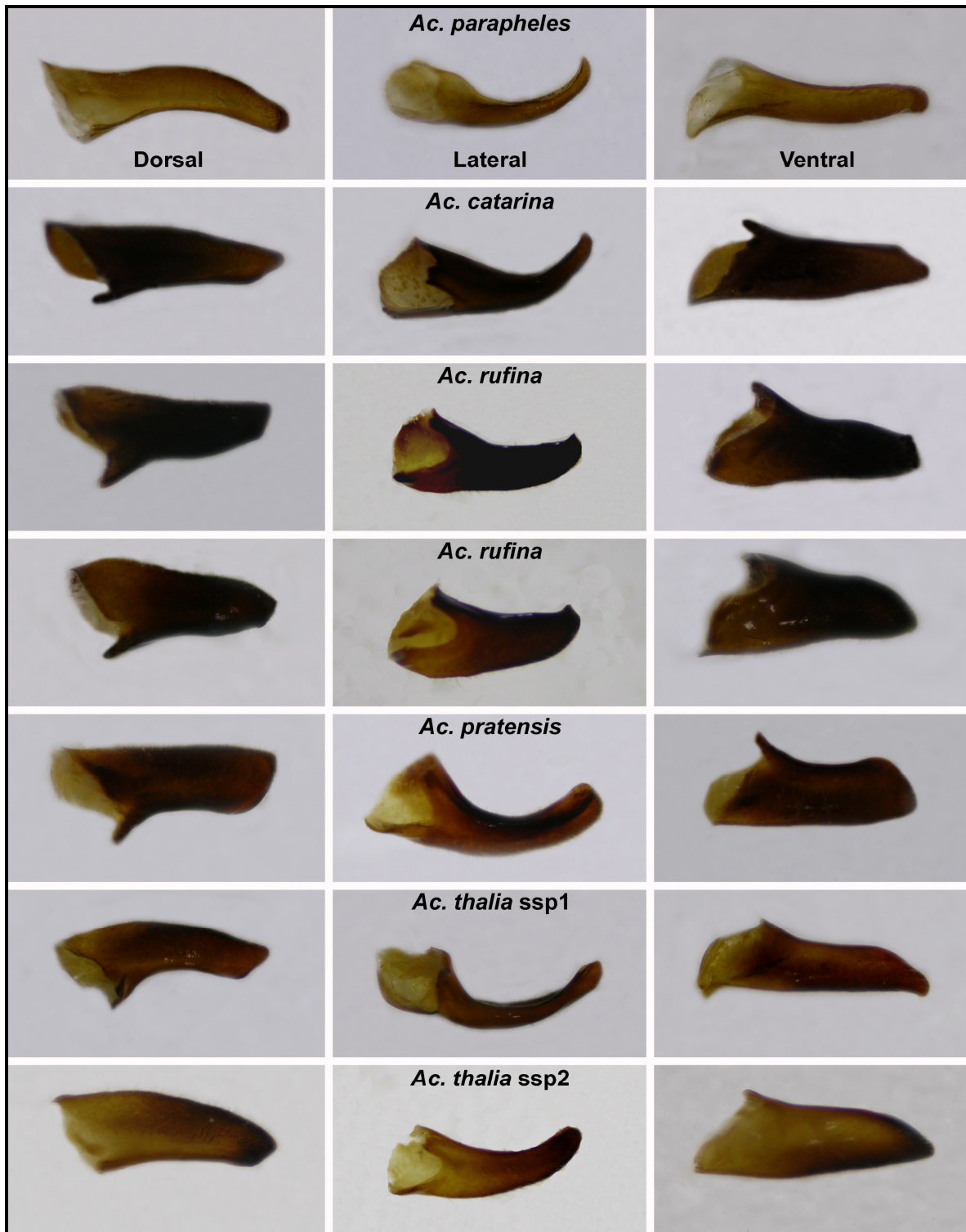
8-5. Uncos/Tegumes em vista lateral (continuação).



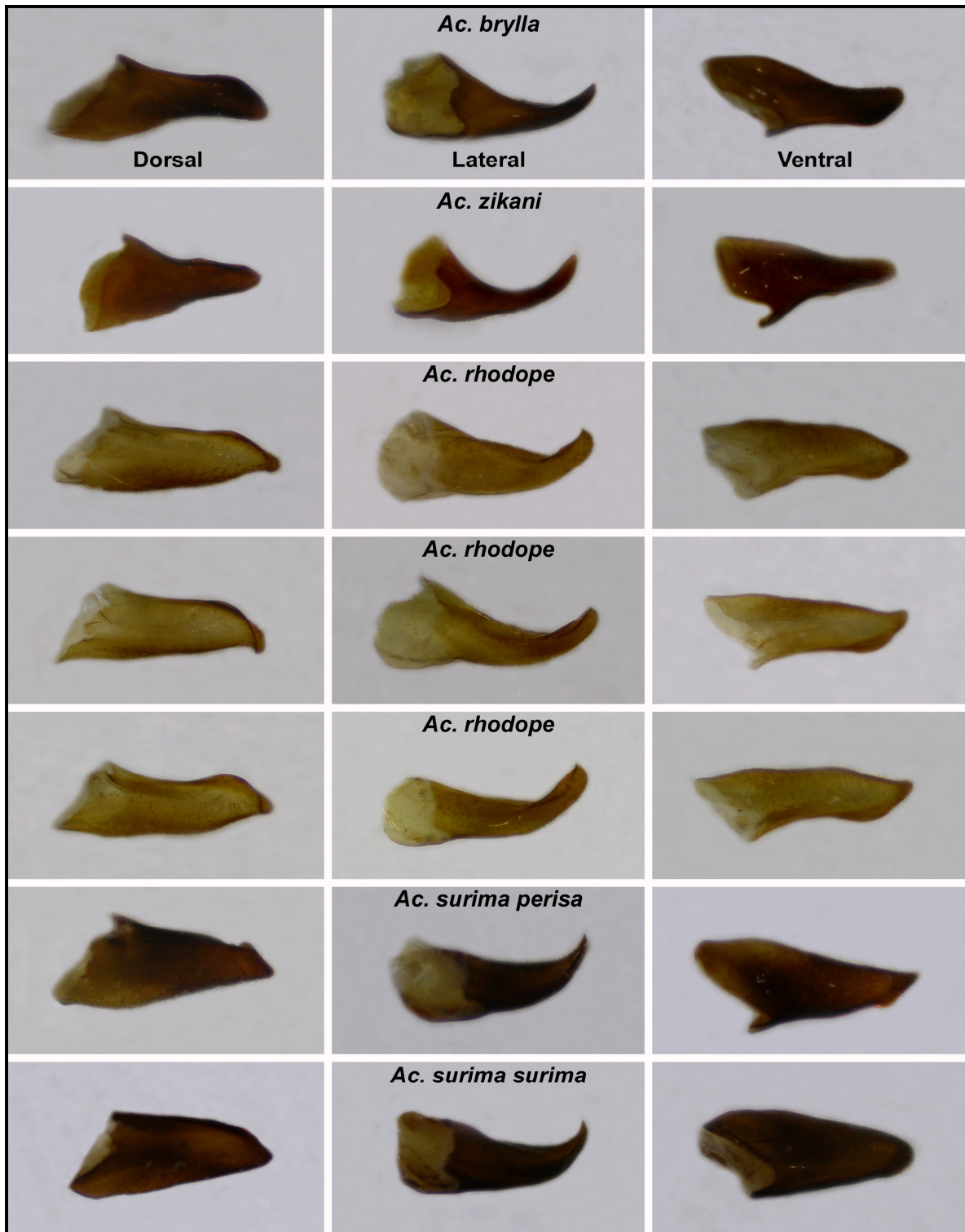
8-6. Valvas em vistas dorsal, lateral e ventral.



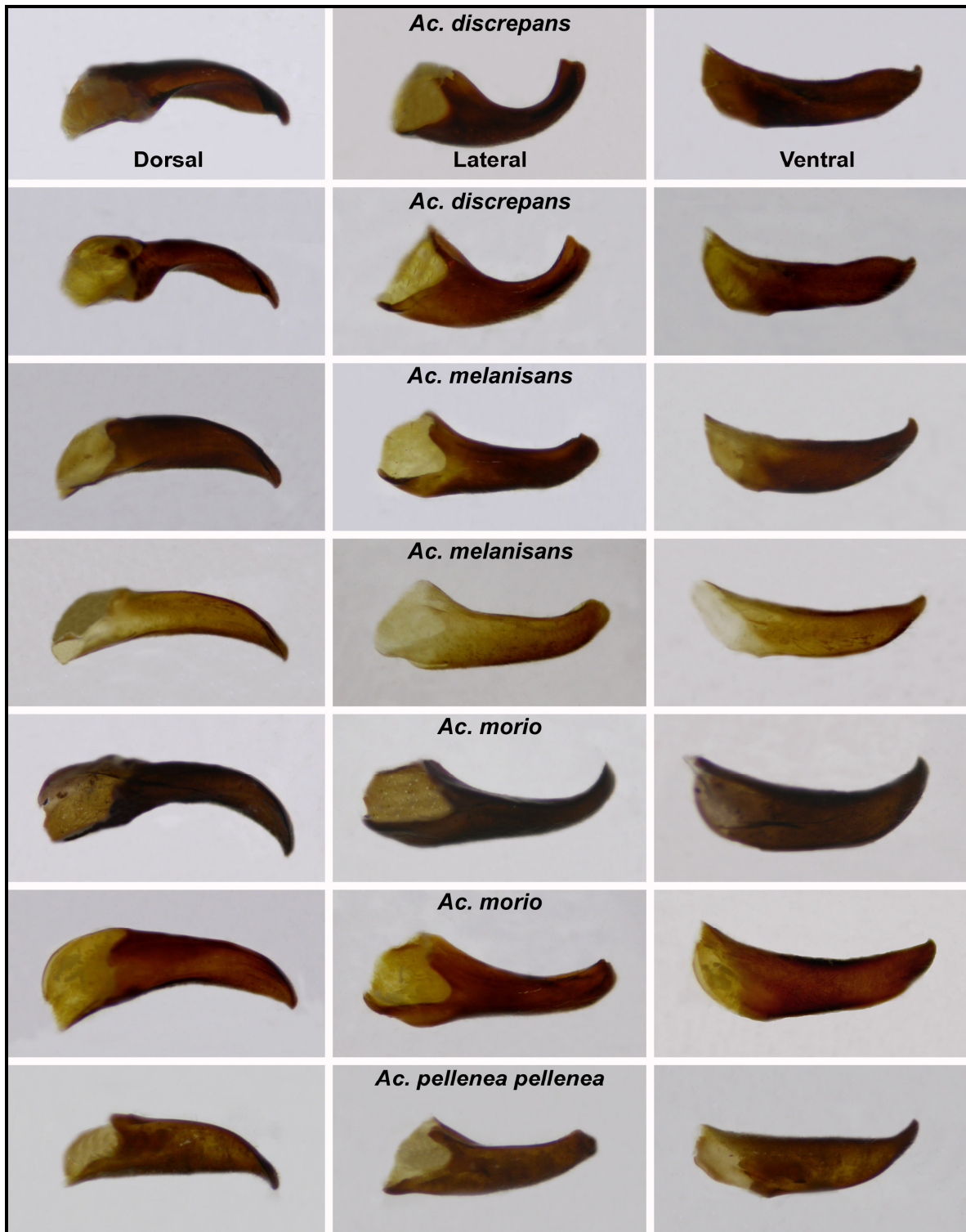
8-6. Valvas em vistas dorsal, lateral e ventral (continuação).



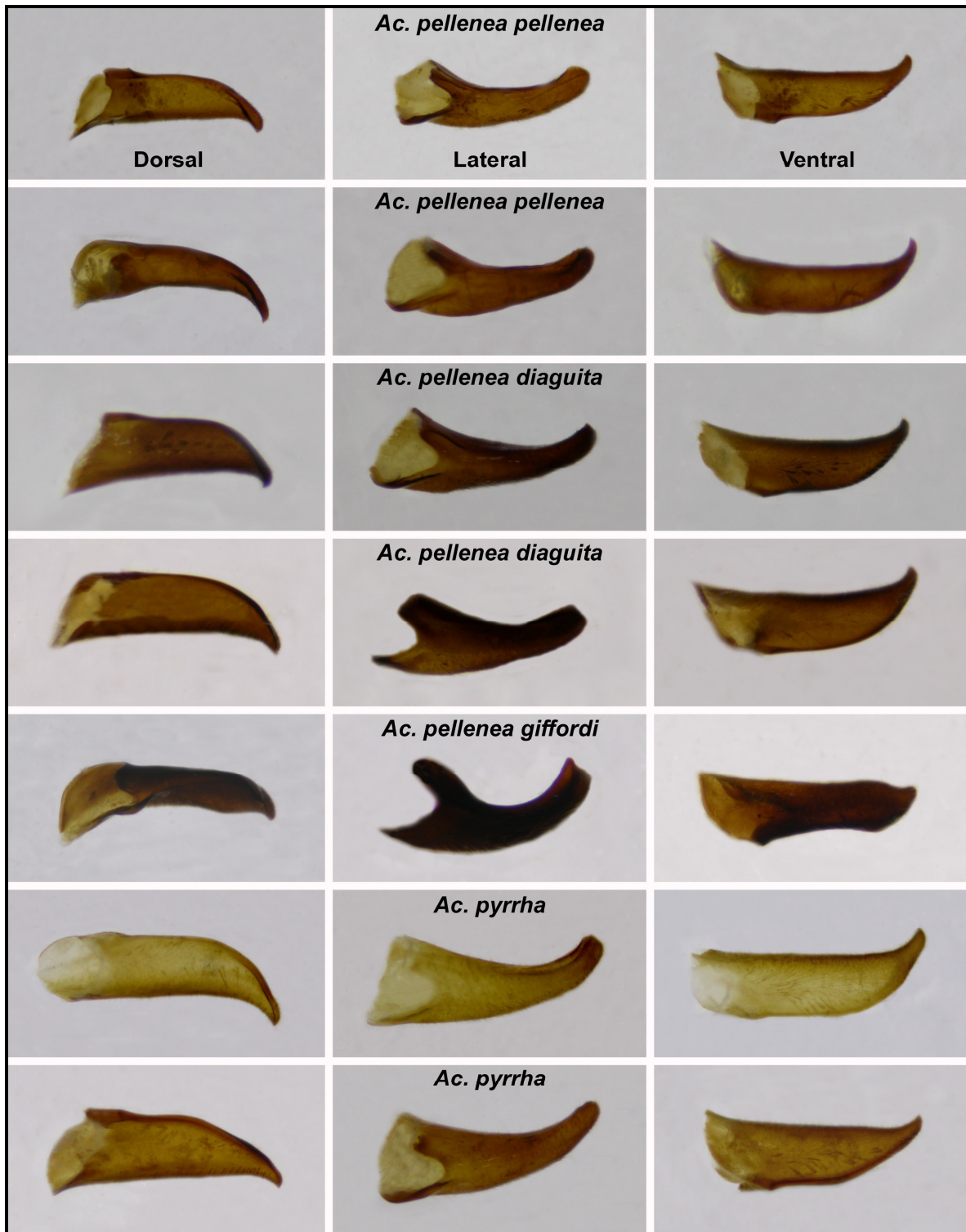
8-6. Valvas em vistas dorsal, lateral e ventral (continuação).



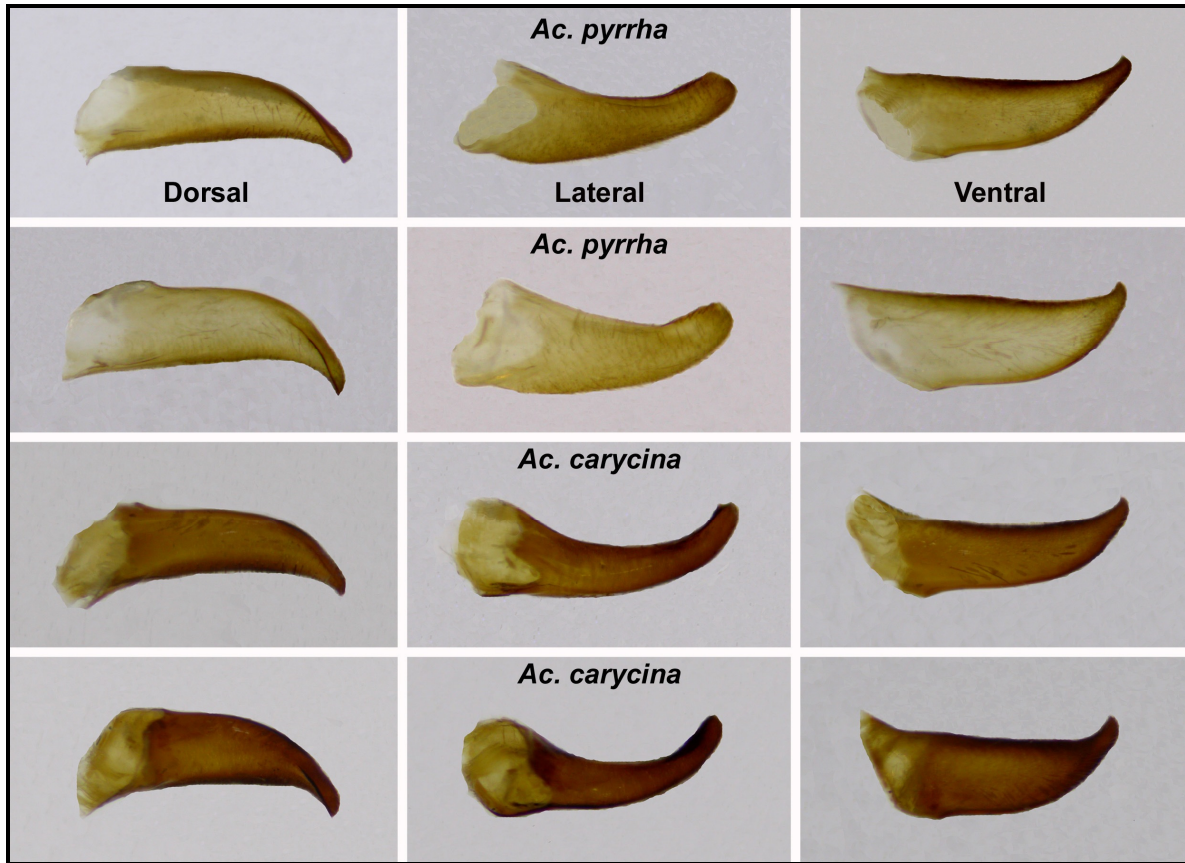
8-6. Valvas em vistas dorsal, lateral e ventral (continuação).



8-6. Valvas em vistas dorsal, lateral e ventral (continuação).



8-6. Valvas em vistas dorsal, lateral e ventral (continuação).



8-6. Valvas em vistas dorsal, lateral e ventral (continuação).

Tabela 1: Número de indivíduos imaturos e adultos analisados.

Espécie	Macho	Fêmea	Número de indivíduos			
			Ovo	1º instar	Último instar	Pupa
<i>Actinote</i> sp.	8	2	>10	>10	4	7
<i>Actinote alalia</i>	3	0	>10	>10	—	—
<i>Actinote bonita</i>	3	1	—	>10	2	8
<i>Actinote brylla</i>	3	1	—	>10	3	8
<i>Actinote canutia</i>	6	2	—	>10	4	12
<i>Actinote carycina</i>	4	1	>10	>10	4	3
<i>Actinote catarina</i>	3	1	—	—	—	—
<i>Actinote conspicua</i>	3	2	—	>10	—	1
<i>Actinote dalmeidai</i>	7	3	>10	>10	—	6
<i>Actinote discrepans</i>	5	3	—	—	3	4
<i>Actinote genitrix</i>	7	1	>10	>10	2	—
<i>Actinote melanisans</i>	4	1	—	>10	—	13
<i>Actinote morio</i>	6	2	—	—	—	—
<i>Actinote mamita</i>	3	2	>10	>10	3	2
<i>Actinote parapeles</i>	9	1	>10	>10	6	—
<i>Actinote pellenea pellenea</i>	5	2	>10	>10	1	2
<i>Actinote pellenea auloeda</i>	1	1	—	—	—	—
<i>Actinote pellenea diaguita</i>	2	0	—	—	—	—
<i>Actinote pellenea giffordi</i>	2	1	—	—	—	—
<i>Actinote pyrrha</i>	10	3	>10	>10	>10	6
<i>Actinote pratensis</i>	2	1	—	>10	5	8
<i>Actinote quadra</i>	3	1	>10	>10	—	1
<i>Actinote rhodope</i>	5	3	>10	>10	5	1
<i>Actinote rufina</i>	3	2	>10	>10	—	2
<i>Actinote surima surima</i>	7	2	—	>10	1	10
<i>Actinote surima perisa</i>	2	1	—	—	—	—
<i>Actinote thalia</i> ssp. 1	1	0	—	—	—	—
<i>Actinote thalia</i> ssp. 2	1	1	—	—	—	—
<i>Actinote zikani</i>	3	2	>10	>10	3	5

Tabela 2: Todas as espécies descritas de *Actinote* (nem todas as subespécies de *Ac. pellenea* e *Ac. thalia* foram incluídas (ver Paluch 2006); em negrito os táxons que foram utilizados na análise).

Espécie
<i>Actinote</i> sp. nov.
<i>Actinote alalia</i> (C. Felder & R. Felder, 1860)
<i>Actinote alberti</i> Nield & Romero, 2008
<i>Actinote ballettae</i> Nield & Romero, 2008
<i>Actinote bonita</i> Penz, 1996
<i>Actinote brylla</i> Jordan, 1913
<i>Actinote canutia</i> (Hopffer, 1874)
<i>Actinote carycina</i> Jordan, 1913
<i>Actinote catarina</i> Penz, 1996
<i>Actinote conspicua</i> Jordan, 1913
<i>Actinote dalmeidai</i> Francini, 1996
<i>Actinote discrepans</i> D’Almeida, 1958
<i>Actinote eberti</i> Francini, Freitas & Penz, 2004
<i>Actinote furtadoi</i> Paluch, Casagrande & Mielke, 2006
<i>Actinote genitrix genitrix</i> D’Almeida, 1922
<i>Actinote genitrix costae</i> Nield, 2008
<i>Actinote guatemalena guatemalena</i> (Bates, 1864)
<i>Actinote guatemalena veraecrucis</i> Jordan, 1913
<i>Actinote kennethi</i> Freitas, Willmott & Hall, 2009
<i>Actinote lapitha lapitha</i> (Staudinger, 1885)
<i>Actinote lapitha calderoni</i> Schaus, 1920
<i>Actinote latior</i> Jordan, 1913
<i>Actinote melampeplos</i> Godman & Salvin, 1881
<i>Actinote melanisans</i> Oberthür, 1917
<i>Actinote morio morio</i> Oberthür, 1917
<i>Actinote morio beckeri</i> Paluch, Casagrande & Mielke, 2006
<i>Actinote mamita mitama</i> (Schaus, 1902)
<i>Actinote mamita mamita</i> (Burmeister, 1861)
<i>Actinote mirnae</i> Paluch & Mielke, 2006
<i>Actinote mielkei</i> Paluch & Casagrande, 2006
<i>Actinote parapeles parapeles</i> Jordan, 1913
<i>Actinote parapeles ochreana</i> Hayward, 1931
<i>Actinote pellenea pellenea</i> Hübner, [1821]
<i>Actinote pellenea auloeda</i> Oberthür, 1917
<i>Actinote pellenea diaguita</i> Hayward, 1931
<i>Actinote pellenea giffordi</i> Paluch, Casagrande & Mielke, 2006
<i>Actinote pyrrha pyrrha</i> (Fabricius, 1775)
<i>Actinote pyrrha crucis</i> Jordan, 1913
<i>Actinote pratensis</i> Francini, Freitas & Penz, 2004
<i>Actinote quadra</i> (Schaus, 1902)
<i>Actinote rhodope</i> D’Almeida, 1923
<i>Actinote romeroi</i> Nield & Costa, 2008
<i>Actinote rufina</i> Oberthür, 1917

Actinote surima surima (Schaus, 1902)
Actinote surima perisa Jordan, 1913
Actinote thalia ssp. 1
Actinote thalia ssp. 2
Actinote zikani D'Almeida, 1951

Tabela 3: Áreas de endemismo das espécies estudadas e os respectivos códigos utilizados na análise biogeográfica (0 = ausência; 1 = presença).

Códigos de áreas	A	B	C	D	E	F
Táxons / Áreas	Andes	América Central	Serra do Mar Norte	Serra do Mar Sul	Planalto Central	Planície Amazônia
<i>Actinote dicaeus</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Actinote genitrix</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Actinote eberti</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Actinote mamita</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Actinote canutia</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Actinote quadra</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Actinote bonita</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Actinote conspicua</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Actinote sp.</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Actinote alalia</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Actinote parapheles</i>	0	0	1	1	1	0
<i>Actinote rhodope</i>	0	0	1	1	1	0
<i>Actinote discrepans</i>	0	0	1	1	1	0
<i>Actinote pratensis</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Actinote thalia</i>	1	1	0	0	0	0
<i>Actinote brylla</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Actinote zikani</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Actinote surima</i>	0	0	1	1	1	0
<i>Actinote rufina</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Actinote catarina</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Actinote dalmeidai</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Actinote morio</i>	0	0	1	0	1	0
<i>Actinote melanisans</i>	0	0	1	1	1	0
<i>Actinote latior</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Actinote pyrrha</i>	1	0	1	1	1	1
<i>Actinote pellenea</i>	1	0	1	1	1	1
<i>Actinote carycina</i>	0	0	1	1	1	0
<i>Actinote melampeplos</i>	1	1	0	0	0	0
<i>Actinote guatemalena veraecrucis</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Actinote guatemalena guatemalena</i>	0	1	0	0	0	0