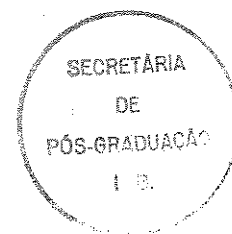


UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



**ESTUDOS MACRO E MICROEVOLUTIVOS NAS
BORBOLETAS ITHOMIINAE (NYMPHALIDAE)**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato a)
Paulo César Motta
e aprovada pela Comissão Julgadora.

30/03/98 *Keith S. Brown Jr.*

Paulo César Motta

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

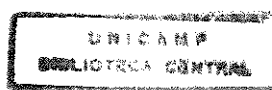
TESE APRESENTADA AO INSTITUTO DE BIOLOGIA DA UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE CAMPINAS, COMO REQUISITO PARCIAL PARA A OBTENÇÃO DO
GRAU DE DOUTOR EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, ÁREA DE ECOLOGIA

CAMPINAS - SÃO PAULO

1998

M858e

34251/BC



**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

Motta, Paulo César

M858e Estudos macro e microevolutivos nas borboletas Ithomiinae
(Nymphalidae) / Paulo César Motta. -- Campinas, SP:[s.n.], 1998.
160f.: ilus.

Orientador: Keith Spalding Brown Junior
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Biologia.

1. Lepidoptera. 2. Larva. 3. Evolução. I. Brown Junior, Keith
Spalding. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
III. Título.

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	UNICAMP
	M 858e
V.	EL
TOMBO B	34251
PROC.	395/98
C	☐
D	☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	16/06/98
N.º CPD	

CM.00112603-0

Campinas, 30 de março de 1998

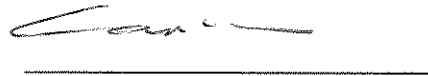
BANCA EXAMINADORA

TITULARES

Prof. Dr. Keith Spalding Brown Jr. (Orientador)



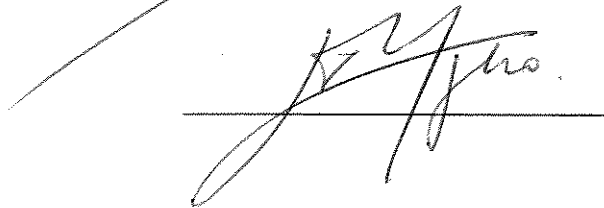
Prof. Dr. Carlos Roberto F. Brandão



Prof. Dr. João Vasconcellos-Neto



Prof. Dr. Louis Bernard Klaczko

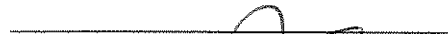


Prof. Dr. Olaf H. H. Mielke

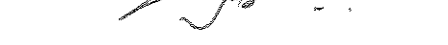


SUPLENTES

Prof. Dr. José Roberto Trigo



Prof. Dr. Ronaldo Bastos Francini



Ismália ensandecida no alto da torre
perdida entre o grande e o pequeno
querendo estar nos dois lugares
ao mesmo tempo
e
ao mesmo tempo
distante dos dois
tempo ou espaço
interior ou exterior
procustianamente tudo ou nada
percebendo finalmente e tardiamente
que a existência e a inexistência
são duas faces da mesma demência

Dedico este trabalho à memória do meu pai, Zacarias José Motta, e aos meus filhos, Raon e Nami.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Prof. Dr. Keith S. Brown Jr., pela amizade, apoio, discussões e paciência. Por ter sido condescendente e rigoroso, quase sempre nos momentos e situações apropriadas.

Ao Prof. Dr. Mário Antônio Spanó, do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia, pelo empréstimo da sala, instalações, lupa e microscópio.

Aos colegas do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília, pelo apoio, estímulo e compreensão pela demora. Em particular quero agradecer ao Prof. Kiniti Kitayama pela acolhida e convivência e pelo empréstimo do microscópio e câmara clara.

Aos colegas Alexandre Ruszczyk, André Victor Lucci Freitas e José Roberto Trigo pelo estímulo. Ao André também pelo empréstimo de material (larvas de primeiro estágio de diversas espécies) e discussões sobre os itomíneos.

Aos professores que realizaram o exame prévio desta tese, cujas críticas, sugestões e opiniões muito contribuíram: Dr. Louis Bernard Klaczko (Depto. de Genética e Evolução, UNICAMP), Dr. Ronaldo Bastos Francini (Universidade Católica de Santos), Dr. Carlos Roberto F. Brandão (Museu de Zoologia/USP), Dr. Olaf H. H. Mielke (Depto. de Zoologia, UFPR).

A Cláudia, minha companheira nesta grande jornada que é a vida, por todo este tempo de convívio e aprendizado conjunto.

A minha mãe e meus irmãos, pelo incentivo e carinho. Aos meus sogros, D. Marina e Sr. Hélio, pelo apoio e infraestrutura em Campinas.

As dezenas de pessoas que, ao adentrarem no recinto onde examinava as larvas imersas em óleo de cravo, exclamavam: “que cheiro horrível, como você suporta?”

As centenas de moradores do interior do Brasil, donos de manacás, que me receberam, mesmo não acreditando que alguém estivesse realmente procurando “mandruvá”.

Ao CNPq, pela bolsa de pós-graduação e à Reitoria da UnB, pelo auxílio financeiro para uma última viagem de coleta.

ÍNDICE

Resumo	xiv
Abstract	xv
Introdução geral	1
Capítulo 1. Estudo macroevolutivo: Relações filogenéticas de Ithomiinae com base nas larvas de primeiro estágio	3
Introdução	4
1. Biossistemática de Ithomiinae	4
2. Estudos com larvas de Lepidoptera	5
3. Princípios da sistemática filogenética	8
4. Objetivos	11
Materiais e Métodos	12
1. Espécies estudadas	12
2. Preservação e exame das larvas	12
3. Delineamento dos caracteres	13
4. Polarização dos caracteres	15
5. Programas utilizados	15
Resultados e Discussão	16
1. Descrição das larvas de 1º estágio e lista de caracteres	16
A. Cabeça	16
B. Labro	27
C. Mandíbula	29

D. Corpo	30
Características gerais	31
Protórax	32
Meso e Metatórax.....	36
Abdômen.....	37
2. Relações filogenéticas	40
A. Análises filogenéticas	40
B. Utilizando subconjuntos de caracteres	54
C. Considerações sobre os caracteres.....	52
Avaliação dos caracteres.....	52
Confiabilidade da filogenia obtida.....	56
D. Considerações sobre a filogenia de Ithomiinae.....	57
Comparação dos resultados com a literatura	57
As tribos de Ithomiinae	58
Ithomiinae e seus parentes próximos	59
 Capítulo 2. Estudo microevolutivo: Variação geográfica das larvas de <i>Methona</i> no	
Planalto Central	65
Introdução	66
1. As borboletas do gênero <i>Methona</i>	66
2. Objetivos	73
Materiais e Métodos	74
1. Diversidade fenotípica em Uberlândia (MG).....	74
2. Distribuição e variação geográfica nas larvas de <i>Methona</i>	75

Resultados e Discussão	76
1. Diversidade fenotípica da população de Uberlândia	76
A. Larvas	76
B. Biologia dos imaturos	83
2. Populações do Planalto Central	86
A. Localidades visitadas	86
B. Variação geográfica no padrão de coloração das larvas de <i>Methona</i>	89
Populações do Sul e Sudeste	89
Populações do Nordeste: <i>M. singularis</i>	89
Populações do Norte	92
Populações do Planalto Central	95
Limites da distribuição de <i>Methona</i> no Brasil central	97
C. Variabilidade das pupas e dos adultos	97
D. Variação intrapopulacional	104
E. Variação interpopulacional	105
Características correlacionadas	105
Relações fenéticas e filogenéticas entre as populações	110
3. Significados da diversidade fenotípica em Uberlândia	114
4. Origem biogeográfica das populações do Planalto Central	116
5. Status taxonômico das populações do Planalto Central	119
6. Estudos futuros	124
Conclusões	125
Bibliografia	129
Anexos	141

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Denominação das suturas da cápsula cefálica.....	19
Figura 2. Quetotaxia da fronte e clipeo, caracteres 1, 2, 5, 6, 7 e 8.....	19
Figura 3. Quetotaxia da região adfrontal, caracteres 11 e 13.....	19
Figura 4. Quetotaxia da região anterior, caracteres 15 a 19	21
Figura 5. Quetotaxia da região posterior, caracteres 21 a 25	21
Figura 6. Detalhe do caráter 24, posição de Pb.....	22
Figura 7. Detalhe do caráter 30	22
Figura 8. Quetotaxia das regiões lateral (27 e 28) e ocelar (29, 30, 31, 34 e 35).....	24
Figura 9. Quetotaxia da região ocelar (36) e vertical (49).....	24
Figura 10. Quetotaxia das regiões subocelar (39 a 43, 45) e genal (46 e 48).....	25
Figura 11. Detalhe dos caracteres 42 e 43	25
Figura 12. Caracteres do labro	28
Figura 13. Mandíbula, mostrando os dentes molares (1 a 5)	28
Figura 14. Detalhe do caráter 77, tamanho relativo das cerdas.....	33
Figura 15. Diagrama ilustrando o padrão de distribuição do número de ganchos nas propernas A3-6 das espécies estudadas	33
Figura 16. Quetotaxia do protórax: (A) <i>Danaus plexippus</i> , (B) <i>Anetia briarea</i> , (C) <i>Lycorea cleobaea</i> , (D) <i>Tellervo zoilus</i> , (E) <i>Tithorea harmonia</i> , (F) demais Ithomiinae	35
Figura 17. Quetotaxia do meso e metatórax (<i>Scada karschina</i>)	36
Figura 18. Quetotaxia do abdômen (<i>Hypothyris euclea</i>)	38
Figura 19. Análise do PAUP, tamanho de 562 passos, i.c. = 0,240	42
Figura 20. Análise do PAUP, tamanho de 562 passos, i.c. = 0,240	43

Figura 21. Análise do PAUP, tamanho de 562 passos, i.c. = 0,240	44
Figura 22. Análise do PAUP, tamanho de 562 passos, i.c. = 0,240	45
Figura 23. Análise do Hennig86. Tamanho de 563 passos, índice de consistência é 23 e o de retenção é de 43.....	46
Figura 24. Análise do Hennig86. Tamanho de 376 passos, índice de consistência é 58 e o de retenção é de 74. Consenso de 3 árvores, com “xs w”	47
Figura 25. Resumo das relações filogenéticas entre os principais grupos formados	48
Figura 26. Hipótese sobre as relações filogenéticas entre as tribos de Ithomiinae	60
Figura 27. Possíveis relações filogenéticas entre Danainae, Ithomiinae e <i>Tellervo</i>	62
Figura 28. Relações filogenéticas entre Danainae, Ithomiinae e <i>Tellervo</i>	63
Figura 29. Exemplar de <i>Methona themisto</i> de Goiânia (GO).....	67
Figura 30. Exemplar de <i>Brunfelsia uniflora</i>	68
Figura 31. Distribuição das espécies e subespécies de <i>Methona</i> na América do Sul, segue os mapas III, IV e V de Lamas (1973)	71
Figura 32. Distribuição das espécies e subespécies de <i>Methona</i> na América do Sul, segue a Fig. 4.3 de Brown (1987b)	72
Figura 33. Padrões encontrados no protórax da larva de 1 ^o estágio de Uberlândia	78
Figura 34. Padrões encontrados nos segmentos 3 a 6 do abdômen da larva de 5 ^o estágio de Uberlândia e região.	78
Figura 35. Alguns padrões fenotípicos das larvas (5 ^o estágio) de Uberlândia e região.....	80
Figura 36. Tempo médio de duração de cada estágio (em dias)	85
Figura 37. (a) Larva de 5 ^o estágio de <i>Methona themisto</i> e de (b) <i>Methona singularis</i>	90
Figura 38. Padrões dos segmentos A3-6. (a) larva de 3 ^o de <i>Methona singularis</i> e (b) de 5 ^o estágio; (c-e) larva de 5 ^o estágio de <i>Methona themisto</i> da região de Brasília.....	91

Figura 39. Padrões das larvas de (a) <i>Methona megisto</i> e (b) <i>Methona confusa</i> .	93
Figura 40. Larvas de 5º estágio de <i>Methona themisto</i> da região de Brasília.	96
Figura 41. Pupas de <i>Methona themisto</i> , e os caracteres A e B. Ipameri, Rio de Janeiro, João Pessoa, Uberlândia.	99
Figura 42. Pupas de <i>Methona themisto</i> , e os caracteres A e B. Goiânia, Uberlândia e Estrela do Sul	100
Figura 43. Pupas. <i>Methona confusa</i> e <i>Methona megisto</i> .	101
Figura 44. Esquema de uma pupa mostrando as manchas pretas.	103
Figura 45. Esquema da asa posterior, lado ventral, mostrando a variação na intensidade do preto na veia CuA ₁ .	103
Figura 46. Características dos adultos, intensidade da faixa preta na veia CuA ₁ .	104
Figura 47. Dendrograma dos caracteres.	108
Figura 48. Mapa com a ocorrência de <i>Methona themisto</i> nos locais visitados	109
Figura 49. Agrupamento das cidades. Coeficiente de Jaccard, método UPGMA.	111
Figura 50. Relações filogenéticas entre as populações	113
Figura 51. Resumo das relações filogenéticas entre as populações.	114
Figura 52. Distribuição resumida e atualizada de <i>Methona themisto</i> no Planalto Central	118
Figura 53. Algumas possibilidades de fluxo gênico entre as populações de <i>Methona themisto</i> do Planalto Central e outras populações.	122

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. A história sistemática das tribos de Ithomiinae.	6
Tabela 2. Estudos utilizando larvas para a classificação de grupos de Lepidoptera.	7
Tabela 3. Espécies examinadas, com os códigos utilizados neste trabalho.	14
Tabela 4. Partes da cápsula cefálica, com a denominação e classificação das cerdas.	17
Tabela 5. Número de cerdas por segmento do corpo, e o nº de ganchos nas propernas.	34
Tabela 6. Matriz resultante, com 99 caracteres e 33 táxons.	39
Tabela 7. Combinações de Hold e Addseq, análise do PAUP.	41
Tabela 8. Grupos monofiléticos e respectivos códigos. Análise PAUP.	41
Tabela 9. Índice de consistência dos caracteres, com relação a Fig. 19.	41
Tabela 10. Análises filogenéticas com subconjuntos de caracteres, PAUP.	53
Tabela 11. Ocorrência de anomalias nos caracteres e nas espécies estudadas.	55
Tabela 12. Supostas tribos de Ithomiinae.	61
Tabela 13. Caracteres utilizados para avaliar as relações filogenéticas entre Danainae, Ithomiinae e <i>Tellervo</i>	63
Tabela 14. Conspecto do gênero <i>Methona</i> Doubleday, 1847.	70
Tabela 15. Lista dos caracteres, com seus respectivos estados, utilizada para descrever e categorizar a larva de <i>Methona</i>	77
Tabela 16. Descrições, utilizando os caracteres da Tab. 15, dos padrões de listras e coloração das Figuras 33, 34, 35 e 40.	79
Tabela 17. Total de descrições do padrão de listras e coloração em larvas de <i>Methona</i>	82
Tabela 18. Mudanças entre estádios sucessivos.	82
Tabela 19. Tempo de desenvolvimento de indivíduos de Uberlândia e região.	84

Tabela 20. Tempo de desenvolvimento das pupas. Indivíduos de Uberlândia e Brasília.	84
Tabela 21. Tempo médio de duração de cada estágio na estação seca e na chuvosa.	
Populações de Uberlândia e região	85
Tabela 22. Tempo médio de desenvolvimento de cada estágio nas populações de	
Goiânia e Anápolis	86
Tabela 23. Localidades visitadas	87
Tabela 24. Espécimens de <i>Methona</i> da coleção do Museu Goeldi.....	95
Tabela 25. Número de indivíduos (pupas) com as características examinadas.	98
Tabela 26. Número de indivíduos (n=273) em cada categoria da intensidade da faixa	
preta da veia CuA ₁ da asa posterior	102
Tabela 27. Quantificação da variação geográfica das larvas no Planalto Central.....	106
Tabela 28. Tipos de padrões fenotípicos por estágio, em cidades do Planalto Central.	107
Tabela 29. Principais diferenças nas larvas de 5º estágio entre as populações de Uberaba,	
Uberlândia, Ipameri, Brasília e João Pessoa.....	112
Tabela 30. Lista de caracteres para filogenia. Grupo externo: Acre.....	112
Tabela 31. Matriz de caracteres para filogenia.....	113

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Árvores filogenéticas resultantes de subconjuntos de caracteres. Análises do PAUP (consenso)	141
Anexo 2. Padrões das larvas de <i>Methona themisto</i> de Uberlândia (MG). Nº (código de identificação do indivíduo), o estágio e a lista dos estados de caracteres 1 a 9.	155
Anexo 3. Descrições das larvas, com o código da cidade e o estágio.	157
Anexo 4. Ocorrência dos caracteres nas localidades (formato: "caráter.estado"), com as porcentagens da Tabela 12 transformadas em 0 (ausência: de 0 a 5%) e 1 (presença: de 6 a 95%).....	161
Anexo 5. Viagens de coletas de <i>Methona</i> (ou "A saga do mandruvá rajado").	162

RESUMO

Este estudo faz uma ligação entre duas abordagens que podem contribuir para uma melhor compreensão da evolução de um grupo de borboletas. A subfamília Ithomiinae foi investigada nos aspectos macroevolutivos, onde tentou-se estabelecer os eventos cladogenéticos, utilizando-se da morfologia das larvas de primeiro estágio para a geração de hipóteses de relacionamento filogenético entre gêneros e tribos. A quetotaxia (o estudo do arranjo de cerdas em estruturas e corpo da larva) de 35 espécies de Ithomiinae e 3 espécies de Danainae (143 indivíduos), obtida a partir do exame da cápsula cefálica, labro, mandíbula e corpo, foi utilizada para delinear 99 caracteres taxonômicos. As relações filogenéticas dentro de Ithomiinae (usando os programas PAUP e Hennig) foram avaliadas. Os grupos monofiléticos formados não correspondem às tribos reconhecidas atualmente. Os caracteres também foram úteis para discutir a posição filogenética de *Tellervo* (o único gênero não Neotropical dos Ithomiinae) com Danainae e Ithomiinae.

Na abordagem microevolutiva, foi estudada a variação geográfica (fenotípica) nas populações de *Methona* do Planalto Central, principalmente das larvas, e as diferenças com relação a outras populações do Brasil. Foram visitadas 82 localidades do Planalto Central, onde 629 plantas (*Brunfelsia* sp., manacá) foram inspecionadas a procura de larvas, sendo coletados e descritos 614 indivíduos, mapeando-se a distribuição destes organismos. Relata-se a extrema variação fenotípica e sua amplitude geográfica, e compara-se com as outras populações do Sul, Sudeste, Nordeste e Norte. O estudo das larvas das populações do Planalto Central indicam provavelmente uma nova entidade taxonômica para esta que é uma das borboletas urbanas mais comuns em boa parte do território brasileiro.

ABSTRACT

The subfamily Ithomiinae was investigated from the point of view of macroevolution, in search for cladogenetic events, using the first instar larval morphology for the generation of hypotheses about the phylogenetic relationships between genera and tribes. The chaetotaxy (the study of setal distribution on the body and other structures of larvae) of 35 Ithomiinae and 3 Danainae species (143 individuals), derived from examination of the head capsule, labrum, mandible and body was used to delineate 99 taxonomic characters. Phylogenetic relationships in the Ithomiinae were evaluated, using PAUP and Hennig programs. The monophyletic groups do not correspond to tribes generally accepted. Some characters were important in the discussion about the phylogenetic position of *Tellervo* (the only non-Neotropical Ithomiinae genus).

In the microevolutionary approach, geographic (phenotypic) variation was studied in *Methona* populations of the Central Plateau, mainly of the larvae, and their differences with relation to other populations in Brazil. Caterpillars were sought in 82 localities in Central Brazil; 629 plants (*Brunfelsia* sp., the “manacá”) were inspected. In all, 614 individual larvae were collected, described and their geographic distribution mapped. The astonishing phenotypic variation and its geographic extent were recorded and compared with that of other populations (South, Southeast, North and Northeast of Brazil). The study of the larvae of the Central Plateau population indicated a probably new taxonomic entity for this species, one of the more common urban butterflies in Brazil.

INTRODUÇÃO GERAL

As borboletas adultas da subfamília Ithomiinae são consideradas aposemáticas, e representam modelos impalatáveis nas proposições clássicas dos mimetismos Batesiano e Mülleriano, sendo relativamente abundantes em florestas tropicais úmidas. É uma subfamília restrita à região Neotropical (Fox, 1940), com exceção do gênero *Tellervo*, da região australiana. As larvas alimentam-se de folhas, sendo Solanaceae a família preponderante de plantas hospedeiras. As exceções conhecidas são os gêneros *Tellervo*, *Elzunia*, *Tithorea* e *Aeria* que se alimentam de Apocynaceae, e *Hyposcada* que utiliza Gesneriaceae além de Solanaceae (Gilbert & Ehrlich, 1970; Drummond, 1976; Muyschondt et al., 1976; Haber, 1978; Young, 1978; Brown, 1985; Drummond & Brown, 1987; J. Mallet, com. pessoal).

Este grupo de borboletas já representou um papel importante no desenvolvimento de muitas teorias ecológicas, entre elas a do mimetismo e a da coevolução entre insetos e plantas (Brown, 1985, 1987a; Drummond, 1986; Brown *et al.*, 1991), e estudos recentes abrangem ecologia química, ecologia de comunidades e de populações, sistemática e evolução, comportamento e biologia da conservação.

Este trabalho tenta relacionar estudos macro e microevolutivos nas borboletas desta subfamília. Os resultados do processo da evolução se manifestam em diferentes escalas temporais e espaciais. As mudanças que podem ser observadas em populações locais em um espaço de tempo relativamente curto, ocorrendo a taxas rápidas o suficiente para se manifestarem como alterações dentro de uma única linhagem da espécie (padrões dentro-da-espécie) são incluídas dentro do domínio da microevolução. Alternativamente, os processos que ocorrem a taxas mais lentas, de forma que seus efeitos são manifestados em padrões entre-espécies, são considerados como macroevolução (Brooks & McLennan, 1991), ou seja, são as mudanças evolutivas em uma escala muito mais ampla, resultando nas maiores diferenças ao nível do organismo através das quais muitas espécies e essencialmente todos os grupos taxonômicos superiores são distinguidos (por exemplo, mudanças na morfologia, anatomia, comportamento e na capacidade de hibridizar).

O primeiro capítulo, que lida com a abordagem macroevolutiva, estuda a morfologia externa da larva de primeiro estágio destas borboletas com o intuito de elaborar hipóteses sobre as relações filogenéticas entre elas, estabelecendo os principais eventos cladogenéticos na subfamília, os quais forneceriam indícios sobre a evolução dos gêneros e espécies deste grupo.

O segundo capítulo, que lida com aspectos microevolutivos, estuda a variação geográfica (fenotípica) nas populações de *Methona* do Planalto Central, principalmente com relação às larvas, e suas diferenças com relação a outras populações do Brasil. Registra-se, provavelmente, um processo de “especiação em andamento” desta que é uma das borboletas urbanas mais comuns em boa parte do território brasileiro.

Os princípios da sistemática filogenética são aqui empregados, com formas, conteúdos e intensidades diferentes, com o intuito de relacionar estas duas pesquisas. Elas permitiram uma análise evolutiva holística do grupo, tentando examinar como as propriedades de indivíduos ou espécies se manifestam como resultados da sua história genealógica e das pressões do seu ambiente passado (inferência) e presente.

CAPÍTULO 1

ESTUDO MACROEVOLUTIVO:

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DE ITHOMIINAE

COM BASE NAS LARVAS DE PRIMEIRO ESTÁDIO

INTRODUÇÃO

1. BIOSISTEMÁTICA DE ITHOMIINAE

Embora intimamente relacionados e morfologicamente similares, os itomíneos diferem bastante em padrão de venação da asa, comportamento e estratégia reprodutiva (Drummond, 1976). O pincel de pêlos dos machos e a venação das asas posteriores em ambos os sexos oferecem caracteres suficientes para distinguir os gêneros. Outros caracteres podem ser usados, como venação das asas anteriores, genitália do macho, antenas e pernas (Fox, 1940). Estas e outras características são as utilizadas para o agrupamento de gêneros nas tribos dentro desta subfamília.

Conforme a visão ou técnica utilizada por um pesquisador, pode-se juntar ou separar grupos taxonômicos; a história da classificação/taxonomia/filogenia de muitos dos grupos de animais é cíclica, passando por expansões, reduções e novas expansões. Tenta-se aproximar a algo que ainda não se tem capacidade de imaginar, que é a extrema complexidade das interrelações de parentesco entre os organismos. Trabalha-se em cima da suposição de que um único ancestral originou todas as espécies atuais através, principalmente, da evolução por seleção natural. Não é fácil decidir se os resultados obtidos em estudos filogenéticos estão apenas parcialmente certos ou até completamente equivocados.

A história sistemática das borboletas Ithomiinae (Tab. 1) não é exceção. O número de tribos reconhecidas era 3 (Fox, 1940), 8 (Fox, 1961), 9 (D'Almeida, 1978; Mielke & Brown, 1979) e até 14 (Brown, 1985, 1987a). Motta (1989) analisou características do ovo de 28 espécies, e embora não tenha definido tribos devido ao número limitado de gêneros, identificou 3 amplos grupos monofiléticos. Brown & Freitas (1994) reconheceram 11 tribos.

Fox fez a revisão das tribos Tithoreini, Melinaeini, Mechanitini e Napeogenini (Fox, 1940, 1949, 1956, 1960, 1961, 1965, 1967; Fox & Real, 1971) e Brown (1977) estudou a sistemática e biologia dos Ithomiinae, principalmente de Ithomiini, Oleriini, Dircennini e Godyridini.

O estudo das relações filogenéticas entre os gêneros de Ithomiinae foi primeiro realizado por Brown (1985, 1987a) usando uma “análise total” a partir de uma matriz com 90 caracteres oriundos do ovo, larva de 5º estágio, pupa e adulto (comportamento, química, morfologia da asa, perna e genitália do macho). Motta (1989), utilizando 28 espécies, elaborou uma filogenia baseada em 32 caracteres da escultura coriônica dos ovos, bem como uniu esta matriz com as citadas acima. Brown & Freitas (1994) utilizaram 60 características macroscópicas do ovo, larva (com 3 caracteres da larva de primeiro estágio) e pupa de 47 gêneros.

2. ESTUDOS COM LARVAS DE LEPIDOPTERA

Em insetos holometábolos a pressão seletiva é diferente sobre ovos, larvas, pupas e adultos, resultando em evolução qualitativamente diferente em cada fase. Apesar do ideal ser talvez uma análise holística de relações filogenéticas entre unidades evoluídas, às vezes, é mais eficiente priorizar alguma fase de desenvolvimento, por interesse, tempo ou disponibilidade de material ou simples coerência. Com relação à fase larval, que é o caso do presente trabalho, que tipo de caráter morfológico externo utilizar? Qual estágio priorizar?

Caracteres de larvas como cerdas no corpo e na cabeça, peças bucais e pernas têm sido utilizados na classificação de diversos grupos de lepidópteros (Tab. 2). Recentemente está aumentando o número de trabalhos com abordagem cladística. **Quetotaxia** (o estudo do arranjo de cerdas no corpo da larva) é muito utilizada em descrições e caracterizações morfológicas, pois é uma abordagem relativamente simples, com bom conteúdo informativo e os padrões obtidos são facilmente comparáveis com outros táxons: praticamente cada número de revistas como **Journal of Research on the Lepidoptera** e **Journal of the Lepidopterists' Society** trazem exemplos.

Que estágio priorizar para estudos de quetotaxia? Sabe-se que as larvas mais maduras podem apresentar cerdas assimétricas sem número ou posição definida. Assim, o estudo da quetotaxia é mais fácil com cerdas primárias e subprimárias da larva de primeiro

Tabela 1. A história sistemática das tribos de Ithomiinae. Os nomes entre colchetes correspondem ao nome atual do táxon.

Fox (1940)	Fox (1961)	D'Almeida (1978)	Mielke & Brown (1979)	Brown (1985, 1987a)	Brown & Freitas (1994)
TITHOREINI	TITHOREINI	TITHOREINI	TITHOREINI	TELLERVINI	TELLERVINI
<i>Tithorea</i>	<i>Roswellia</i>	<i>Roswellia</i>	<i>Roswellia</i>	<i>Tellervo</i>	<i>Tellervo</i>
<i>Elzunia</i>	<i>Athesis</i>	<i>Athesis</i>	<i>Athesis</i>	TITHOREINI	TITHOREINI
<i>Olyras</i>	<i>Patricia</i>	<i>Patricia</i>	<i>Patricia</i>	<i>Elzunia</i>	<i>Tithorea</i>
<i>Athesis</i>	<i>Eutresis</i>	<i>Eutresis</i>	<i>Eutresis</i>	<i>Tithorea</i>	<i>Elzunia</i>
<i>Patricia</i>	<i>Olyras</i>	<i>Olyras</i>	<i>Olyras</i>	TRIBO NOVA	<i>Aeria</i>
<i>Melinaea</i>	<i>Athyrtis</i>	<i>Athyrtis</i>	<i>Athyrtis</i>	<i>Aeria</i>	MELINAEINI
<i>Eutresis</i>	<i>Tithorea</i>	<i>Tithorea</i>	<i>Elzunia</i>	METHONINI	<i>Athesis</i>
<i>Athyrtis</i>	<i>Elzunia</i>	<i>Elzunia</i>	<i>Tithorea</i>	<i>Methona</i>	<i>Olyras</i>
<i>Thyridia</i>	MELINAEINI	THYRIDINI	MELINAEINI	TRIBO NOVA	<i>Paititia</i>
[<i>=Methona</i>]	<i>Melinaea</i>	<i>Thyridia</i> [<i>=Methona</i>]	<i>Melinaea</i>	<i>Placidula</i>	<i>Melinaea</i>
ITHOMIINI	MECHANITINI	Gelotophye [<i>=Methona</i>]	MECHANITINI	MELINAEINI	<i>Eutresis</i>
<i>Xanthocleis</i>	<i>Xanthocleis</i> [<i>=Thyridia</i>]	MELINAEINI	<i>Thyridia</i>	<i>Melinaea</i>	<i>Roswellia?</i>
<i>Mechanitis</i>	<i>Mechanitis</i>	<i>Melinaea</i>	<i>Sais</i>	<i>Eutresis</i>	<i>Athyrtis</i>
<i>Sais</i>	<i>Sais</i>	MECHANITINI	<i>Forbestra</i>	<i>Melinaea</i>	<i>Patricia</i>
<i>Scada</i>	<i>Scada</i>	<i>Forbestra</i>	<i>Mechanitis</i>	<i>Athyrtis</i>	MECHANITINI
<i>Velamysta</i>	NAPEOGENINI	<i>Xanthocleis</i> [<i>=Thyridia</i>]	<i>Scada</i>	TRIBO NOVA	<i>Methona</i>
<i>Aeria</i>	<i>Hyaliris</i>	<i>Mechanitis</i>	METHONINI	<i>Roswellia</i>	<i>Placidula</i>
<i>Ithomia</i>	<i>Hypothyris</i>	<i>Sais</i>	<i>Methona</i>	<i>Athesis</i>	<i>Thyridia</i>
<i>Miraleria</i>	<i>Rhodussa</i>	<i>Scada</i>	NAPEOGENINI	<i>Patricia</i>	<i>Scada</i>
<i>Placidula</i>	<i>Napeogenes</i>	ITHOMIINI	<i>Epityches</i>	MECHANITINI	<i>Sais</i>
<i>Hyaliris</i>	<i>Garsauritis</i>	<i>Ithomia</i>	<i>Placidula</i>	<i>Paititia</i>	<i>Forbestra</i>
<i>Hypothyris</i>	ITHOMIINI	<i>Miraleria</i>	<i>Aremfoxia</i>	<i>Thyridia</i>	<i>Mechanitis</i>
<i>Napeogenes</i>	<i>Ithomia</i>	<i>Placidula</i>	<i>Napeogenes</i>	<i>Sais</i>	TRIBO NOVA
OLERIINI	<i>Pagyris</i>	NAPEOGENINI	<i>Rhodussa</i>	<i>Forbestra</i>	<i>Velamysta</i>
<i>Ceratinia</i>	<i>Miraleria</i>	<i>Epityches</i>	<i>Garsauritis</i>	<i>Mechanitis</i>	<i>Callithomia</i>
<i>Hyposcada</i>	<i>Placidula</i>	<i>Hypothyris</i>	<i>Hypothyris</i>	<i>Scada</i>	<i>Talamancana</i>
<i>Oleria</i>	OLERIINI	<i>Rhodussa</i>	<i>Hyaliris</i>	OLERIINI	OLERIINI
<i>Corbulis</i>	<i>Hyposcada</i>	<i>Napeogenes</i>	OLERIINI	<i>Hyposcada</i>	<i>Ollantaya</i>
[<i>=Callithomia</i>]	<i>Oleria</i>	<i>Garsauritis</i>	<i>Aeria</i>	Gen. n. [<i>=Ollantaya</i>]	<i>Hyposcada</i>
<i>Dircenna</i>	<i>Aeria</i>	OLERIINI	<i>Hyposcada</i>	<i>Oleria</i>	<i>Oleria</i>
<i>Pteronymia</i>	DIRCENNINI	<i>Hyposcada</i>	<i>Oleria</i>	NAPEOGENINI	Gen.n. [<i>=Oleria</i>
<i>Episcada</i>	<i>Callithomia</i>	<i>Oleria</i>	ITHOMIINI	<i>Epityches</i>	<i>orestilla</i>]
<i>Hypoleria</i>	<i>Dircenna</i>	<i>Aeria</i>	<i>Ithomia</i>	<i>Aremfoxia</i>	TRIBO NOVA ?
<i>Godyris</i>	<i>Velamysta</i>	DIRCENNINI	<i>Pagyris</i>	<i>Napeogenes</i>	<i>Epityches</i>
<i>Mcclungia</i>	<i>Ceratinia</i>	<i>Callithomia</i>	<i>Miraleria</i>	<i>Rhodussa</i>	ITHOMIINI
<i>Pseudoscada</i>	<i>Hyalenna</i>	<i>Dircenna</i>	DIRCENNINI	<i>Garsauritis</i>	<i>Miraleria</i>
<i>Greta</i>	<i>Episcada</i>	<i>Velamysta</i>	<i>Callithomia</i>	<i>Hypothyris</i>	<i>Ithomia</i>
<i>Heterosais</i>	<i>Pteronymia</i>	<i>Ceratinia</i>	<i>Dircenna</i>	<i>Hyaliris</i>	NAPEOGENINI
	GODYRIDINI	<i>Hyalenna</i>	<i>Velamysta</i>	ITHOMIINI	<i>Napeogenes</i>
	<i>Thyridia</i> [<i>=Methona</i>]	<i>Episcada</i>	<i>Ceratinia</i>	<i>Pagyris</i>	<i>Aremfoxia</i> ?
	<i>Epityches</i>	<i>Pteronymia</i>	<i>Ceraticada</i>	<i>Miraleria</i>	<i>Rhodussa</i>
	<i>Godyris</i>	GODYRIDINI	<i>Prittwitzia</i>	<i>Ithomia</i>	<i>Garsauritis</i>
	<i>Dygoris</i>	<i>Godyris</i>	<i>Episcada</i>	DIRCENNINI	<i>Hypothyris</i>
	<i>Pseudoscada</i>	<i>Dygoris</i>	<i>Hyalenna</i>	<i>Callithomia</i>	<i>Hyaliris</i>
	<i>Hymenitis</i> [<i>=Greta</i>]	<i>Pseudoscada</i>	<i>Pteronymia</i>	Gen. n. [<i>=Talamancana</i>]	DIRCENNINI
	<i>Hypoleria</i>	<i>Hymenitis</i> [<i>=Greta</i>]	GODYRIDINI	<i>Velamysta</i>	<i>Ceratinia</i>
	<i>Mcclungia</i>	<i>Hypoleria</i>	<i>Godyris</i>	<i>Dircenna</i>	<i>Ceraticada</i>
	<i>Hypomenitis</i>	<i>Mcclungia</i>	<i>Pseudoscada</i>	<i>Hyalenna</i>	<i>Prittwitzia</i>
	<i>Veladyris</i>	<i>Hypomenitis</i>	<i>Greta</i>	TRIBO NOVA	<i>Episcada</i>
	<i>Heterosais</i>	<i>Veladyris</i>	<i>Hypoleria</i>	<i>Ceratinia</i>	<i>Pteronymia</i>
		<i>Heterosais</i>	<i>Mcclungia</i>	<i>Ceraticada</i>	<i>Hyalenna</i>
			<i>Hypomenitis</i>	<i>Prittwitzia</i>	<i>Dircenna</i>
			<i>Veladyris</i>	<i>Episcada</i>	GODYRIDINI
			<i>Heterosais</i>	<i>Pteronymia</i>	Gen. n. [para <i>derama</i>]
				GODYRIDINI	<i>Godyris</i>
				<i>Veladyris</i>	<i>Dygoris?</i>
				<i>Godyris</i>	<i>Greta</i>
				<i>Dygoris</i>	<i>Hypomenitis</i>
				<i>Pseudoscada</i>	<i>Pseudoscada</i>
				<i>Greta</i>	<i>Hypoleria</i>
				<i>Hypomenitis</i>	<i>Mcclungia</i>
				<i>Hypoleria</i>	<i>Heterosais</i>
				<i>Mcclungia</i>	
				<i>Heterosais</i>	

estádio, quando os estádios avançados possuem cerdas secundárias, como é o caso de Ithomiinae. Todas as cerdas e tubérculos de qualquer larva de primeiro estágio ocorrem em números pares, e em simetria. Algumas larvas mais velhas de alguns ninfalídeos levam uma linha dorsal de espinhos ou projeções únicas, mas suas larvas de primeiro estágio não tem esta característica. A ocorrência de cerdas sempre em número par indica que a larva de primeiro estágio é o resultado final da divisão celular embrionária que tem progredido em termos da enésima potência de 2 (Igarashi, 1984). Após a primeira ecdise surgem consideráveis diferenças ontogenéticas, como as cerdas secundárias e projeções aparentemente insignificantes mas que mudam a aparência de tal forma que é difícil distinguir entre ontogênese e especialização (Downey & Allyn, 1984; Igarashi, 1984). Alguns consideram que a metamorfose completa de uma borboleta consiste dos estágios do ovo, larva de primeiro estágio, larva dos outros estádios, pupa e adulto (Igarashi, 1984). Desta forma, o padrão de cerdas das larvas de primeiro estágio de uma espécie representa uma condição diferente, ancestral e menos adaptativa dos posteriores estádios larvais (Fleming, 1960), e ele tem sido conservador na evolução. Os caracteres "conservadores", ou de evolução lenta, mudam pouco porque funcionam em uma grande variedade de condições ambientais, ou porque sua alteração pode necessitar de um remodelamento drástico e improvável do padrão de desenvolvimento (Futuyma, 1986).

Tabela 2. Estudos selecionados utilizando larvas para a classificação de alguns grupos de Lepidoptera.

Nymphalidae	Satyrinae	DeVries <i>et al.</i> (1985), García-Barros (1987), García-Barros & Martín (1991)
	Nymphalinae	Nakanishi (1988)
	Heliconiinae	Fleming (1960)
	Danainae	Kitching (1984, 1985)
Lycaenidae		Downey & Allyn (1984)
Papilionidae		Igarashi (1984)
Noctuidae		Johnson (1984), Speidel <i>et al.</i> (1996)
Agathiphaeidae		Kristensen (1984)
Lyonetiidae		Scoble & Scholtz (1984)
Hepialidae		Leonard <i>et al.</i> (1992)
Notodontidae	Diopinae	Miller (1996)

3. PRINCÍPIOS DA SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA¹

O processo da evolução conduz à anagênese ou à cladogênese. **Anagênese** é o processo através do qual um caráter genético ou fenotípico muda dentro de uma espécie. **Cladogênese** é o processo de especiação, onde uma espécie nova (ou mais) surge a partir de uma única espécie ancestral. Espécies que evoluíram de um ancestral comum retêm um número de similaridades básicas. Ou, vice-versa, a similaridade é explicada pela informação compartilhada herdada, de um ancestral comum. Disto segue que diferentes graus de similaridade refletem diferentes graus de relacionamento evolutivo. Similaridades são mais facilmente explicadas por **homologias**, e dois estados de caracteres são homólogos se um é derivado (diretamente ou sequencialmente) do outro, ou se eles se originaram do mesmo ancestral comum. O estado original, pré-existente, é o membro primitivo ou **plesiomórfico** do par, enquanto que a novidade evolutiva é o membro derivado ou **apomórfico**. Estados apomórficos podem ser compartilhados por duas ou mais espécies (sinapomorfia) ou ser encontrados somente numa espécie (autapomorfia). Estados plesiomórficos são geralmente compartilhados entre várias espécies (simplesiomorfia).

O critério principal para avaliar a **polaridade** (primitivo/avançado) da mudança evolutiva é a comparação com o **grupo externo**, através da seguinte regra: dado dois estados que são homólogos e encontrados dentro de um único grupo monofilético, o estado que também é encontrado no grupo irmão é o estado plesiomórfico, enquanto que o estado encontrado somente dentro do grupo monofilético é o estado apomórfico.

Homoplasia (ou não-homologia) acontece quando há similaridade estrutural entre estados de caracteres que tem origens independentes. Pode ser **desenvolvimento paralelo**, ou seja, desenvolvimento independente de estados (apomorfias) similares oriundos do mesmo estado plesiomórfico; ou **convergência**, desenvolvimento de apomorfias aparentemente similares a partir de diferentes estados pré-existent (fenótipos similares mas com origens diferentes). Uma vez que espécies relacionadas têm programas de

¹ Esta seção segue Wiley (1981).

desenvolvimento similares, paralelismo é mais frequente entre espécies intimamente relacionadas.

Os métodos utilizados na **sistemática filogenética** procuram estados de caracteres que unam os organismos e táxons por ancestralidade comum única, tentando descobrir as relações filogenéticas (genealógicas) entre grupos de organismos e elaborar uma classificação que reflita estas relações. Esta abordagem também é conhecida como **cladística**, uma vez que a classificação inclui "clados" (ramos), grupos de espécies que são todas mais intimamente relacionadas entre si do que com qualquer outra espécie excluída do grupo.

Podemos desconsiderar qualquer estado que tenha se originado em um ancestral que é mais antigo do que aquele envolvido no nosso problema restrito. Em outras palavras, excluimos as **simplesiomorfias** (que são herdadas de um ancestral comum remoto) e utilizamos apenas as **sinapomorfias**, pois somente elas são válidas para o teste de hipóteses filogenéticas, justificando ou rejeitando declarações de ancestralidade comum imediata (**monofilia**).

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

O principal método utilizado em análises filogenéticas com caracteres morfológicos é o **princípio da parcimônia**. Resumidamente, algoritmos de parcimônia tentam explicar os dados de maneira mais econômica, mais simples, pesquisando árvores que possuam o menor número de mudanças de estado de caráter, minimizando assim a necessidade de explicar os dados por convergência ou paralelismo. A menor árvore é aquela que requer o menor número de passos, ou seja, é aquela que minimiza a quantidade total de mudança evolutiva necessária para explicar a variação de um conjunto de dados.

Vários métodos numéricos têm sido desenvolvidos para encontrar a menor árvore. O algoritmo para inferência filogenética conhecido como "método de Wagner" (Farris, 1970) é muito popular na análise filogenética, principalmente devido à pretensa isenção de postulados sobre a natureza do processo evolutivo (Swofford & Maddison, 1987), pois ele não impõe restrições quanto a reversibilidade das mudanças de estado ou o número de vezes que

um estado particular deva ocorrer (ao contrário das árvores mais parcimoniosas de Camin & Sokal, 1965).

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

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

Na verdade, o problema de se encontrar a árvore mais curta (mais parcimoniosa) ainda não tem solução prática. O número de árvores possíveis cresce muito mais rápido do que o número de táxons envolvidos: para três espécies há três possibilidades, mas para 10 há cerca de 34 milhões (Purvis & Quicke, 1997), e para 20 táxons existem $2,2 \times 10^{20}$ árvores possíveis (Felsenstein, 1978), e é improvável que venha a existir um algoritmo correto que garanta a solução ótima devido à complexidade computacional (Day *et al.*, 1986).

Alguns postulados limitam o número de árvores a serem pesquisadas, e vários programas atuais implementam algoritmos exatos e aproximados para encontrar as árvores mais parcimoniosas. Entre eles, os mais usados são o PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Swofford, 1985), o Hennig86 (Farris, 1988) e MacClade (Madisson & Madisson, 1992).

Os algoritmos para implementação de árvores dividem-se em dois tipos principais: os **exatos**, que garantem a descoberta de todas as árvores mais curtas, e os **heurísticos**, que não tem esta garantia mas consomem muito menos tempo de computador. Os métodos exatos utilizam principalmente a estratégia "branch-and-bound" (Hendy & Penny,

1982), que é a abordagem disponível mais eficiente para encontrar a solução exata, ou seja, que encontra todas as árvores mais parcimoniosas para um determinado conjunto de dados. Os algoritmos exatos devem ser preferidos, mas seu uso torna-se impraticável para mais do que 20 táxons. Os métodos heurísticos podem ser subdivididos em dois componentes: (a) adição passo-a-passo das espécies na árvore (ou conjunto de árvores), e (b) rearranjo da(s) árvore(s) resultante(s) de (a) na procura de árvores mais parcimoniosas ("branch-swapping").

O principal objetivo de um estudo filogenético é reconstruir a história evolutiva de um grupo de organismos. Os diferentes conjuntos de dados (morfologia e moléculas, genes diferentes ou regiões de um mesmo gene, diferentes fases do ciclo de vida, entre outros exemplos) podem refletir ou não a mesma filogenia, uma vez que tipos diferentes de caracteres podem evoluir sobre regras e velocidades diferentes. Desta forma, tem havido um debate recente na literatura sistemática (Hillis, 1987; Patterson *et al.*, 1993; Chippindale & Wiens, 1994; de Queiroz *et al.*, 1995; Littlewood & Smith, 1995; Wiens & Reeder, 1995; Brower *et al.*, 1996; Huelsenbeck *et al.*, 1996; Scoble, 1996; Omland, 1997; Purvis & Quicke, 1997) sobre se estes diferentes conjuntos devem ser analisados separadamente ou combinados e analisados simultaneamente (abordagem conhecida como "evidência total"). Congruência entre estudos é uma forte indicação que os padrões históricos têm sido descobertos; conflito pode indicar problemas teóricos ou metodológicos em uma ou ambas as análises, ou pode indicar que dados adicionais são necessários para resolver as relações filogenéticas em questão.

4. OBJETIVOS

O objetivo geral desta pesquisa foi aprimorar e ampliar o conhecimento das relações filogenéticas em Ithomiinae, levando em consideração os atributos das larvas de primeiro estágio.

O estudo visa avaliar a validade da utilização de caracteres obtidos da quetotaxia da larva de primeiro estágio na elaboração de hipóteses de relações filogenéticas. Pouco se sabe dos graus de variação intra e interespecífica de tais caracteres em Ithomiinae.

MATERIAIS E MÉTODOS

1. ESPÉCIES ESTUDADAS

Os ovos ou larvas de primeiro estágio coletados no campo eram acondicionados com suas folhas em pequenos potes e levados para o laboratório, onde eram criados ou fixados. Identificação segura exigia presenciar a oviposição no campo, ou acompanhar o desenvolvimento de alguns indivíduos do mesmo lote até a eclosão do adulto. Outro modo de segurança absoluta é uma larva que se originou de um ovo exprimido manualmente no campo (força-se a oviposição, pressionando delicadamente com o polegar e o indicador a parte posterior do abdômen da fêmea).

Foram examinadas 35 espécies de Ithomiinae em 28 gêneros, e 3 espécies em 3 gêneros de Danainae (Tab. 3).

As espécies *Pteronymia carlia* e *Hypoleria adasa* foram posteriormente retiradas da matriz, pois só foi possível examinar os caracteres da cápsula cefálica, não a quetotaxia do corpo. *Ithomia lichyi*, *Episcada clausina* e *Episcada philoclea* também foram excluídas devido a insegurança na origem e na identificação do material e também porque possuíam muita informação faltando na matriz.

2. PRESERVAÇÃO E EXAME DAS LARVAS

As larvas foram mortas e conservadas em líquido de Kahle (Peterson, 1962). A verificação de detalhes morfológicos diminutos, principalmente dos locais mais esclerosados, como a cápsula cefálica, exigia que a larva estivesse clarificada. Para tanto, utilizou-se a imersão do material em KOH 10% por cerca de 10 minutos no processo à quente, ou durante 24 horas na temperatura ambiente; depois o material foi lavado em álcool 70% durante 1 a 2 minutos e imerso em fenol por 30 minutos, para completar a diafanização. A partir daí a larva foi preservada em óleo de cravo.

A larva diafanizada era colocada sobre uma lâmina, imersa em óleo de cravo, e o corpo (tórax e abdômen) examinado nos lados dorsal, lateral e ventral, sendo desenhados e caracterizados todas as cerdas de todos os segmentos, bem como outras peculiaridades.

A cabeça da larva era separada do corpo sob a lupa, com o auxílio de agulhas histológicas muito finas, sendo examinada e desenhada em diversas posições e orientações. Após isto, a cápsula cefálica era posicionada com a superfície dorsal para baixo, para a remoção das mandíbulas e do labro, os quais eram separados e fixados em lâminas com óleo de cravo, cobertos com uma lamínula. Este processo de dissecação era bastante delicado e a cápsula cefálica, devido ao seu pequeno tamanho, quase sempre ficava danificada.

O exame do material foi feito utilizando-se um microscópio com aumentos de 100 a 400 vezes, acoplado com câmara clara para desenhar a cápsula cefálica e peças bucais. A terminologia e homologia das cerdas segue Hinton (1946) e Stehr (1987), comparando com Kitching (1984).

3. DELINEAMENTO DOS CARACTERES

A matriz e a lista de caracteres representam o resultado de refinamentos contínuos das análises durante cinco anos. Primeiro foi feito um levantamento inicial da quetotaxia da cápsula cefálica a partir de três espécies (*Aeria olena*, *Hypothyris euclea* e *Mechanitis polymnia*), que resultou em cerca de 45 caracteres, a maioria destes levemente modificados de Kitching (1984). A quetotaxia detalhada do corpo foi examinada em 6 espécies. Depois aumentou-se o número de espécies (29) e de caracteres (126), assim distribuídos: cabeça (50), labro (21), mandíbula (6), corpo (43), e gerais (6), e começou-se a definição das polaridades. Pausas esporádicas neste processo eram necessárias para o amadurecimento e questionamento destes resultados. Quando percebia-se que determinado caráter tinha sido mal analisado nas espécies já vistas, era necessário revê-las. O processo continuou até a matriz atual com 99 caracteres originais, com as seguintes exceções: o nº 18 veio de Kitching (1984); os de números 1 a 7, 10, 11, 12, 15 e 17 foram modificados de Kitching (1984); e os de números 54, 60, 62, 63, 65, 68, 69 e 70 são de DeVries *et al.* (1985).

Tabela 3. Espécies examinadas, com os códigos utilizados neste trabalho, o local de coleta, o número de espécimens examinados, e o coletor (1: P. C. Motta, 2: K. Brown, 3: A. V. L. Freitas, 4: W. Haber, 5: A. G. Orr).

Código	Espécie	Local de coleta	N	Col
Tit-har	<i>Tithorea harmonia</i> (Cramer, 1777)	Mogi-Guaçu (SP)	4	1
Aer-ole	<i>Aeria olenae</i> (Weymer, 1875)	Campinas/Jundiaí (SP)	11	1
Aer-ela	<i>Aeria elara</i> (Hewitson, 1855)	Uberlândia (MG)	4	1
Met-the	<i>Methona themisto</i> (Hübner, 1818)	Campinas (SP)/Uberlândia (MG)	8	1
Pla-eur	<i>Placidula euryanassa</i> (C. & R. Felder, 1860)	Rio (RJ)/Santos (SP)	20	2/3
Mel-lud	<i>Melinaea ludovica</i> (Cramer, 1780)	Rio (RJ)/Santos (SP)	3	2/3
Mel-men	<i>Melinaea menophilus</i> (Hewitson, 1855)	Alto Juruá (AC)	1	2/3
Ath-cle	<i>Athesis clearista</i> Doubleday, 1847	Caraballeda, Venezuela	2	2
Thy-psi	<i>Thyridia psidii</i> Hübner, 1816	Campinas (SP)	3	1/3
Sca-kar	<i>Scada karschina</i> (Herbst, 1792)	Santa Tereza (ES)	1	3
Mec-lys	<i>Mechanitis lysimnia</i> (Fabricius, 1793)	Campinas (SP)	4	1
Mec-pol	<i>Mechanitis polymnia</i> (Linnaeus, 1758)	Campinas/Santos (SP)	14	1
Pai-neg	<i>Paititia neglecta</i> Lamas, 1979	Alto Juruá (AC)	1	2
Ole-aqu	<i>Oleria aquata</i> (Weymer, 1875)	Santos (SP)	3	1/3
Epi-eup	<i>Epityches eupompe</i> (Geyer, 1832)	Sete Barras (SP)	1	3
Hyp-nin	<i>Hypothyris ninonia</i> (Hübner, 1806)	Juiz de Fora/Uberlândia (MG)	8	1
Hyp-euc	<i>Hypothyris euclea</i> (Godart, 1819)	Campinas (SP)	10	1
Mir-cym	<i>Miraleria cymothoe</i> (Hewitson, 1854)	Mérida, Venezuela	3	2/3
Ith-lic	<i>Ithomia lichyi</i> D'Almeida, 1939	Jundiaí (SP)	1	1
Cal-len	<i>Callithomia lenea</i> (Cramer, 1780)	Mogi-Guaçu (SP)	3	1
Tal-lon	<i>Talamancana lonera</i> (Butler & H. Druce, 1872)	Costa Rica	2	4
Hya-pas	<i>Hyalenna pascua</i> (Schaus, 1902)	Jundiaí (SP)	1	1
Dir-der	<i>Dircenna dero</i> (Hübner, 1823)	Jundiaí (SP)/Uberlândia (MG)	4	1
Cer-tut	<i>Ceratinia tutia</i> (Hewitson, 1852)	Alto Juruá (AC)	1	3
Pri-hym	<i>Prittwitzia hymenaea</i> (Prittwitz, 1865)	Campinas (SP)/Florianópolis (SC)	2	1/3
Epi-cla	<i>Episcada clausina</i> (Hewitson, 1876)	Jundiaí (SP)	2	1
Epi-phi	<i>Episcada philoclea</i> (Hewitson, 1854)	Extrema (MG)	1	1
Pte-car	<i>Pteronymia carlia</i> Schaus, 1902	Santos (SP)	1	1/3
Pte-eur	<i>Pteronymia euritea</i> (Cramer, 1780)	Linhares (ES)	1	3
Pse-gen	<i>Pseudoscada genetyllis</i> (D'Almeida, 1922)	Santa Tereza (ES)	1	3
Pse-qua	<i>Pseudoscada quadrifasciata</i> Talbot, 1928	São Vicente (SP)	1	3
Gre-and	<i>Greta andromica</i> (Hewitson, 1854)	Venezuela	1	2
Hyp-ada	<i>Hypoleria adasa</i> (Hewitson, 1854)	São Vicente (SP)	1	1
Het-edc	<i>Heterosais edessa</i> (Hewitson, 1854)	São Vicente (SP)	3	1/3
Tel-zoi	<i>Tellervo zoilus</i> (Fabricius, 1775)	Queensland, Austrália	4	5
Total			131	
Danainae				
Lyc-cle	<i>Lycorea cleobaea</i> (Godart, 1819)	São Vicente (SP)	2	3
Dan-ple	<i>Danaus plexippus</i> (Linnaeus, 1758)	Jundiaí (SP)/Uberlândia (MG)	5	1
Ane-bri	<i>Anetia briarea</i> (Godart, 1819)	Constanza, Rep. Dominicana	5	2
Total			12	
Total Geral			143	

4. POLARIZAÇÃO DOS CARACTERES

O principal critério para avaliar a polaridade (primitivo/avançado) da mudança evolutiva é a comparação com o grupo externo. Na sua forma mais simples, a análise do grupo externo assume como plesiomórfico o estado encontrado no grupo irmão (Watrous & Wheeler, 1981).

A subfamília Danainae e o gênero *Tellervo* (da região australiana) disputam a posição de grupo externo de Ithomiinae (Ehrlich, 1958; Gilbert & Ehrlich, 1970; Emmel *et al.*, 1974; Ackery & Vane-Wright, 1984; Brown, 1985; Scott, 1985; Ackery, 1987; Brown, 1987a; A. V. L. Freitas e K. Brown, com. pessoal). Este trabalho adota a hipótese de *Tellervo zoilus*, provavelmente o único Ithomiinae não Neotropical, como o grupo externo, embora esta decisão não interfira na determinação da polaridade do estado ancestral (ver Maddison *et al.*, 1984). Quando não foi possível, utilizou-se Danainae, principalmente os citados na Tabela 3.

5. PROGRAMAS UTILIZADOS

PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) versão 2.4 (Swofford, 1985), para ambiente DOS. As opções foram swap=global, mulpars, maxtree=100, e, às vezes, "wts". Esta última opção ("weights scale") atribui pesos iguais aos caracteres, independente do número de estados que ele possui. Variou-se o número de árvores na memória e a sequência de adição dos táxons, como recomendado por Platnick (1987) (Hold=1, 5, 10, 15, 20, 25, e Addseq = Closest, Asis, Simple, Rootless). Foi gerado um consenso (Strict) para as múltiplas árvores igualmente parcimoniosas.

HENNIG86 (Farris, 1988): as opções utilizadas foram: mh*;bb*;n;tp; ou mh*;bb*;xsw; (peso sucessivo aos caracteres mais consistentes, repetindo-se até a estabilização dos índices de consistência e de retenção).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

1. DESCRIÇÃO DAS LARVAS DE 1º ESTÁDIO E LISTA DE CARACTERES

As características morfológicas gerais descritas neste texto foram retiradas de Snodgrass (1935), Peterson (1962), Chapman (1982) e Stehr (1987), e as mais específicas (quetotaxia) de Hinton (1946). As larvas da maioria dos lepidópteros possuem uma cabeça distinta, três segmentos torácicos com pernas e espiráculo no protórax, e 10 segmentos abdominais, com falsas pernas com ganchos na base nos segmentos 3 a 6 e 10, e espiráculos nos segmentos 1 a 8. A cabeça é esclerosada, com uma sutura epicranial distinta e em forma de Y invertido (Fig. 1), e seis ocelos (mais apropriadamente chamados de esternas) situados em um semicírculo latero-ventral, próximo às antenas. As peças bucais consistem do labro, mandíbulas, maxilas e lábio. As cerdas e outras estruturas do corpo e cabeça das larvas são órgãos sensoriais, embora possam ter outras funções, como defesa, por exemplo.

As larvas vivas de 1º estágio de Ithomiinae, já alimentadas, medem de 2 a 5 mm em comprimento, com largura da cápsula cefálica entre 0,3 e 0,5 mm. A cor da cabeça pode ser preta, marrom ou bege claro; neste último caso pode apresentar granulações na coloração. Os ocelos são pretos e o labro marrom. Algumas espécies possuem anéis coloridos, mas a grande maioria possui corpo liso de cor verde, sem as listras laterais e dorsais comuns nas larvas maduras. As cerdas podem ser relativamente grandes e conspícuas, mas na maioria das espécies não são perceptíveis a olho nú.

A. CABEÇA

Existem dois tipos de cerdas e puncturas na cabeça, as primárias e secundárias, sendo que apenas aquelas estão presentes na larva de primeiro estágio. As cerdas (e puncturas) primárias são relativamente constantes em número e posição (e por isso levam nomes), mas

variam suficientemente para serem características diagnósticas importantes para separação de espécies e famílias (Hinton, 1946; Stehr, 1987).

As cerdas longas são órgãos táteis (Hinton, 1946; Chapman, 1982; Stehr, 1987; Gullan & Cranston, 1994), e localizam-se na parte anterior da cabeça, que não está normalmente retraída no prótorax. As cerdas pequenas, proprioceptores, estão no vértex e nos lados da cabeça em maior contato com protórax (Hinton, 1946).

Na cabeça da larva da maioria dos Ithomiinae (Tab. 4) ocorrem geralmente 17 pares de cerdas longas, 5 de microcerdas e 16 de puncturas, assim como na grande maioria dos outros lepidópteros. As puncturas subocelares SOc-f são de difícil visualização caso não se retire o complexo maxilo-labial, pois ficam encobertas pelos palpos maxilares (Kitching, 1984). A cerda P1 geralmente é a maior da cabeça das larvas de Lepidoptera (Hinton, 1946).

Tabela 4. Partes da cápsula cefálica, com a denominação e classificação das cerdas, com o número de caracteres descritos, inclusive para os ocelos.

Região	Cerdas	Microcerdas	Puncturas	Caracteres	Figuras
Clípeo	C1, C2			1 - 3	2
Fronte	F1		Fa	4 - 8	2
Adfrontal	AF1, AF2		AFa	9 - 14	3
Anterior	A1, A2, A3		Aa	15 - 20	4
Posterior	P1, P2		Pa, Pb	21 - 26	5, 6
Lateral	L1		La	27 - 28	9
Ocelar	O1, O2, O3		Oa, Ob	29 - 37	7, 8, 9
Subocelar	SO1, SO2, SO3		SOa-f	38 - 45	10, 11
Genal		G1, G2	Ga	46 - 48	10
Vertical		V1-3	Va	49	9
Ocelo				50 - 52	

A ausência de cerdas, considerada como apomorfia, só ocorreu na região adfrontal. A cerda AF1 está ausente em *Athesis clearista*, *Talamancana lonera*, *Episcada clausina*, *Ceratinia tutia*, *Pteronymia euritea* e *Prittwitzia hymenaea*, e a AF2 em *Hyalenna pascua*, *Dircenna dero*, *Episcada philoclea*, *Greta andromica* e *Pseudoscada quadrifasciata*.

A punctura AFa não foi observada em *Episcada philoclea*. A ausência de uma destas cerdas pode tornar indefiníveis os caracteres 10 a 16 e 19. Entretanto, os caracteres 15, 16 e 19 foram possíveis de serem avaliados, pois seus estados já incluem implicitamente a variação possível na posição destas cerdas nas outras espécies.

CARACTERES

- 1) Posição de C1 com relação às suturas frontal e antcliffeal: (0) equidistante; (1) mais próxima de uma das suturas.
- 2) Distância entre C1 e C2: (0) C2 equidistante entre C1 e linha mediana imaginária; (1) C2 mais próximo de C1.
- 3) Tamanho de C2 com relação à C1: (0) C2 o mesmo tamanho de C1; (1) C2 maior, até o dobro de C1.
- 4) Posição de F1 com relação à C2: (0) F1 levemente mais dorsal; (1) F1 nitidamente mais dorsal.
- 5) Posição de F1 com relação à C2 e a bifurcação da sutura coronal: (0) F1 equidistante; (1) F1 mais próxima de C2.
- 6) Posição de F1 com relação à sutura frontal e a linha mediana imaginária entre a bifurcação da sutura coronal e o ponto médio do clipeo: (0) equidistante, ou levemente mais próxima da sutura frontal; (1) mais próxima da sutura frontal.
- 7) Posição da Fa com relação à F1: (0) em linha, ou levemente acima; (1) nitidamente acima (mais posterior).
- 8) Distância entre Fa's e entre Fa e F1: (0) distância entre Fa's é maior; (1) mesma distância; (2) distância entre Fa's é menor.
- 9) Presença de AF1, AF2 e AFa: (0) todas presentes; (1) pelo menos uma ausente.
- 10) Posição de AFa com relação à AF1 e AF2: (0) bem mais dorsal, formando um triângulo; (1) em linha, ou levemente mais dorsal.
- 11) Distância de AFa com relação à AF1 e AF2: (0) mais próxima de AF2; (1) equidistante (ou levemente mais próxima de AF2).

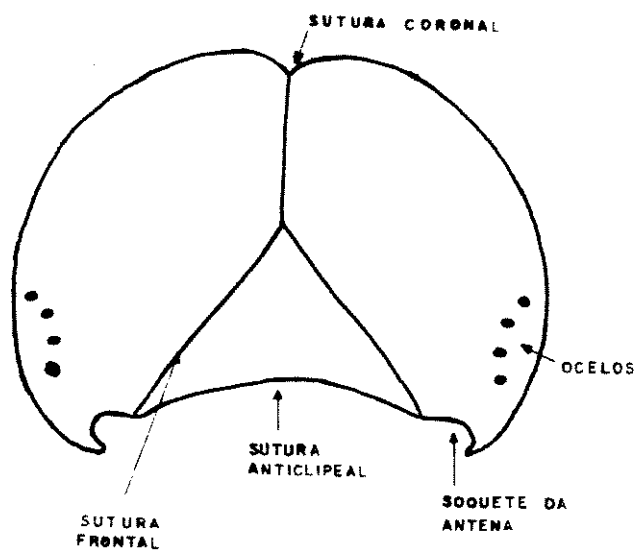
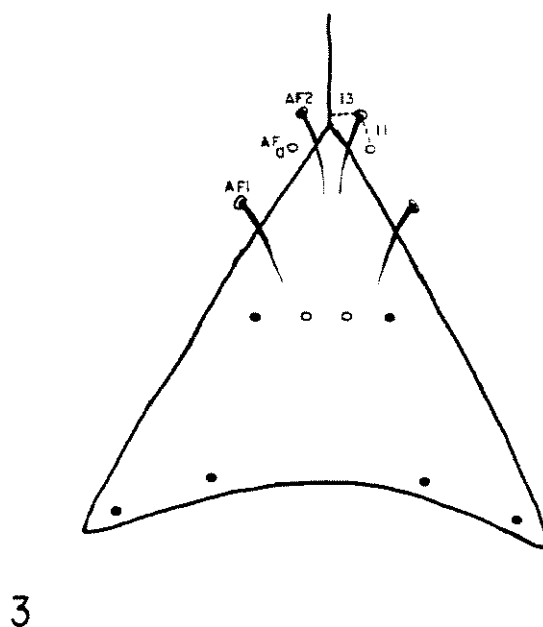
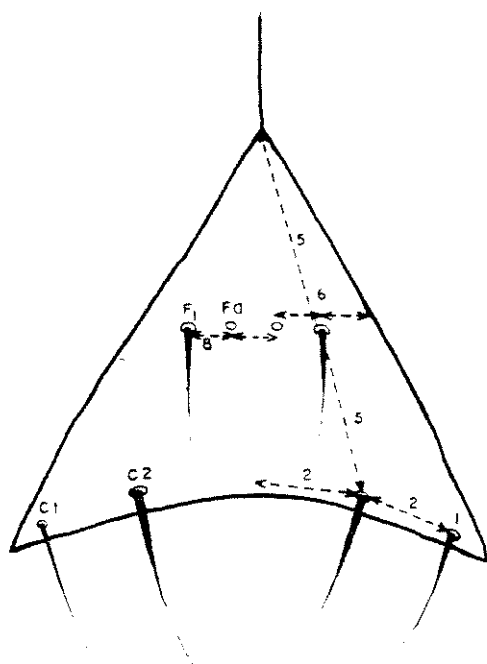


Figura 1. Denominação das suturas da cápsula cefálica.



Figuras 2-3. Fig. 2. Quetotaxia da frente e clipeo, caracteres 1, 2, 5, 6, 7, 8. Fig. 3. Quetotaxia da região adfrontal, caracteres 11 e 13.

- 12) Tamanhos de AF1 e AF2: (0) tamanhos semelhantes; (1) AF2 maior, ou levemente maior.
- 13) Posição de AF2: (0) em linha com a bifurcação da sutura coronal, levemente abaixo (anterior/distal) ou levemente acima; (1) mais acima (mais caudal/posterior)
- 14) Distância de AF2 à sutura coronal: (0) semelhante à distância de AF1 à sutura frontal; (1) distância maior.
- 15) Posição de Aa com relação à linha entre A2 e AF1, vista frontal (quando AF1 ausente, foi considerado o local provável): (0) acima da linha (caudal); (1) em linha, ou levemente acima ou abaixo; (2) abaixo da linha.
- 16) Distância de Aa com relação à A2 e AF1: (0) equidistante; (1) mais próxima de A2.
- 17) Posição de A3 com relação à linha entre o ocelo iv e P1: (0) quase em linha a iv-P1, ou mais frontal; (1) mais caudal.
- 18) Posição de A1 com relação aos ocelos i e ii: (0) A1 em linha com i; (1) A1 entre i e ii, formando um triângulo; (2) mais anterior ao i.
- 19) Posição de A2 com relação à linha imaginária entre o ocelo ii e AF1: (0) em linha, ou levemente anterior; (1) mais anterior.
- 20) Tamanho de A3 comparado com A2 (principalmente) e L1: (0) semelhante, ou A3 pouco maior ou menor; (1) A3 muito maior que A2.
- 21) Posição de Pa com relação à linha A2-A3: (0) quase em linha, ou levemente mais ventral (anterior); (1) bem mais ventral.
- 22) Distância de Pa com relação à linha A2-A3: (0) mais próximo de A3; (1) equidistante, ou levemente mais próximo de A2; (2) mais próximo de A2.
- 23) Posição de Pb com relação à linha P1-P2: (0) em linha, ou levemente mais ventral ou levemente mais dorsal; (1) bem mais dorsal.
- 24) Distância de Pb com relação à P1 e P2 (Fig. 5): (0) equidistante, ou mais próximo de P1; (1) mais próximo de P2.
- 25) Distância entre P1 e a sutura coronal, comparando com P2: (0) equivalente, ou levemente mais ventral ou dorsal; (1) maior que P2 (mais ventral); (2) bem mais dorsal.
- 26) Tamanhos de P1 e P2: (0) equivalente, ou P1 maior; (1) P1 o dobro; (2) P1 muito maior, mais do que duas vezes o tamanho de P2.

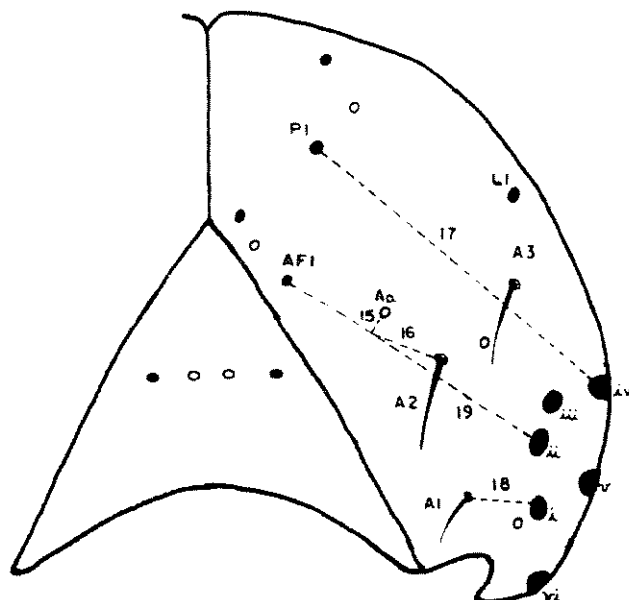


Figura 4. Quetotaxia da região anterior, caracteres 15 a 19.

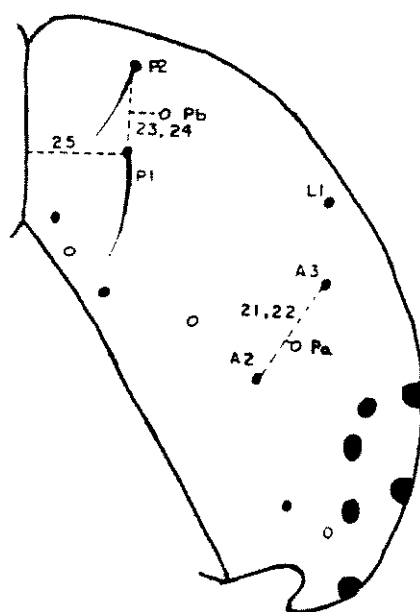


Figura 5. Quetotaxia da região posterior, caracteres 21 a 25.

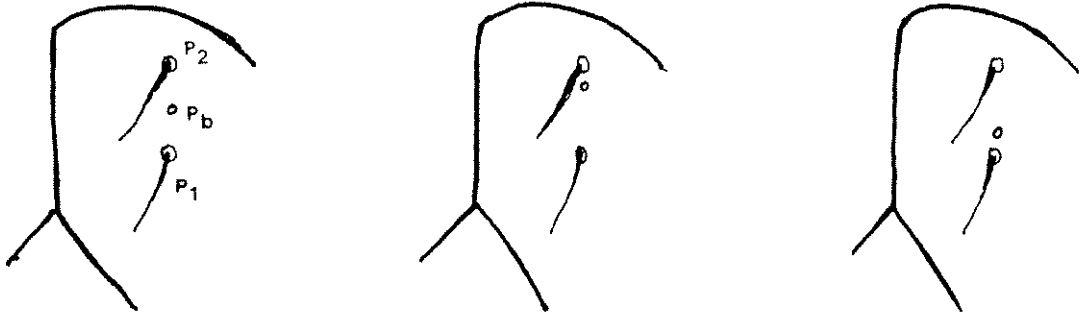


Figura 6. Detalhe do caráter 24, posição de Pb.

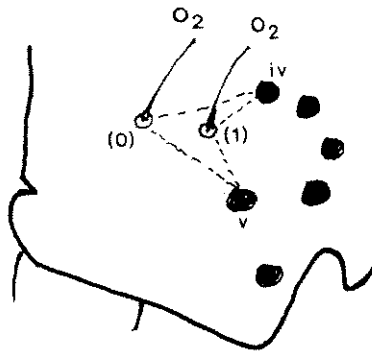


Figura 7. Detalhe do caráter 30.

- 27) Distância de La com relação à L1 e A3: (0) $\frac{1}{3}$ da distância de L1 e A3; (1) metade da distância de L1 a A3; (2) muito próximo de L1 (menos de $\frac{1}{3}$).
- 28) Posição de La com relação à L1 e A3: (0) em linha (ou quase); (1) formando um pequeno triângulo (L1 mais posterior ou mais anterior).
- 29) Posição de O1 com relação aos ocelos i, ii, iii, iv e a linha entre i e iv: (0) em linha com i e iv, equidistante do ii e iii; (1) em linha com i e iv, equidistante do iii e iv.
- 30) Posição de O2 com relação aos ocelos iv e v (triângulo, ver Fig. 7): (0) ângulo agudo; (1) ângulo obtuso.
- 31) Distância de O2 com relação aos ocelos iv e v (triângulo): (0) mais próximo do v; (1) mais próximo do iv; (2) equidistante.
- 32) Tamanho de O2 com relação a O1 e O3: (0) tamanhos semelhantes; (1) O2 maior.
- 33) Tamanho de O3 com relação a O1 e O2: (0) tamanhos semelhantes; (1) O3 menor.
- 34) Posição de O3 com relação ao ocelo v e a "ranhura": (0) em linha, ou levemente mais ventral (anterior); (1) caudal (posterior).
- 35) Posição de Oa com relação ao ocelo i e A1: (0) em linha com i e A1 bem próximo de i; (1) mais anterior a linha i-A1.
- 36) Posição de Ob com relação aos ocelo v, O2 e O3: (0) em linha com v e O2, ou levemente mais ventral; (1) em ângulo; (2) em linha com v e O3, ou levemente mais anterior à linha.
- 37) Distância de Ob com relação aos ocelo v, O2 e O3: (0) equidistante do v e O2, ou mais próximo do O2; (1) mais próximo do v; (2) equidistante do v e O3.
- 38) Posição de SO1 com relação à SO3 e a ponta ventral do soquete da antena: (0) na ponta ventral do soquete (distância da ponta é menor que a $\frac{1}{2}$ da distância entre SO1 e SO3); (1) equidistante (equidistante entre SO3 e a ponta).
- 39) Posição de SO2 com relação aos v e vi (linha das partes ventrais de v e vi): (0) levemente ventral; (1) em linha, ou levemente mais dorsal; (2) mais ventral.
- 40) Distância de SO2 com relação aos ocelos v e vi: (0) equidistante ou mais próximo do v; (1) mais próximo do vi.

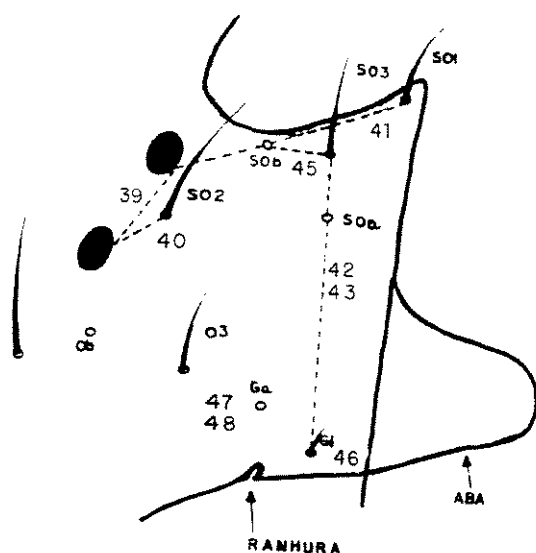


Figura 10. Quetotaxia das regiões subocelar (39 a 43, 45) e genal (46 e 48).

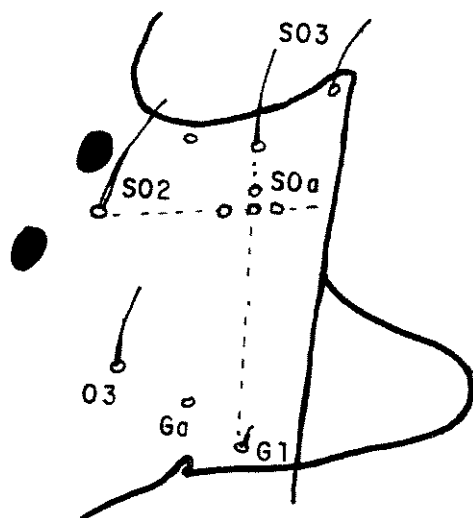


Figura 11. Detalhe dos caracteres 42 e 43.

- 41) Distância de SO3 ao soquete da antena, ou a posição de SO3 com relação a linha imaginária entre ocelo vi e SO1 (Fig. 8): (0) em linha; (1) posterior a linha, mais longe do soquete.
- 42) Posição de SOa com relação à linha entre SO3 - G1 e a sutura ventral: (0) em linha; (1) mais próximo da sutura do que G1; (2) mais distante da sutura do que G1.
- 43) Distância de SOa com relação à linha SO2 e a sutura: (0) SOa em linha com SO2; (1) SOa mais próximo de SO3.
- 44) Posição de SOb com relação ao soquete da antena: (0) bem próximo (quase colado) ao soquete da antena; (1) pouco mais afastado do soquete.
- 45) Distância de SOb com relação aos vi e SO3: (0) mais próximo do vi; (1) equidistante de vi e SO3; (2) mais próximo do SO3.
- 46) Posição de G1 com relação à "ranhura" e "aba": (0) mais próximo da aba; (1) equidistante da ranhura e da aba; (2) mais próximo da ranhura.
- 47) Posição de Ga com relação à linha G1 e O3: (0) em linha com G1 e O3; (1) pouco mais dorsal.
- 48) Distância de Ga com relação à G1 e O3: (0) mais próximo de O3, ou bem próximo de O3; (1) equidistante.
- 49) Distância de V1 com relação à P2 e ao grupo V (V2, V3, Va): (0) equidistante; (1) mais próximo de V2; (2) mais próximo de P2.
- 50) Tamanho (diâmetro) relativo dos ocelos: (0) tamanhos semelhantes; (1) iv e v maiores, ou o ii é o maior.
- 51) Distância entre os ocelos: (0) distância semelhante entre i, ii, iii e iv; (1) distância entre iii e iv é menor que distância entre i e ii, ii e iii.
- 52) Posição do ocelo v: (0) mais próximo do vi, ou levemente mais próximo do vi; (1) equidistante do iv e vi; (2) mais próximo do iv.

B. LABRO

O labro é uma peça única, a mais anterior de todas as peças bucais, com função sensorial tátil. Está articulado ao clipeo, e se movimenta como uma dobradiça ligada à sutura clipeo-labral. Na base está um par de apódemas, os tormas, no qual os músculos protáteis são inseridos. É laminar e bilobado, sendo que a reentrância distal tem profundidade variável entre estádios e entre espécies, mas aparentemente constante dentro do primeiro estágio de uma espécie. A superfície interna do labro é coberta pela epifaringe, que tem função gustativa.

O labro leva seis pares de cerdas primárias, sendo 3 laterais (L1, L2 e L3) e 3 medianas (M1, M2 e M3), e um par de sensores campaniformes (punctura S).

CARACTERES (Fig. 12)

- 53) Posição de M2 com relação a L1 e L2: (0) entre L1 e L2, ou em linha com L1, ou levemente basal a L1; (1) em linha com L2 ou basal a L1.
- 54) Posição de M2 com relação a linha desenhada entre M1 e L2: (0) em nível ou levemente basal; (1) distal ou levemente distal; (2) basal.
- 55) Posição de M1 com relação a M2: (0) em linha, ou levemente posterior; (1) posterior; (2) anterior.
- 56) Distância comparativa entre M1 e M2 e entre M1's: (0) entre M1 e M2 é menor que entre M1's; (1) é muito menor; (2) distâncias são equivalentes.
- 57) Tamanhos de M1 e M2: (0) M2 maior; (1) M2 muito maior.
- 58) Posição ântero-posterior da punctura S (com relação a M1 e M2): (0) posterior (basal); (1) anterior, quase em linha.
- 59) Posição dorso-ventral da punctura S (com relação a M1 e M2): (0) equidistante de M1 e M2, ou pouco mais próximo de M2; (1) dorsal (mais próxima de M1); (2) ventral (mais próxima de M2).

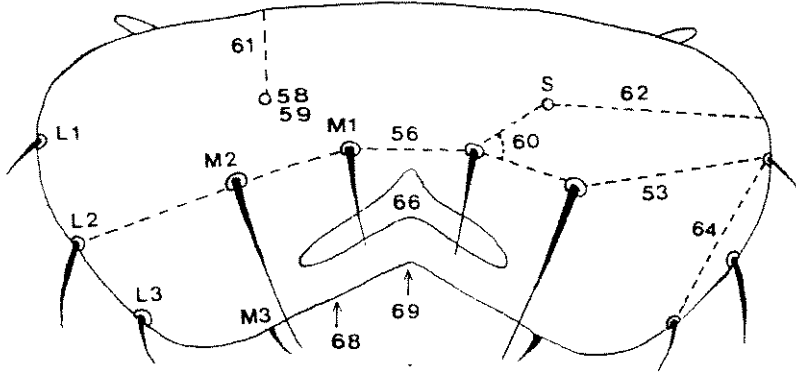


Figura 12. Caracteres do labro.

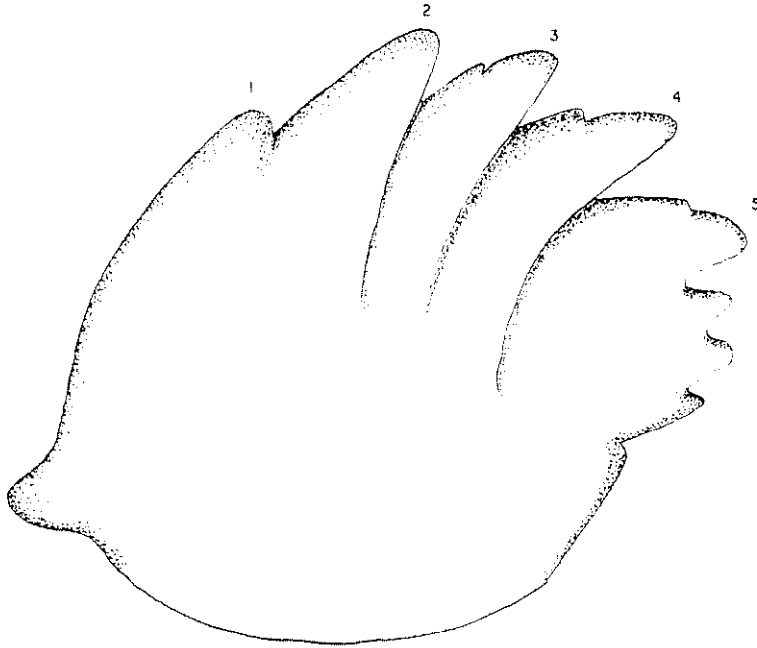


Figura 13. Mandíbula, mostrando os dentes molares (1 a 5).

- 60) Ângulo médio entre as linhas que unem as cerdas M1 e M2, e M1 e a punctura S (em graus): (0) 40 - 70; (1) 70 - 90; (2) menor que 40. É maior que 90° apenas em *Danaus* e *Anetia*.
- 61) Posição da punctura S com relação a M1 e M2 e a borda posterior: (0) mais próxima de M1/M2; (1) equidistante, ou levemente mais próxima de M1/M2; (2) mais próximo da borda.
- 62) Posição da punctura S com relação ao ponto mais largo do labro: (0) basal; (1) em nível ou distal.
- 63) Posição de M3: (0) na margem distal do labro; (1) atrás da margem por mais do que um diâmetro do soquete; (2) antes da margem por mais do que um diâmetro do soquete.
- 64) Posição de L2: (0) equidistante de L1 e L3, ou mais próximo de L1; (1) bem próximo de L1.
- 65) Posição de L1 com relação ao ponto mais largo do labro: (0) distal ou levemente distal; (1) em nível; (2) basal.
- 66) Região menos esclerosada: (0) próximo ao entalhe do labro e as cerdas M1 e M2; (1) separando/próximo a M3; (2) ao longo da margem distal e às vezes lateral; (3) ausente.
- 67) Manchas basais menos esclerosadas: (0) ausentes; (1) presentes.
- 68) Borda interna do lobo labral: (0) angulada; (1) igualmente curvada
- 69) Ângulo basal do entalhe labral: (0) agudo ou cerca de 90°; (1) muito obtuso.
- 70) Relação do comprimento do entalhe labral com o comprimento labral: (0) entre 1.2 e 1.3; (1) maior que 1.3; (2) menor ou igual a 1.1.
- 71) Relação do ponto mais largo (cerda L1) com o ponto mais comprido (lobo labral e base): (0) maior ou igual a 1.8; (1) menor ou igual a 1.7.

C. MANDÍBULA (Fig. 13)

Peça bucal com função mastigadora. Em número par, dispostas lateralmente logo atrás do labro. São sólidas, compactas e fortemente esclerosadas.

Ântero-dorsalmente (vista aboral) é a área molar, com 5 dentes incisivos, grandes, e um número variável de pequenas protuberâncias que são os dentes molares. Em aspecto oral, a mandíbula é côncava.

CARACTERES

- 72) Número de dentes molares (pequenos): (0) maior ou igual a 3; (1) menor que 3.
- 73) Tamanhos dos incisivos 2 e 3: (0) semelhantes, ou o 2 levemente menor; (1) dente 2 bem menor que o 3.
- 74) Reentrâncias laterais no incisivo 4: (0) uma, lado interno; (1) duas, uma de cada lado.

D. CORPO

Hinton (1946) diferenciou dois tipos de cerdas no corpo da larva. O primeiro são as cerdas microscópicas ou proprioceptoras, próximas a margem anterior da maioria dos segmentos do tórax e abdômen, e próximas a margem posterior do dorso do protórax. São cerdas muitíssimo pequenas, que entram em contato com o segmento da frente ou podem estar inteiramente escondidas por ele quando há retração de um segmento em outro, o que ocorre normalmente no movimento da larva. São todas primárias e mais ou menos idênticas em número e posição na ordem Lepidoptera, e não há mudanças entre os diferentes estádios; os símbolos são precedidos pela letra maiúscula "M". Os Ithomiinae estudados (n=131 larvas de primeiro estágio de todas as 33 espécies) não apresentaram diferenças nestas microcerdas, e desta forma elas não foram consideradas nas análises.

O segundo tipo são as cerdas longas ou táteis, que são caracteres mais úteis, pois o número e posição são mais variáveis que as microscópicas. As cerdas primárias estão presentes em todos os estádios, as subprimárias estão ausentes no primeiro estágio e são poucas e com posição constante, havendo variações entre famílias, e as cerdas secundárias são numerosas e constituem uma aquisição mais recente no tempo evolutivo (Hinton, 1946).

Provavelmente em todas as larvas de borboletas (Hesperioidea e Papilionoidea, mencionados como Rhopalocera por Hinton, 1946) os quatro pares ventrais de falsas pernas têm sempre um círculo completo de ganchos no primeiro estágio. Nos estádios sucessivos cada vez mais os ganchos externos tornam-se menores e menos numerosos, até que na larva madura eles são perdidos e somente os ganchos mesais são fortemente desenvolvidos para formar uma típica mesosérie.

São os seguintes os nomes das cerdas (Hinton, 1946): extra-dorsais, presentes apenas no protórax (XD1 e XD2), dorsais (D1 e D2), subdorsais (SD1 e SD2), laterais (L1 e L2), subventrais (SV1 e SV2) e ventral (V1). Os segmentos do tórax estão codificados como T1 a T3 e os do abdômen como A1 a A10.

O padrão mais comum em Ithomiinae é a presença de 97 pares de cerdas (Tab. 5), assim distribuídas: 10 no protórax (T1), 8 no meso (T2) e 8 no metatórax (T3), 8 em A1, 9 em A2, 6 nos segmentos com falsas pernas (A3-6), 8 em A7, 8 em A8, 6 em A9 e 8 em A10.

CARACTERÍSTICAS GERAIS

As características gerais macroscópicas mais conspícuas são os tubérculos, o tamanho das cerdas e os ganchos das falsas pernas. Os tubérculos filamentosos no corpo da larva são tradicionalmente considerados como importantes para alocar algumas espécies de Ithomiinae como "primitivas", já que em *Tellervo* e *Danainae* eles sempre estão presentes. Entretanto, estes tubérculos variam na posição, forma e tamanho.

Quanto à posição, eles podem estar em T2, A2 e A8 (*Danaus gilippus*), em T2 e A8 (*Danaus plexippus*, *Danaus genutia*), só em T2 (*Tithorea*, *Aeria*, *Melinaea* e nos danainos *Anetia*, *Lycorea* e provavelmente *Tirumala*) ou apenas em T3 (*Tellervo*).

Quanto ao formato, embora esta característica possa ser subjetiva ou duvidosa devido ao estado de conservação do material, pode ser em forma de filamento alongado (presente em *Danaus*, *Lycorea*, *Tellervo* e *Tithorea*) ou como uma protuberância mais achatada (presente em *Anetia*, *Aeria* e *Melinaea*).

As protuberâncias podem ser pequenas e desta forma podem passar despercebidas. Por exemplo, Brower *et al.* (1992) não as encontraram na larva de 1^o estágio de *Anetia briarea*, mas na larva examinada elas estão presentes no segmento T2. Por outro lado, excepcionalmente, uma espécie pode possuir tubérculos nas larvas maduras mas não possuí-los na de primeiro estágio, como é o caso de *Athesis clearista*.

O tamanho das cerdas (Fig. 14) foi definido com relação à largura do segmento. As cerdas foram consideradas curtas quando terminam antes do segmento, médias quando atingem ou ultrapassam um pouco, e longas quando elas atingem a metade ou mais do segmento da frente.

CARACTERES

- 75) Tórax - tubérculos: (0) filamento ou protuberância nos segmentos T2 ou T3; (1) ausentes.
- 76) Tubérculos no corpo, a partir do 2^o estágio: (0) presentes; (1) ausentes.
- 77) Tamanho das cerdas (Fig. 14): (0) pequenas, curtas; (1) médias; (2) longas.
- 78) Disposição dos ganchos das falsas pernas: (0) círculo; (1) semicírculo.
- 79) Tamanho dos ganchos das falsas pernas: (0) tamanhos equivalentes; (1) ganchos externos menores que os internos.
- 80) Número de ganchos (média) das falsas pernas (ver Tabela 5 e Fig. 15): (0) maior ou igual a 14; (1) entre 11 e 13,5; (2) menor ou igual a 10.

PROTÓRAX (T1)

Presença de 10 cerdas nos Ithomiinae em geral (Fig. 16F), do dorso para o ventre: XD1 e XD2 do mesmo tamanho, D1 entre elas, menor e mais posterior; SD1 e SD2 em linha entre elas e com as extra-dorsais, SD2 dorsal e menor. Com relação à L1, L2 é maior e mais ventral e caudal, anterior e em nível com a parte superior do espiráculo; SV1 maior que SV2; V1 muito menor que as demais cerdas. Ocorreram variações deste padrão, como D1 do mesmo tamanho das XD's, e SD1 e SD2 de igual tamanho.

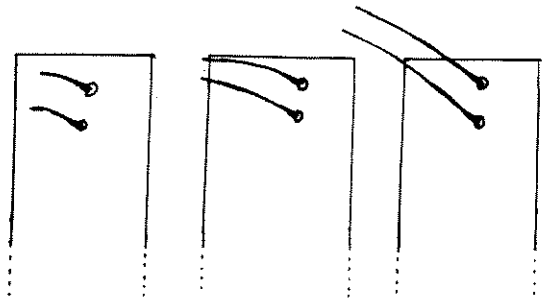


Figura 14. Detalhe do caráter 77, tamanho relativo das cerdas.

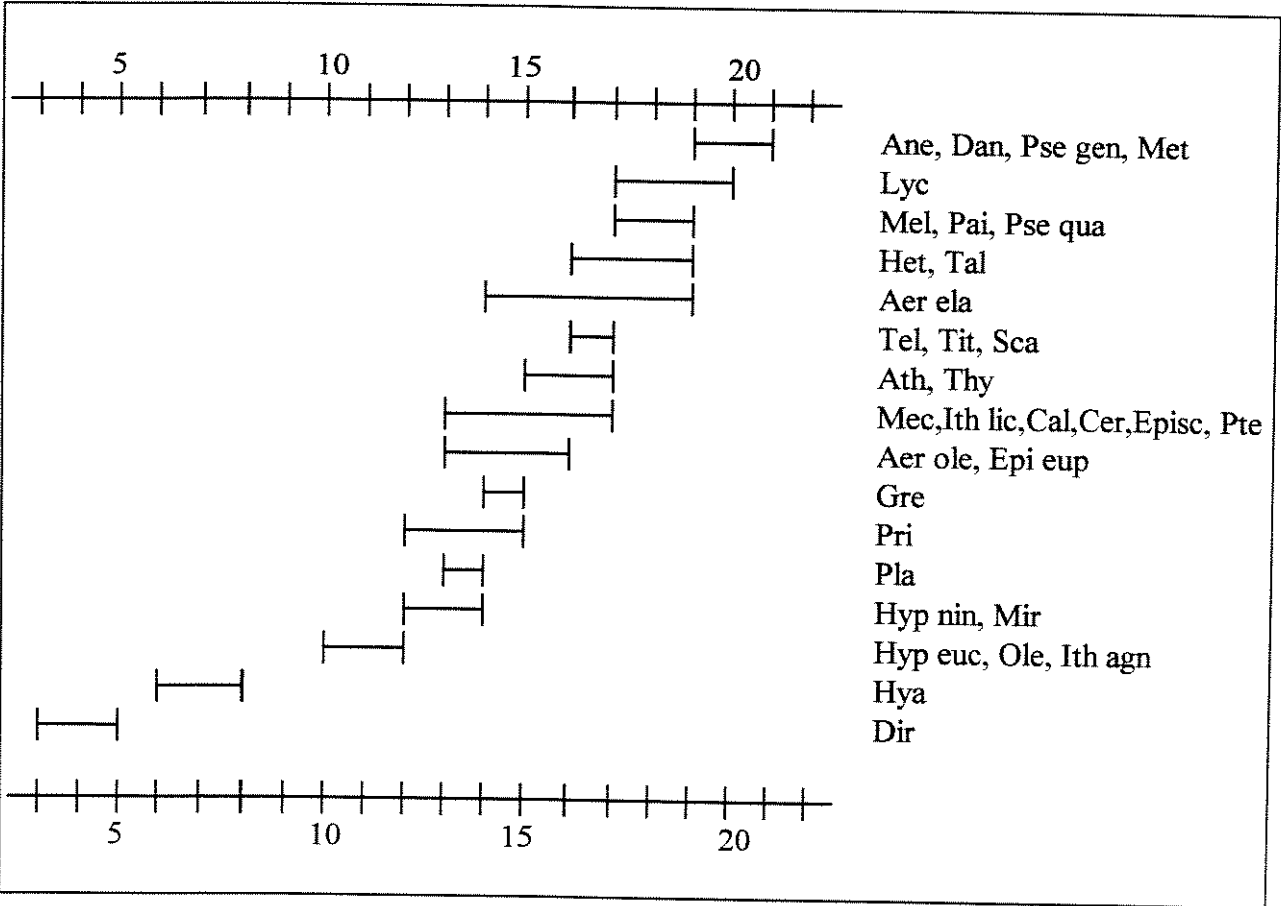


Figura 15. Diagrama ilustrando o padrão de distribuição do número de ganchos nas falsas pernas A3-6 das espécies estudadas.

Tabela 5. Número de cerdas por segmento do corpo, e o número de ganchos nas falsas pernas.

Espécie	T1	T2-3	A1	A2	A3-6	A7-8	A9	Ganchos
<i>Tellervo zoilus</i>	10	7	?	?	6	8?	?	16-17
<i>Tithorea harmonia</i>	11	7	8	9	6	8	6	16-17
<i>Aeria olena</i>	10	8	8	9	6	8	7	14-16
<i>Aeria elara</i>	10	8	8	9	6	8	7	14-19
<i>Methona themisto</i>	10	8	8	9	6	8	7	21
<i>Placidula euryanassa</i>	10	8	9	10	7	8-9	6	13-14
<i>Melinaea menophilus</i>	10	8	8	9	6	8	6	17-19
<i>Melinaea ludovica</i>	10	8	8	9	6	8	6	19
<i>Athesis clearista</i>	10	8	8	9	6	8	6	15-17
<i>Thyridia psidii</i>	10	8	8	9	6	8	6	15-17
<i>Scada karschina</i>	10	8	8	9	6	8	6	16-17
<i>Mechanitis lysimnia</i>	10	7	8	9	6	8	6	13-16
<i>Mechanitis polymnia</i>	10	7	8	9	6	8	6	13-15
<i>Paititia neglecta</i>	10	8	8	9	6	8	6	17-19
<i>Oleria aquata</i>	10	8	8	9	6	8	7	10-12
<i>Epityches eupompe</i>	10	8	8	9	6	8	6	14-16
<i>Hypothyris ninonia</i>	10	8	8	9	6	8	7	12-14
<i>Hypothyris euclea</i>	10	8	8	9	6	8	6	10-12
<i>Miraleria cymothoe</i>	10	8	8	9	6	8	6	12-14
<i>Ithomia lichyi</i>	10	7	8	9	6	8	?	13-17
<i>Ithomia agnosia</i>	10	7	8	9	6	8	7	11-12?
<i>Callithomia lenea</i>	10	7	8	9	6	8	6	14-17
<i>Talamancana lonera</i>	10	8	8	9	6	8	6	16-19
<i>Hyalenna pascua</i>	10	8	8	9	6	8	6	6-8
<i>Dircenna dero</i>	10	8	8	9	6	8	6	3-5
<i>Ceratinia tutia</i>	10	7	8	9	6	8	6	15-16
<i>Prittwitzia hymenaea</i>	10	8	8	9	6	8	6	12-15
<i>Episcada clausina</i>	10	8	8	9	6	8	?	15-16
<i>Episcada philoclea</i>	10	-	8	9	6	8	6	16
<i>Pteronymia euritea</i>	10	8	8	9	6	8	6	15-16
<i>Pseudoscada genetyllis</i>	10	8	8	9	6	8	6	19-21
<i>Pseudoscada quadrifasciata</i>	10	8	8	9	6	8	6	17-18?
<i>Greta andromica</i>	10	8	8	9	6	8	?	14-15?
<i>Heterosais edessa</i>	10	8	8	9	6	8	6	16-19
<i>Danaus gilippus</i>	10	7	8	9	9?	8	6?	?
<i>Danaus plexippus</i>	10	7	8	9	6	8	7	19-20
<i>Lycorea cleobaea</i>	10	7	8	9	6	8	6	17-20
<i>Anetia briarea</i>	10	7	8	9	6	8	5??	20-21

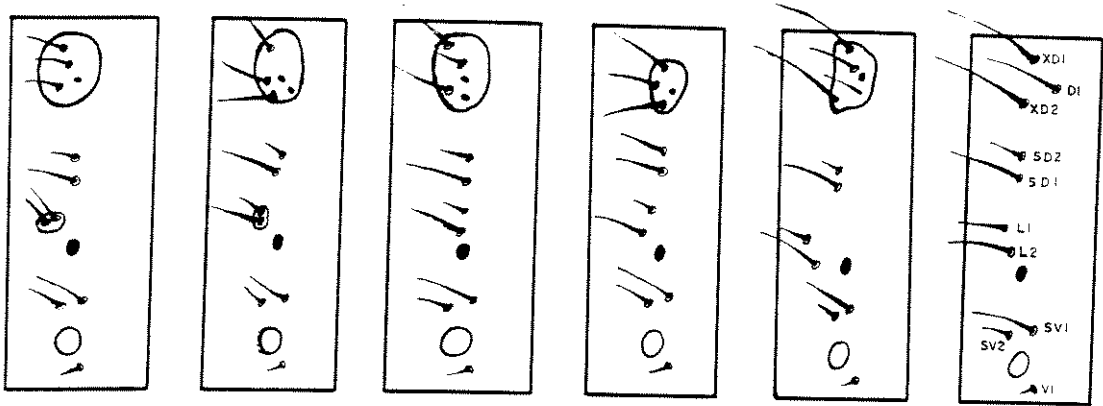


Figura 16. Quetotaxia do protórax: (A) *Danaus plexippus*, (B) *Anetia briarea*, (C) *Lycorea cleobaea*, (D) *Tellervo zoilus*, (E) *Tithorea harmonia*, (F) demais Ithomiinae. O círculo preto representa o espiráculo e o branco, a posição da perna.

Uma placa esclerosada (esclerito cervical) sob XD1, XD2 e D1 (Fig. 16A-E) está presente em Danainae (*Danaus plexippus*, *Anetia briarea* e *Lycorea cleobaea* analisados, mais *Danaus gilippus*, *D. genutia* e *Tirumala hamata*, segundo Kitching (1984)), no grupo externo (*Tellervo zoilus*) e, entre os Ithomiinae em estudo, em *Tithorea harmonia*. Tal esclerito apresenta também 1 ou 2 puncturas, sendo que *T. harmonia* apresenta uma peculiaridade adicional, que é uma cerda extra (D2?). *Danaus plexippus* e *Anetia briarea* possuem L1 e L2 sobre um esclerito comum.

CARACTERES

- 81) Esclerito cervical sob XD1, XD2 e D1: (0) presente; (1) ausente.
- 82) Tamanhos relativos de XD1, D1 e XD2: (0) D1 menor, XD1 e XD2 equivalentes; (1) XD1, XD2 e D1 equivalentes, ou uma das cerdas maior que as outras duas.
- 83) Posição de SD1 e SD2: (0) em linha, ou SD2 levemente caudal; (1) SD2 bastante caudal (posterior).
- 84) Posição de L1 e L2 com relação ao espiráculo: (0) dorsal; (1) em nível (L2 mediano ao espiráculo).

MESO E METATÓRAX

Presença de 8 cerdas na grande maioria dos Ithomiinae analisados (Fig. 17). Às vezes a cerda L2 está ausente, condição considerada plesiomórfica, pois ocorre nos Danainae do estudo e em *Tellervo* e *Tithorea*.

D1 e D2 em linha, geralmente de tamanhos equivalentes; SD2, geralmente mais caudal às D's, e equidistante entre D2 e SD1, ou mais próxima de D2. SD1 e L1 geralmente de tamanhos equivalentes.

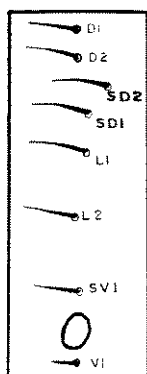


Figura 17. Quetotaxia do meso e metatórax (*Scada karschina*).

CARACTERES

- 85) Tamanhos de D1 e D2: (0) equivalentes; (1) D1 maior.
- 86) Distância de SD2 com relação à SD1 e D2: (0) mais próxima de SD1 (às vezes levemente); (1) equidistante; (2) mais próxima de D2 (às vezes levemente).
- 87) Posição relativa de SD1 e SD2: (0) em linha; (1) SD2 mais posterior (caudal) ou mais anterior.
- 88) Posição de SD2 com relação a D1 e D2: (0) ventral (em linha); (1) ventral, em linha com D1, D2 mais anterior; (2) ventral e caudal a D1 e D2.
- 89) Tamanhos de SD1 e L1: (0) equivalentes; (1) SD1 pouco menor; (2) SD1 bem menor.
- 90) Cerda L2: (0) ausente (sete cerdas); (1) presente (oito cerdas).

ABDÔMEN

O número de cerdas de cada segmento de cada espécie constam na Tabela 5. O padrão básico de distribuição das cerdas é bastante homogêneo na subfamília (Fig. 18), e apenas 9 caracteres foram delineados, porém todos eles bastante confiáveis.

Descrição geral: D1 e D2 em linha e de tamanhos semelhantes, SD2 caudal e ventral, e maior, bem mais próximas delas do que de SD1, a qual se situa pouco acima (dorsal) do espiráculo; L1 e L2 de tamanhos semelhantes.

CARACTERES

- 91) Tamanhos de D1 e D2: (0) equivalentes; (1) D1 maior.
- 92) Tamanhos de SD2 e D1/D2: (0) equivalentes; (1) SD2 maior.
- 93) Tamanho de SD1 com relação a D1, D2 e SD2: (0) SD1 pouco maior ou bem maior; (1) equivalentes; (2) SD1 pouco menor que SD2.

- 94) Tamanho de SD1 com relação à L1 e L2: (0) equivalentes ou SD1 pouco maior; (1) SD1 equivalente a cerda menor (L1 ou L2); (2) SD1 bem menor.
- 95) Tamanhos de L1 e L2: (0) equivalentes, ou L2 pouco maior; (1) L2 maior; (2) L1 maior.
- 96) Cerda SV adicional em A1-7: (0) ausente; (1) presente.
- 97) A9 comparado com A7 e A8: (0) uma cerda a menos (L1); (1) duas cerdas a menos (SD2 e L1).
- 98) Cerdas do epiprocto (A10): (0) D1 maior, SD1 e L1 semelhantes, D2 menor que todas; (1) tamanhos semelhantes, D2 pouco menor; (2) tamanhos semelhantes.
- 99) Cerdas P1 e SP1 (A10): (0) normal, ambas presentes; (1) presença de cerda extra, SP2.

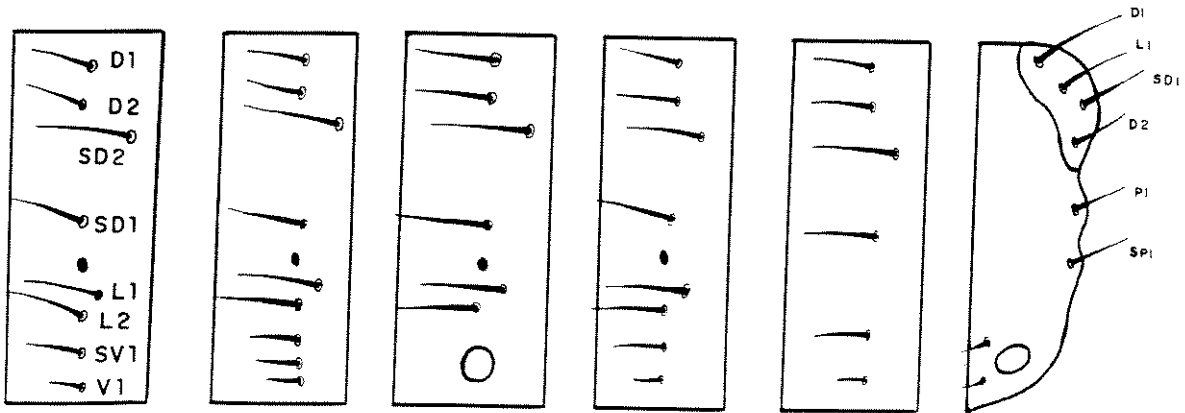


Figura 18. Quetotaxia do abdômen (*Hypothyris euclea*), segmentos A1, A2, A3-6, A7-8, A9 e A10.

Tabela 6. Matriz resultante, com 99 caracteres e 36 taxa. Os códigos das espécies constam na Tabela 3. Os símbolos "?" e "-" representam estados desconhecidos ou não aplicáveis, respectivamente. Caracteres 1-52: cápsula cefálica; 53-71: labro; 72-74: mandíbula; 75-80: corpo (gerais); torax: 81-90; abdômen: 91-99. Última coluna: índice de derivação (avanco) de cada espécie (somatório dos estados / nro de estados com informação).

[illegible]

2. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS

A. ANÁLISES FILOGENÉTICAS

A matriz resultante consta na Tabela 6, que inclui os três Danainae que foram utilizados na avaliação das polaridades. As análises do Paup produziram 70 árvores igualmente parcimoniosas (Tabela 7), com diversas combinações de Hold e Addseq, com 4 topologias levemente diferentes (Figs. 19 a 22). As análises do Hennig resultaram em duas topologias de consenso (Figs. 23 e 24).

Os 24 gêneros analisados se reuniram em 6 grandes grupos (Tabela 8), sendo 5 deles (G1-G5) com sua individualidade e seus componentes geralmente indissociáveis na maioria das análises. O maior grupo (G6) apresenta tendências de formação de subgrupos. As relações entre os grupos variou levemente, e a árvore da Fig. 19 servirá como base para a discussão seguinte. Os resumos das principais topologias estão representados na Fig. 25.

A consistência dos caracteres encontra-se na Tabela 9. O índice de consistência (Kluge & Farris, 1969) traduz o número mínimo possível de passos para um determinado caráter dividido pelo número real de passos (mudanças) deste caráter na árvore. Este índice varia de 0 a 1, e o valor 1 indica que o caráter evoluiu uma só vez na árvore. Caracteres com índices pequenos são mais homoplásicos, mas um índice acima de 0,3 é considerado satisfatório em árvores com muitos táxons (J. S. Moure, com. pessoal).

As principais diferenças entre as análises do Paup e do Hennig foram que neste último *Placidula* agrupa-se com *Miraleria* e *Prittwitzia*, e *Ceratiscada* é monofilética com *Callithomia*, *Dircenna*, e *Hyalenna*. Com a opção “xs w”, os grupos G3 e G4 se misturam com o grupo G6.

Tabela 7. Combinações de HOLD e ADDSEQ na análise do PAUP. Tamanho das árvores (número de passos) e número de árvores encontradas (entre parênteses). Encontradas 68 árvores igualmente parcimoniosas, com 567 passos e índice de consistência igual a 0,240.

Hold	Closest	Simple	Rootless	Asis
1	564 (2)	565 (4)	563 (1)	563 (1)
5	562 (5)	563 (2)	562 (5)	568 (6)
10	562 (5)	562 (5)	562 (5)	565 (1)
15	562 (5)	562 (5)	562 (5)	565 (1)
20	562 (5)	562 (5)	562 (5)	563 (1)
25	562 (5)	562 (5)	562 (5)	565 (1)

Tabela 8 . Grupos monofiléticos e respectivos códigos. Análise PAUP (ver Figs. 19 e 25A).

Grupo	Gêneros
G1	<i>Tithorea, Aeria</i>
G2	<i>Melinaea, Paititia</i>
G3	<i>Hypothyris, Oleria</i>
G4	<i>Mechanitis, Scada, Thyridia, Methona</i>
G5	<i>Athesis</i>
G6	<i>Placidula, Pseudoscada, Epityches, Callithomia, Pteronymia, Miraleria, Greta, Prittwitzia, Ceratinia, Hyalenna, Dircenna, Talamancana, Heterosais</i>

Tabela 9. Índice de consistência dos caracteres, com relação a Fig. 19.

0,10 - 0,15	2, 3, 5, 28, 30, 33, 40, 48, 59, 68, 69, 84, 89
0,16 - 0,20	6, 7, 9, 20, 22, 23, 24, 31, 32, 36, 39, 45, 53, 54, 55, 56, 57, 70, 73, 74, 85, 87, 88, 90, 91, 95
0,21 - 0,25	4, 10, 12, 14, 17, 21, 25, 26, 27, 35, 37, 42, 50, 52, 61, 77, 83, 86, 93
0,30 - 0,35	1, 13, 15, 38, 41, 46, 49, 63, 64, 71, 72, 76, 80, 81, 94, 97
0,36 - 0,40	8, 18, 98
0,50	11, 16, 34, 43, 51, 60, 62, 66, 75, 79, 82
0,67	65
1,00	19, 29, 44, 47, 58, 67, 78, 92, 96, 99

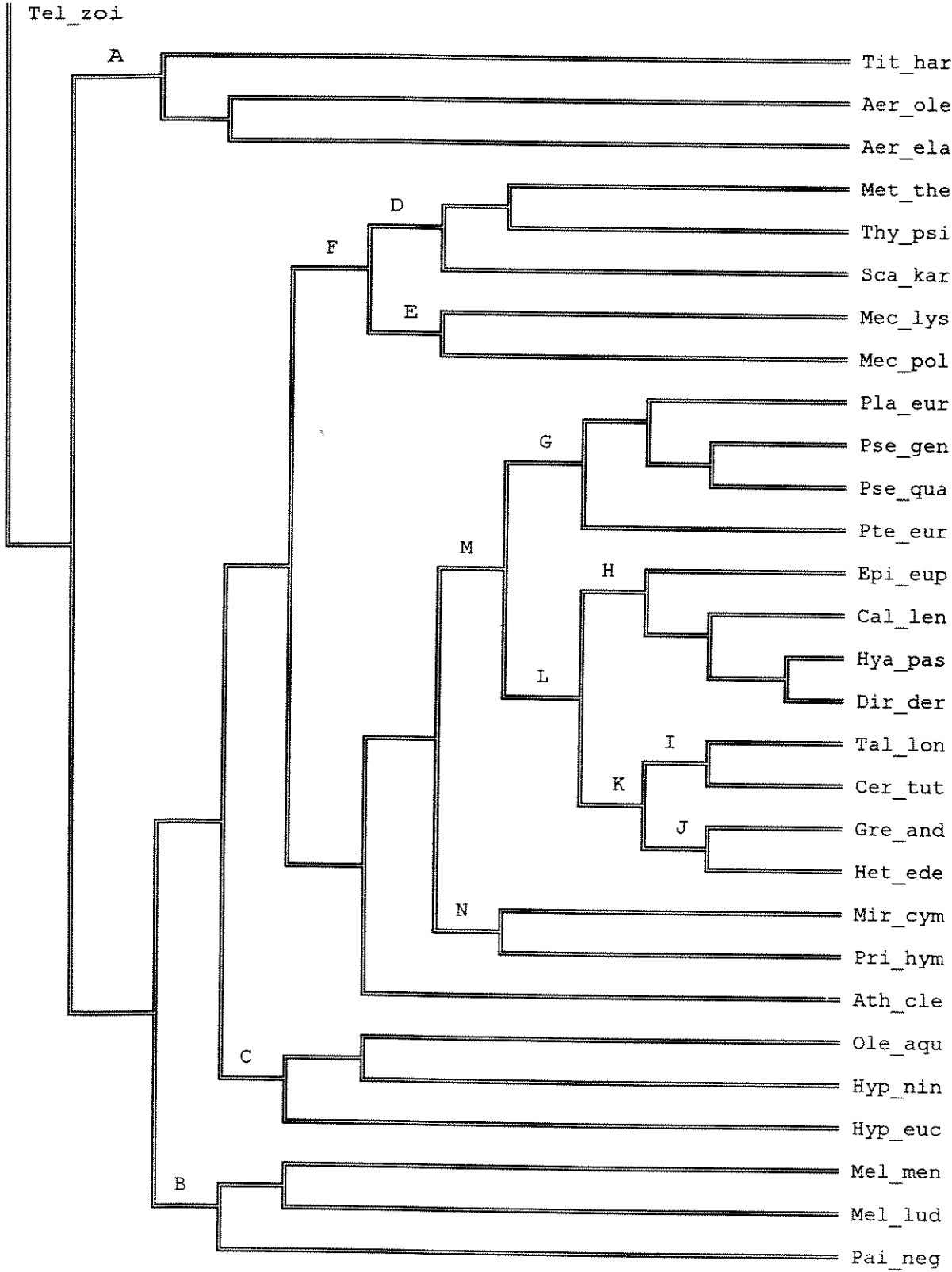


Figura 19. Análise do Paup, tamanho de 562 passos, i.c. = 0,240, árvore encontrada 28 vezes.
A - N correspondem aos grupos da Tabela 10.

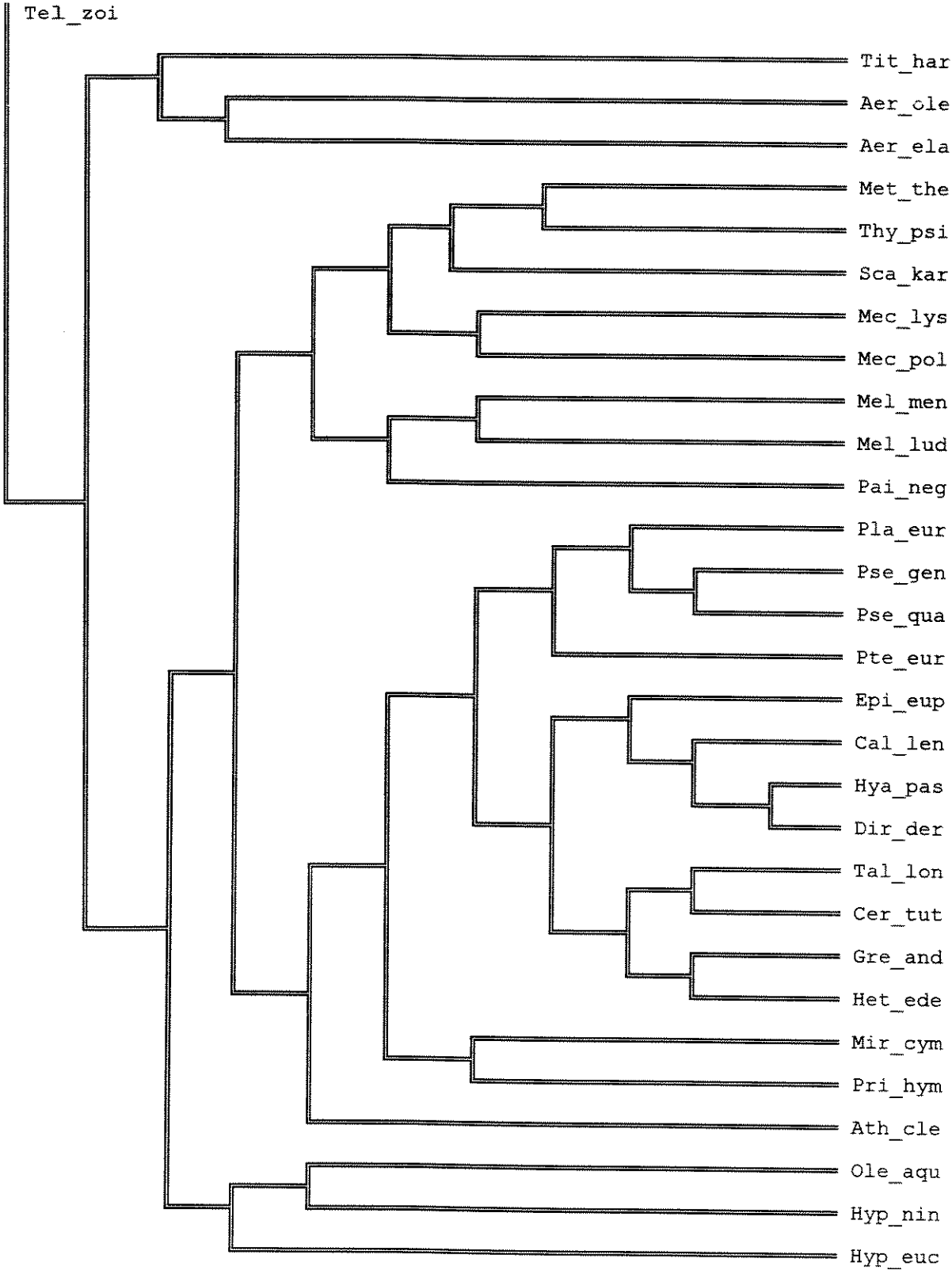


Figura 20. Análise do Paup, tamanho de 562 passos, i.c. = 0,240, árvore encontrada 14 vezes.

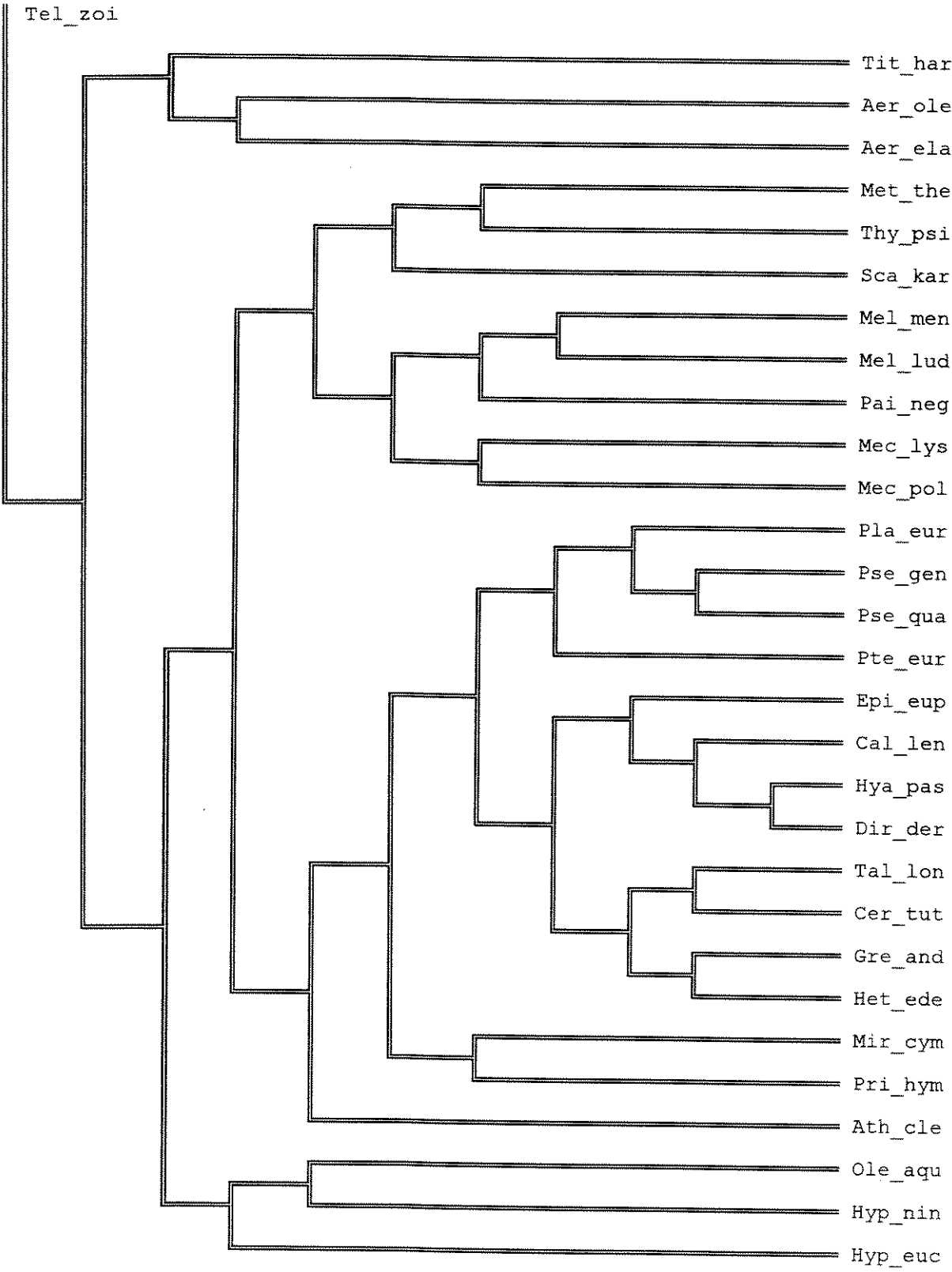


Figura 22. Análise do Paup, tamanho de 562 passos, i.c. = 0,240, árvore encontrada 14 vezes.

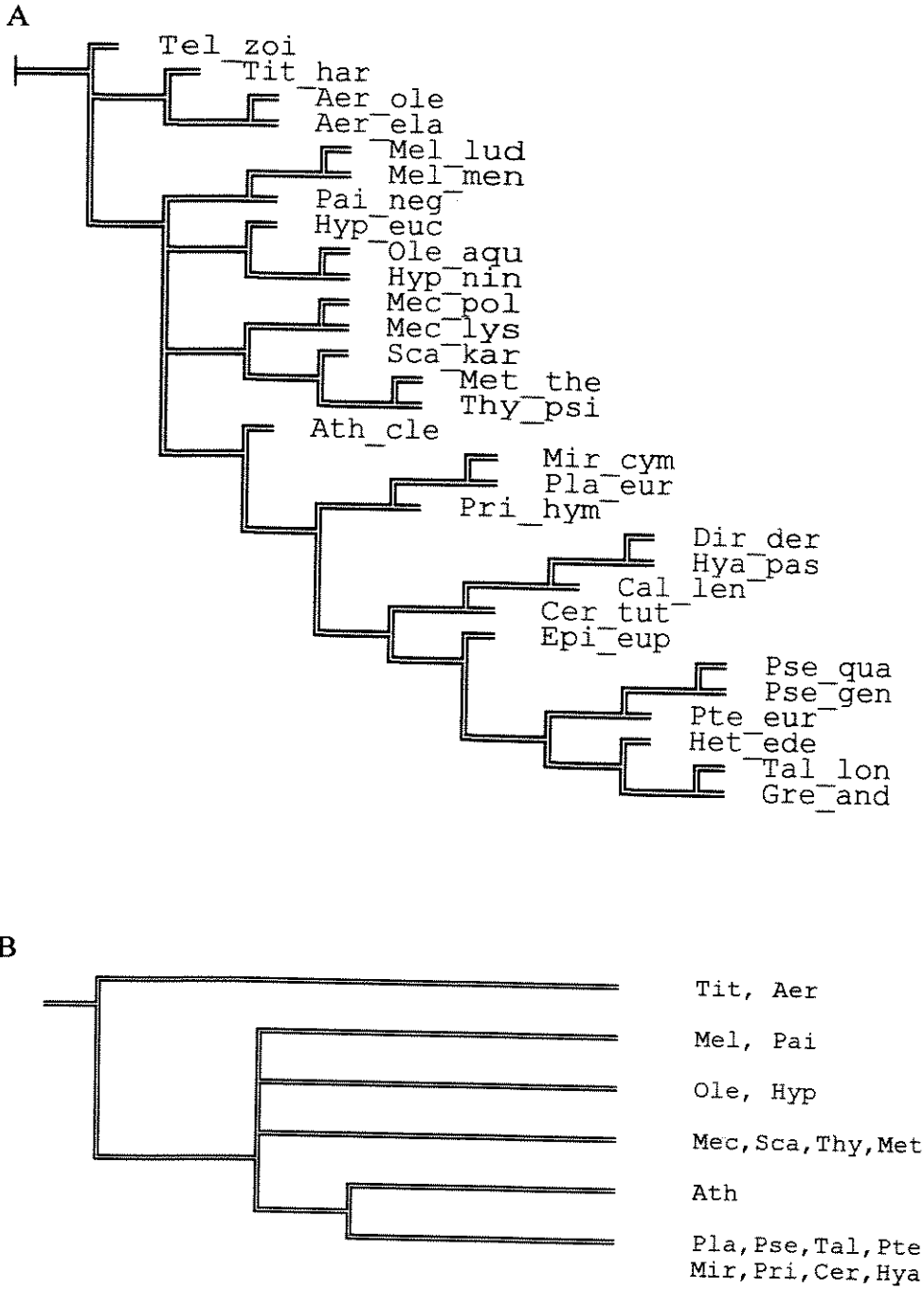


Figura 23. Análise do Hennig86. Tamanho de 563 passos, índice de consistência é 23 e o de retenção é de 43. Consenso de três árvores encontradas. (A) Árvore normal, (B) reduzida.

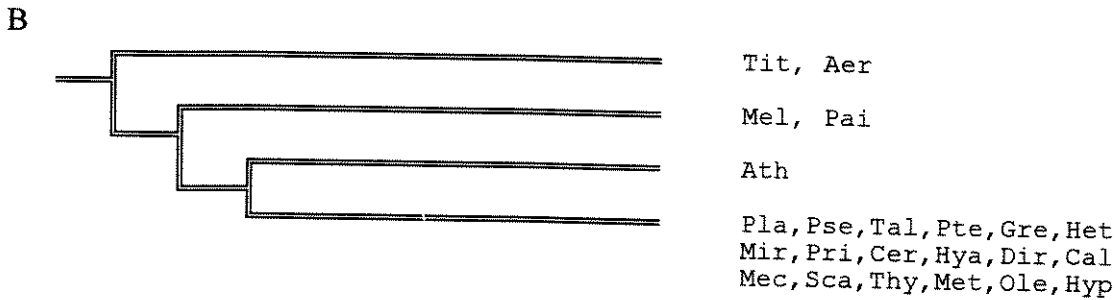
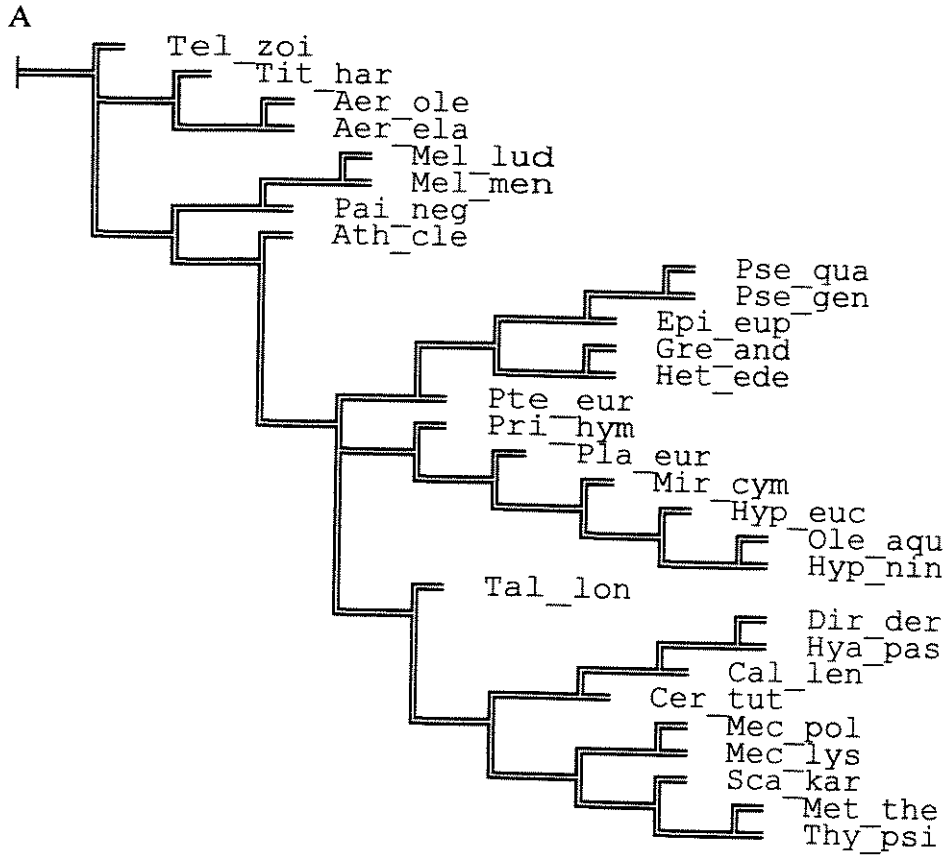


Figura 24. Análise do Hennig86. Tamanho de 376 passos, índice de consistência é 58 e o de retenção é de 74. Consenso de 3 árvores, com "xs w". (A) Árvore normal, (B) reduzida.

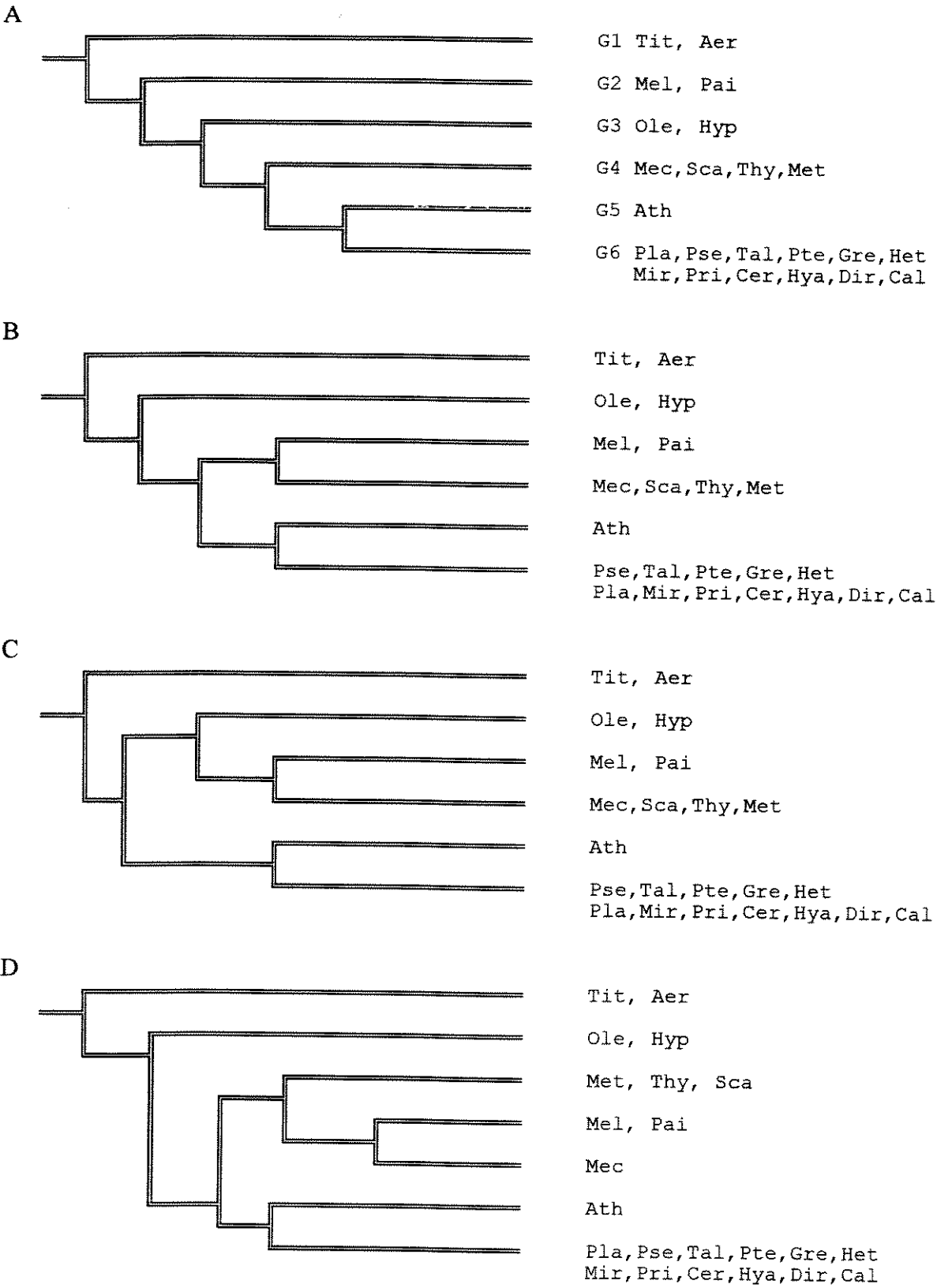


Figura 25. Resumo das relações filogenéticas entre os principais grupos formados. (A) Fig. 19, (B) Fig. 20, (C) Fig. 21, (D) Fig. 22.

As apomorfias de cada grupo (ver Figs. 19 e 25A, Tabela 8) foram:

Grupo G1

- (5) F1 mais próxima de C2
- (10) AFa em linha com relação à AF1 e AF2;
- (35) Oa anterior a linha i-A1;
- (36) Ob em linha com v e O3;
- (68) Borda interna do lobo labral não angulada;
- (84) L1 e L2 em nível ao espiráculo;
- (87) SD2 mais posterior (caudal) a SD1
- (88) SD2 ventral e caudal a D1 e D2.

Grupo G2

- (13) AF2 mais caudal à bifurcação da sutura coronal;
- (33) O3 de tamanho semelhante a O1 e O2;
- (37) Ob mais próximo do ocelo v, comparado com O2 e O3;
- (49) V1 mais próximo de V2, comparado com P2;
- (53) M2 em linha com L2;
- (56) Distância entre M1 e M2 é muito menor do que entre M1's;
- (60) Ângulo médio entre as linhas M1 - M2, e M1 - punctura S é $< 40^\circ$;
- (62) Punctura S distal ao ponto mais largo do labro;
- (64) L2 bem próximo de L1;
- (69) Ângulo basal do entalhe labral muito obtuso;
- (70) Relação entalhe labral/comprimento labral maior que 1.3;
- (73) Mandíbula: dente 2 bem menor que o 3.

Grupo G3

- (4) F1 levemente mais dorsal a C2;
- (17) A3 mais caudal à linha entre iv e P1;
- (28) La não em linha com L1 e A3;
- (30) O2 com ângulo agudo com relação aos ocelos iv e v.

- (45) SO_b mais próximo de SO₃;
- (59) Punctura S mai próxima de M₂;
- (79) Propernas: ganchos externos menores que os internos
- (80) Máximo de 15 ganchos nas propernas;
- (89) SD₁ bem menor que L₁.

Grupo **G4**

- (7) Fa mais posterior à F₁;
- (13) AF₂ mais caudal à bifurcação da sutura coronal;
- (14) Distância de AF₁ e AF₂ à sutura coronal são semelhantes;
- (18) A₁ entre os ocelos i e ii;
- (23) Pb mais dorsal à linha P₁-P₂;
- (25) P₁ ventral a P₂;
- (33) O₃ de tamanho semelhante à O₁ e O₂;
- (34) O_a anterior a linha i-A₁;
- (50) M₂ em linha com L₁;
- (61) Punctura S mais próxima da borda;
- (74) Dente incisivo número 4 com 2 reentrâncias laterais;
- (89) SD₁ e L₁ de tamanhos equivalentes;

Grupos **G5 + G6**

- (9) AF₁, AF₂, Afa: pelo menos uma ausente;
- (22) Pa equidistante à linha A₂-A₃;
- (40) SO₂ mais próximo do ocelo vi;
- (55) M₁ em linha com M₂;
- (73) Dente 2 bem menor que o 3;
- (85) D₁ maior que D₂;
- (86) SD₂ mais próximo de D₂;
- (94) SD₁ de tamanho equivalente a cerda menor (L₁ ou L₂).

Grupo G5

- (2) C2 equidistante entre C1 e a linha mediana;
- (5) F1 equidistante com relação à C2 e a sutura coronal;
- (8) Distância entre Fa's é maior;
- (36) Ob em linha com o ocelo v e O2;
- (56) Distância entre M1 e M2 é muito menor do que entre M1's;
- (59) Punctura S equidistante de M1 e M2;
- (63) M3 atrás da margem do labro;
- (76) Tubérculos do corpo presentes nos estádios superiores;
- (95) L2 maior que L1;

Grupo G6

- (4) F1 levemente mais dorsal à C2;
- (26) P1 o dobro de P2;
- (48) Ga equidistante à G1 e O3;
- (49) V1 mais próximo de V2;
- (88) SD2 ventral e caudal a D1 e D2;

B. UTILIZANDO SUBCONJUNTOS DE CARACTERES

Qual ou quais partes do corpo da larva refletem melhor a filogenia global obtida? Para responder esta pergunta, foram realizadas diversas análises, com o Paup, com subconjuntos de caracteres e os resultados comparados com os da análise global (Fig. 19). As árvores (consenso) resultantes estão no Anexo 1, e o grupos formados constam na Tabela 10.

Considerando cada parte isoladamente, a contribuição do labro é mínima, e da mandíbula, nula. Os caracteres do corpo (tórax e abdômen) apresentaram grau de informação semelhante aos da cabeça, mesmo contando com a metade dos caracteres desta.

Analisando duplas de subconjuntos, os caracteres da cabeça adicionados aos do corpo foram os mais informativos, refletindo razoavelmente bem a filogenia global. Os trios mais informativos foram cabeça e corpo, mais labro ou mais mandíbula, sendo que o labro, como era de se esperar, forneceu mais informação.

O fato de a mandíbula fornecer pouca informação não quer dizer que ela deva ser descartada, pois quando ela se junta com os caracteres da cabeça ela contribui. Mas como a pergunta é priorizar partes do corpo com relação a quantidade de informação e o gasto energético envolvido na obtenção dos caracteres, em estudos dentro de subfamílias, tribos e gêneros, desconsideraria a mandíbula e refinaria criteriosamente os caracteres do labro e da cabeça.

C. CONSIDERAÇÕES SOBRE OS CARACTERES

AVALIAÇÃO DOS CARACTERES

Este trabalho é pioneiro na utilização extensiva e exclusiva da quetotaxia da larva de primeiro estágio (exceto o caráter 76) em estudos taxonômicos de uma subfamília de borboletas neotropicais. Pouco se sabe sobre a qualidade deste tipo de caráter como avaliador das relações filogenéticas, e o quão variáveis são estes caracteres a nível individual, populacional e específico. Seguem algumas considerações sobre as adaptabilidade, as correlações, a confiabilidade, e as variações e anomalias destes caracteres.

A quetotaxia da larva de primeiro estágio tem valor adaptativo? Considerando que as cerdas são mecanoreceptores ou proprioreceptores, elas são tão adaptativas quanto os estematas, as mandíbulas ou o intestino, ou seja, são todas “estruturas” que fazem o corpo funcionar em uníssono, tornando esta uma discussão inócua.

Aparentemente não existe relação entre o tamanho das cerdas (caráter 77) e o hábito gregário ou solitário das larvas. Das seis espécies que possuem larvas agrupadas, duas têm pêlos médios (*Hypothyris euclea* e *Miraleria cymothoe*) e quatro têm pêlos longos

Tabela 10. Análises filogenéticas com subconjuntos de caracteres, Paup. As árvores de consenso estão no Anexo 1. "A" até "N" são os grupos formados na Fig. 19. "●" reflete fielmente determinado grupo e ".", parcialmente. Car: número de caracteres; i.c.: índice de consistência; Árvs.: número de árvores igualmente parcimoniosas.

	Car	i.c.	Árvs.	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
Cabeça	52	,25	8	●			.	.	.			.	●			.	
Labro	19	,31	100		.			●			.						
Mandíbula	3	-	-														
Corpo	25	,30	18	●	.		.	.	.	.					.	.	
Cab+Lab	71	,24	154	●	.		.	●	.			●	●				
Cab+Mand	55	,24	223	●	.		.	.	.			●	.				
Cab+Corpo	77	,24	4	●	.	●	●	●	.	.		●	●	.			.
Lab+Mand	22	,30	635	.	●			●			.	.	.				
Lab+Corpo	44	,27	20	.	●		.	●		.	.		.	.			
Mand+Corpo	28	,29	21	●	.	.	●	●		.							.
Cab+Lab+Mand	74	,24	33	●	●		.	●	.			.	●				
Cab+Lab+Corpo	96	,24	86	●	●	●	●	●		●	●	●	●	.			
Cab+Mand+Corp	80	,24	54	●	●	●	●	●	●	.		●	.	.	.		.
Lab+Mand+Corp	47	,27	118	.	●		●	●		.			.				

(*Placidula euryanassa*, *Mechanitis polymnia*, *M. lysimnia* e *Episcada clausina*); das 12 espécies com cerdas longas, 4 possuem hábito gregário e 8 são isoladas. Muitas espécies do grupo mais avançado (G6) possuem cerdas longas, mas com larvas isoladas.

Determinada cerda varia de tamanho em segmentos diferentes? Em geral não, porém as cerdas D1 e D2 podem possuir tamanhos diferentes em segmentos diferentes. Na maioria dos casos (69%) o tamanho delas no meso-metatórax e abdômen coincidem (caracteres 85 e 91, estados 0-0, n=21, e 1-1, n=3).

Aparentemente não há relação adaptativa entre a morfologia da mandíbula das larvas de primeiro estágio e a dureza ou pilosidade das folhas das plantas hospedeiras. As mandíbulas de *Aeria* spp, que comem as folhas glabras e macias de *Prestonia* sp (Apocynaceae), são idênticas às de *Mechanitis* spp, que utilizam as folhas com pêlos estrelares abundantes de *Solanum* (Solanaceae, subgêneros *Leptostemonum* e *Minon*). Outro exemplo são as espécies de *Pteronymia*, que tanto podem utilizar folhas glabras e tenras (*Cestrum* spp) ou pilosas (*Solanum* subgênero *Minon*).

Alguns caracteres, tais como o 1, 2, 42, 43, 63 e 84, são de consistência duvidosa devido a dificuldade de observação, a dependência da posição de observação e da possível variação populacional.

Algumas características mostraram-se mais sensíveis às variações populacionais ou com estado anômalo em indivíduos (Tab. 11). Dentre estes, os mais importantes estão relacionados com as puncturas Fa, Aa, Pa, Pb, La e Ob. A ocorrência de assimetrias foi comum, por exemplo, em um lado da cápsula cefálica Pb está em linha e equidistante de P1 e P2, e do outro lado está ventral e anterior à P1. Podem ocorrer também puncturas extras, La transformada em cerda em um dos lados, ou, mais raramente, duas cerdas em um mesmo soquete.

Das 37 ocorrências de anomalias, 30 (81%) foram na cápsula cefálica, e os caracteres mais anômalos foram o 23 e 24 (posição e distância de Pb com relação à P1 e P2, ver Figs. 5 e 6), em sete espécies, seguidos pelo 15 (posição de Aa com relação à A2 e AF1) e 18 (posição de A1 com relação aos ocelos i e ii), em três espécies cada. Curiosamente, as duas

Tabela 11. Presença (•) de anomalias nos caracteres e nas espécies estudadas. A última coluna indica o total de caracteres anômalos encontrados nos indivíduos examinados. A última linha indica o total de anomalias dos caracteres.

Espécie	Caracteres																		Total
	8	9	12	15	18	21	23	24	28	36	42	45	82	84	90	91	92	96	
<i>Aeria elara</i>				•		•	•	•											2
<i>Methona themisto</i>					•														1
<i>Placidula euryanassa</i>							•	•	•				•						5
<i>Melinaea menophilus</i>				•															1
<i>Mechanitis lysimnia</i>							•	•											2
<i>Mechanitis polynnia</i>	•						•	•	•	•	•	•	•	•	•				10
<i>Paititia neglecta</i>			•																1
<i>Hypothyris ninonia</i>					•	•	•	•											4
<i>Hypothyris euclea</i>				•			•												2
<i>Miraleria cymothoe</i>																		•	1
<i>Callithomia lenea</i>				•															1
<i>Pseudoscada genetyllis</i>		•																	1
<i>Heterosais edessa</i>		•																	1
<i>Lycorea cleobaea</i>									•										1
<i>Anetia briarea</i>							•	•	•										3
	1	2	1	3	2	1	7	6	3	1	1	1	2	1	1	1	1	1	36

espécies que mostraram um maior número de indivíduos com anomalias foram aquelas cujas larvas são gregárias, como *Placidula euryanassa* e *Mechanitis polymnia*.

CONFIABILIDADE DA FILOGENIA OBTIDA

A utilização de caracteres da larva de primeiro estágio, principalmente de quetotaxia, para a avaliação de relações filogenéticas, é importante em qual nível taxonômico: espécie, gênero, subfamília, família? Se caracteres de imaturos de fato evoluem mais lentamente do que os de adultos, então pode-se supor que eles serão menos informativos quando aplicados a estudos de radiação recente (Miller, 1996). Desta forma, o uso de tais caracteres será mais útil entre subfamílias do que dentro de uma subfamília, haja vista a variação intraespecífica nos caracteres da cabeça e a relativa homogeneidade dos do corpo em Ithomiinae.

Um dos principais critérios para se escolher uma determinada árvore é talvez o índice de consistência (Kluge & Farris, 1969), que mede o grau na qual uma árvore é consistente com os dados; ele é 1 se não há convergência na árvore e tende a zero quando a quantidade de convergência aumenta. Se fosse escolher uma das árvores filogenéticas de acordo com o seu índice de consistência, escolheria aquela gerada a partir dos caracteres do labro (ver Tabela 10 e árvore número 3 do Anexo 1), que tem pouco conteúdo informativo. Índice de consistência alto e poucas homoplasias de árvores filogenéticas mostram apenas que estas árvores são consistentes com elas mesmas, não que elas refletem as relações filogenéticas verdadeiras (Rohde, 1996), ou melhor do que os resultados obtidos a partir de outros tipos de caracteres.

São as cerdas examinadas estruturas homólogas? Provavelmente sim (Hinton, 1946), e um dos principais critérios para o estabelecimento de homologias é que as estruturas homólogas têm posição similar em relação a outras estruturas, bem como similaridades nas posições de subestruturas. Ou seja, a cerda P1 da cápsula cefálica tem a mesma origem em todos os lepidópteros. Isto não quer dizer que os 52 caracteres da cabeça, por exemplo, são

todos homólogos, pois deve haver muito “ruído”, e os caracteres prováveis de serem homólogos podem estar “abafados” por eles, gerando distorções nas árvores (Rohde, 1996). O mais importante não é o número ou tipo de caráter, mas sim a “qualidade” deles, e naturalmente a segurança de uma análise aumenta quando são usados muitos caracteres cujas homologias foram criteriosamente avaliadas (Rohde, 1996).

D. CONSIDERAÇÕES SOBRE A FILOGENIA DE ITHOMIINAE

COMPARAÇÃO DOS RESULTADOS COM A LITERATURA

O fato de não haver correspondência exata entre as espécies aqui analisadas (24 dos 53 gêneros) com as de outros estudos dificulta a comparação, porém algumas ponderações podem ser feitas.

As relações entre *Tithorea* e *Aeria* (G1) como membros do grupo dos itomíneos neotropicais mais primitivos se originou nos trabalhos de Brown (1985, 1987a). *Melinaea* e *Paititia* sempre foram consideradas de alguma forma como membros de grupos razoavelmente primitivos ou intermediários (ver Tab. 1), e Brown & Freitas (1994) os colocaram na tribo Melinaeini, juntamente com *Athesis*, *Olyras* e *Eutresis*.

Com relação ao gênero *Athesis*, Fox (1940, 1961), D’Almeida (1978) e Mielke & Brown (1979) alocaram-no na tribo Tithoreini, depois foi considerado como membro de uma tribo nova (Brown, 1985; 1987a) em conjunto com *Patricia* e *Roswellia*, e posteriormente (Brown & Freitas, 1994) foi colocado em Melinaeini, junto com *Melinaea* e *Paititia*. Segundo as análises da larva de primeiro estágio, *Athesis* é parafilético ao grupo mais avançado (G6).

A tribo Mechanitini, que corresponde ao grupo G4 (*Mechanitis*, *Scada*, *Thyridia* e *Methona*) foi estabelecida por Fox (1961), com *Mechanitis*, *Scada*, *Thyridia* e *Sais*. Posteriormente, D’Almeida (1978), Lamas (1979) e Mielke & Brown (1979) incluíram

Forbestra e *Paítitia*, e Motta (1989) e Brown & Freitas (1994) incluíram também *Methona* e *Placidula*.

As relações do gênero *Placidula* com os demais Ithomiinae é uma das mais intrigantes e "itinerantes", pois ele já foi colocado em Ithomiini por Fox (1940, 1961) e D'Almeida (1978), em Napeogenini por Mielke & Brown (1979, seguindo Fox & Real, 1971), em uma nova tribo com posição primitiva por (Brown 1985, 1987a), e em Mechanitini por Motta (1989) e Brown & Freitas (1994). Os resultados com a larva de primeiro estágio indicam uma proximidade com *Pseudoscada* e *Pteronymia* em um grupo mais avançado ou junto com *Miraleria* e *Prittwitzia*.

Desde Fox (1940, 1961) que os membros do grupo G6 são considerados como relativamente coesos e os mais avançados, e divididos em duas tribos, Dircennini e Godyridini. Os gêneros destoantes, com a notável exceção de *Placidula* discutida acima, são *Callithomia* e *Talamancana*, que já pertenceram aos Dircennini, mas Brown & Freitas (1994) os isolaram numa tribo nova (sem nome) próxima a Mechanitini e Oleriini. *Epityches*, considerado por D'Almeida (1978), Mielke & Brown (1979) e Brown (1985, 1987a) como típico membro intermediário (tribo Napeogenini), mostrou-se mais afinado com o grupo mais avançado, como já havia sugerido Fox (1961).

O grupo G3 é composto por *Oleria* (tribo Oleriini) e *Hypothyris* (Napeogenini), sendo que o gênero *Hypothyris* pode ser realmente polifilético, como já havia sido indicado pelas análises do ovo (Motta, 1989). Talvez a inclusão nas análises de gêneros importantes (tais como *Ithomia* e *Napeogenes*) poderão indicar determinados vínculos com os grupos intermediários ou avançados.

AS TRIBOS DE ITHOMIINAE

Quais são realmente os grupos monofiléticos de Ithomiinae e quais são as suas apomorfias, são perguntas que ainda aguardam resposta, mas pretende-se dar aqui um direcionamento à discussão. Comparando e relacionando as filogenias ou esquemas taxonômicos propostos por Brown (1985, 1987a), Brown & Freitas (1994; filogenia da Fig. 1

e tribos enunciadas nas legendas das Figs. 3-7, embora não haja correspondência exata entre elas) e Motta (1989) com os dados deste estudo, e fazendo rearranjos internos que parecem parcimoniosos e plausíveis, propõe-se, como hipótese de trabalho para estudos futuros, a alocação de todos os 53 gêneros em seis tribos, listadas na Tabela 12 (considerando uma tribo como o conjunto de um ou mais gêneros monofiléticos), com as relações filogenéticas entre elas esboçadas na Fig. 26. As mudanças básicas foram a união das tribos Oleriini, Ithomiini e Napeogenini e das tribos Dircennini e Godyridini, com o intuito de desinflacionar, de enxugar a sistemática de Ithomiinae até que novas informações ou abordagens estejam disponíveis.

ITHOMIINAE E SEUS PARENTES PRÓXIMOS

As subfamílias Danainae e Ithomiinae formam um grupo monofilético dentro da família Nymphalidae (Ehrlich, 1958; Gilbert & Ehrlich, 1970; Ackery & Vane-Wright, 1984; Scott, 1985; Ackery, 1987), e possuem em comum, principalmente, a veia 3A da asa anterior com a base livre (Ackery & Vane-Wright, 1984). Estes dois grupos são considerados algumas vezes como membros de uma única subfamília (Scott, 1985). A principal característica diferencial entre eles é o pincel de pêlos (presente apenas nos machos), que em Danainae se encontra no final do abdômen (são duplos e eversíveis) e em Ithomiinae no dorso da base da asa posterior (presente também nas fêmeas de algumas espécies de *Methona*).

O parentesco de *Tellervo*, gênero restrito a Oceania, ainda permanece um enigma. Ele tanto pode ser considerado como pertencente a tribo mais primitiva de Ithomiinae (Ehrlich, 1958; Emmel *et al.*, 1974; Brown 1985, 1987a) (Fig. 27b), quanto ter o status de uma subfamília própria, Tellervinae, compondo ou uma tricotomia não resolvida juntamente com as duas subfamílias acima (Fig. 27a) ou sendo mais próxima de Danainae (Fig. 27e) (Ackery & Vane-Wright, 1984 e Ackery, 1987). Recentemente, surgiu a idéia de que Danainae e Ithomiinae formam um grupo monofilético sendo *Tellervo* o grupo irmão de ambas (A. V. L. Freitas & K. Brown, com. pessoal) (Fig. 27d).

Os caracteres dos imaturos podem ajudar a elucidar as relações filogenéticas entre *Tellervo*, Ithomiinae e Danainae. A Tabela 13 lista as características que foram utilizadas para gerar a árvore da Fig. 28, e como grupo externo utilizou-se informações da literatura sobre outros Nymphalidae, Satyrinae e Libytheidae.

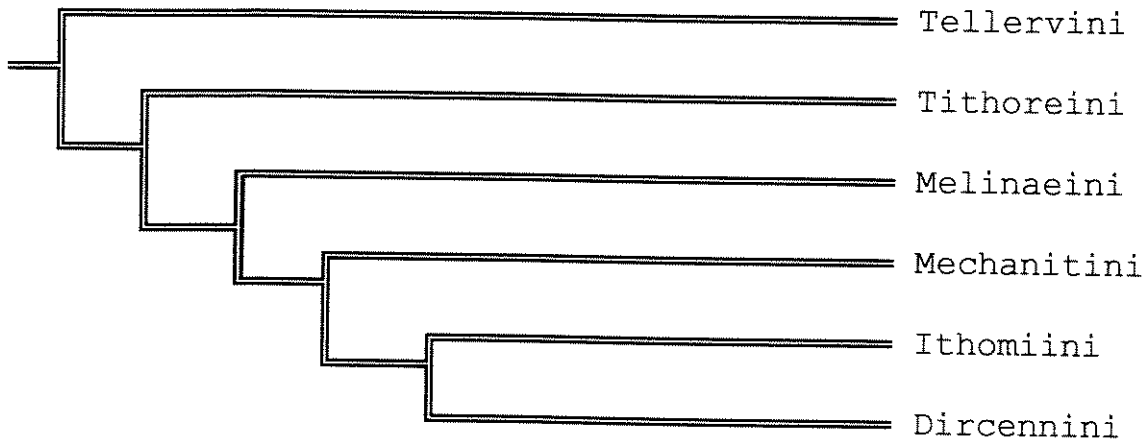


Figura 26. Hipótese preliminar sobre as relações filogenéticas entre as tribos de Ithomiinae, com base nas larvas de primeiro estágio.

Tabela 12. Supostas tribos de Ithomiinae. Os gêneros dentro de cada tribo estão em ordem alfabética.

-
- ITHOMIINAE Godman & Salvin, 1879
 TELLERVINI Frühstorfer, 1919
 Tellervo Kirby, 1894
 TITHOREINI Fox, 1940
 Aeria Hübner, 1816
 Elzunia Bryk, 1937
 Tithorea Doubleday, 1847
 MELINAEINI Clark, 1948
 Athesis Doubleday, 1847
 Athyrtis C. Felder & R. Felder, 1862
 Eutresis Doubleday, 1847
 Melinaea Hübner, 1816
 Olyras Doubleday, 1847
 Paititia Lamas, 1979
 Patricia Fox, 1940,
 Roswellia Fox, 1948
 MECHANITINI Fox, 1949
 Forbestra Fox, 1967
 Mechanitis Fabricius, 1807
 Methona Doubleday, 1847
 Sais Hübner, 1816
 Scada Kirby, 1871
 Thyridia Hübner, 1816
 ITHOMIINI Godman & Salvin, 1879
 Aremfoxia Real, 1971
 Garsauritis D'Almeida, 1938
 Gên. n. *orestilla*
 Hyalyris Boisduval, 1870
 Hyposcada Godman & Salvin, 1879
 Hypothyris Hübner, 1821
 Ithomia Hübner, 1816
 Napeogenes Bates, 1862
 Oleria Hübner, 1816
 Ollantaya Brown & Freitas, 1994
 Rhodussa D'Almeida, 1939
 DIRCENNINI D'Almeida, 1941
 Callithomia Bates, 1862
 Ceratinia Hübner, 1816
 Ceratiscada Brown & D'Almeida, 1970
 Dircenna Doubleday, 1847
 Dygoris Fox, 1945
 Episcada Godman & Salvin, 1879
 Epityches D'Almeida, 1938
 Gên. n. para *derama*
 Godyris Boisduval, 1870
 Greia Hemming, 1934
 Heterosais Godman & Salvin, 1879
 Hyalenna Forbes, 1942
 Hypoleria Godman & Salvin, 1879
 Hypomenitis Fox, 1945
 Mcclungia Fox, 1940
 Miraleria Haensch, 1903
 Pagyris Boisduval, 1870
 Placidula D'Almeida, 1922
 Prittwitzia Brown & Ebert, 1970
 Pseudoscada Godman & Salvin, 1879
 Pteronymia Butler & Druce, 1872
 Talamancana Haber, Brown & Freitas, 1994
 Veladyris Fox, 1945
 Velamysta Haensch, 1909
-

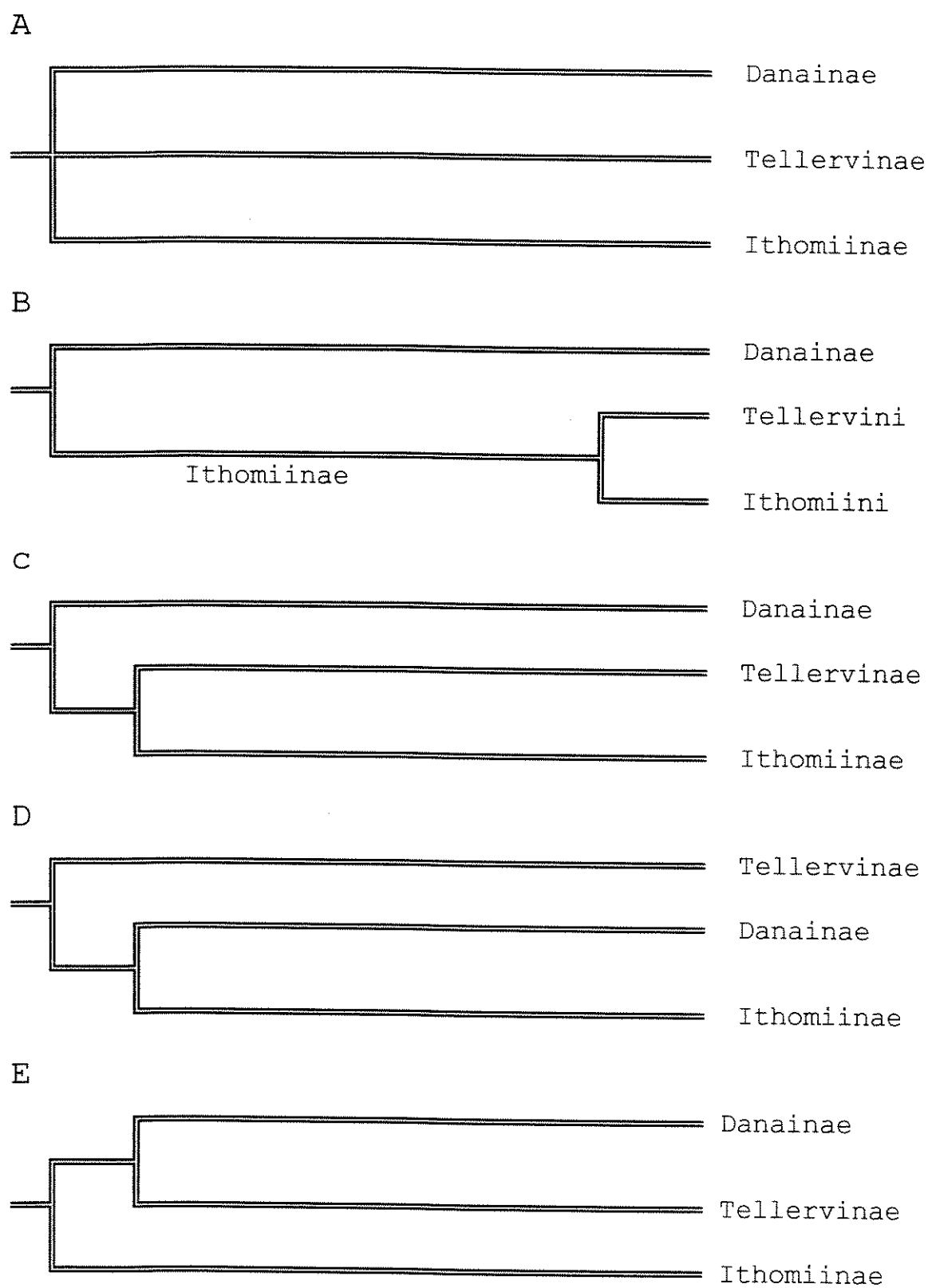


Figura 27. Possíveis relações filogenéticas entre Danainae, Ithomiinae e *Tellervo* (ver texto).

Tabela 13. Caracteres utilizados para avaliar as relações filogenéticas entre Danainae, Ithomiinae e *Tellervo*.

-
- 1) Labro, cerdas secundárias nos estádios 2º ao 5º: (0) presente; (1) ausente.
 - 2) Tórax, tubérculos: (0) presente (a partir da larva de 1º estágio ou a partir da larva de 2º); (1) ausente.
 - 3) Esclerito cervical no protórax da larva de 1º estágio: (0) presente; (1) ausente.
 - 4) Cerdas L1 e L2 sob pináculo comum no prótorax da larva de 1º estágio: (0) presente; (1) ausente.
 - 5) Pincel de pêlos: (0) abdômen; (1) asas; (2) ausente.
 - 6) Planta de alimentação: (0) Asclepiadaceae, Moraceae; (1) Apocynaceae; (2) Solanaceae.
-

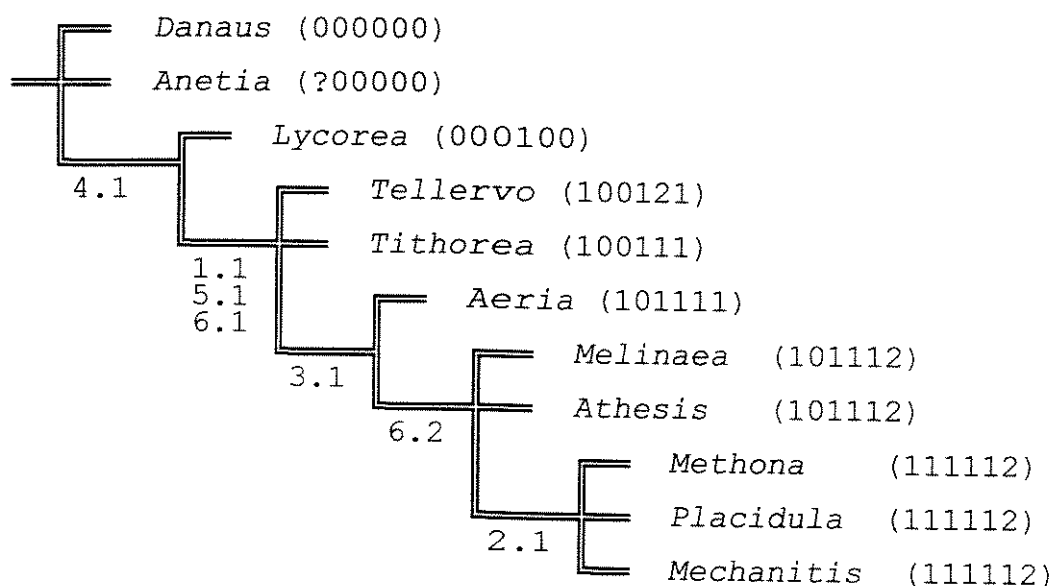


Figura 28. Relações filogenéticas entre Danainae, Ithomiinae e *Tellervo*. Árvore resultante de Hennig86, opção "ie". Tamanho de 7 passos, índice de consistência = 100. Os códigos na árvore estão na forma "caráter.estado", e após os nomes dos gêneros estão os estados de caracteres da matriz.

A presença de pincel de pêlos nas asas é uma sinapomorfia de Ithomiinae (exceto *Tellervo*), a presença de tubérculos no corpo da larva de 1º estágio é uma simplesiomorfia de Danainae, *Tellervo*, *Tithorea*, *Aeria* e *Melinaea* (neste estudo). A utilização de Apocynaceae como planta de alimentação é uma simplesiomorfia de *Tellervo*, *Tithorea*, *Aeria* (e *Elzunia*, que não consta neste estudo), e de Solanaceae, uma sinapomorfia dos demais Ithomiinae (*Hyposcada* utiliza também Gesneriaceae).

A Fig. 28 indica a monofilia de Ithomiinae, incluindo *Tellervo*. Se *Tellervo* for considerado como uma subfamília, *Tithorea* também deve fazer parte dela, pois provavelmente estes gêneros possuem um ancestral em comum não compartilhado pelos demais itomíneos, monofilia evidenciada pela posse de um esclerito cervical no protórax, o qual está presente também em Danainae. Corroborando esta hipótese, os ovos destes gêneros irmãos são extremamente semelhantes, e são mais semelhantes com *Aeria* do que com *Danaus*, *Anetia* e *Lycorea* (Motta, 1989).

Desta forma, considera-se como mais parcimoniosas as hipóteses de relações de parentesco da Fig. 27b, ou seja a tribo mais primitiva de Ithomiinae seria Tellervini (*Tellervo* + *Tithorea*), ou da Fig. 27c, com *Tellervo* + *Tithorea* formando uma subfamília separada (Tellervinae), mas mais próxima de Ithomiinae do que de Danainae.

CAPÍTULO 2

ESTUDO MICROEVOLUTIVO:
VARIAÇÃO GEOGRÁFICA DAS LARVAS
DE *Methona* NO PLANALTO CENTRAL

INTRODUÇÃO

1. AS BORBOLETAS DO GÊNERO *Methona* Doubleday, 1847

A variação geográfica em cor e padrão de animais é escopo de vasta literatura, uma vez que ela pode fornecer indícios sobre os mecanismos de seleção natural, a aptidão de fenótipos e processos de especiação. Variação geográfica ocorre quando uma espécie com distribuição ampla encontra-se dividida em subespécies parapátricas ou alopátricas (Endler, 1977).

As espécies de *Methona* são borboletas de porte médio (envergadura alar de 6,5 a 9 cm), pretas com grandes áreas transparentes de cor “bege esmaecido” (Fig. 29), amplamente distribuídas na região neotropical e que apresentam diversos, interessantes e até enigmáticos aspectos que as tornam peculiares entre os demais Ithomiinae. É o único gênero no qual em algumas das espécies ambos os sexos possuem o pincel de pêlos na margem costal da face dorsal da asa posterior (nos demais tal característica ocorre apenas nos machos). Os adultos têm quase nenhum alcalóide pirrolizidínico e também possuem atração fraca por fontes destes alcalóides (Brown, 1987a). Ao contrário da grande maioria dos itomíneos, a larva é aposemática e pode incorporar ou sintetizar substâncias desagradáveis e deterrentes efetivas contra predação a partir da planta, possivelmente passadas para as borboletas adultas (Brown, 1987a), e tanto a larva quanto o adulto recém-emergido muitas vezes não são predados por invertebrados (observação pessoal).

As espécies de *Methona* estão entre um dos poucos itomíneos que ocorre também fora de ambientes de mata, sendo inclusive uma das borboletas mais comuns em ambientes urbanos, voando mesmo em locais altamente movimentados e poluídos, como as regiões centrais de grandes cidades brasileiras. As larvas são monófagas, e utilizam como alimento apenas as folhas de *Brunfelsia*, uma solanácea conhecida popularmente como manacá ou jasmim-manacá (Fig. 30). Esta planta é ornamental, sendo frequente em praças e jardins das cidades, e é muito bela quando em floração, com flores lilases e brancas que exalam um perfume agradável. As relações mais específicas entre a borboleta e a planta variam conforme

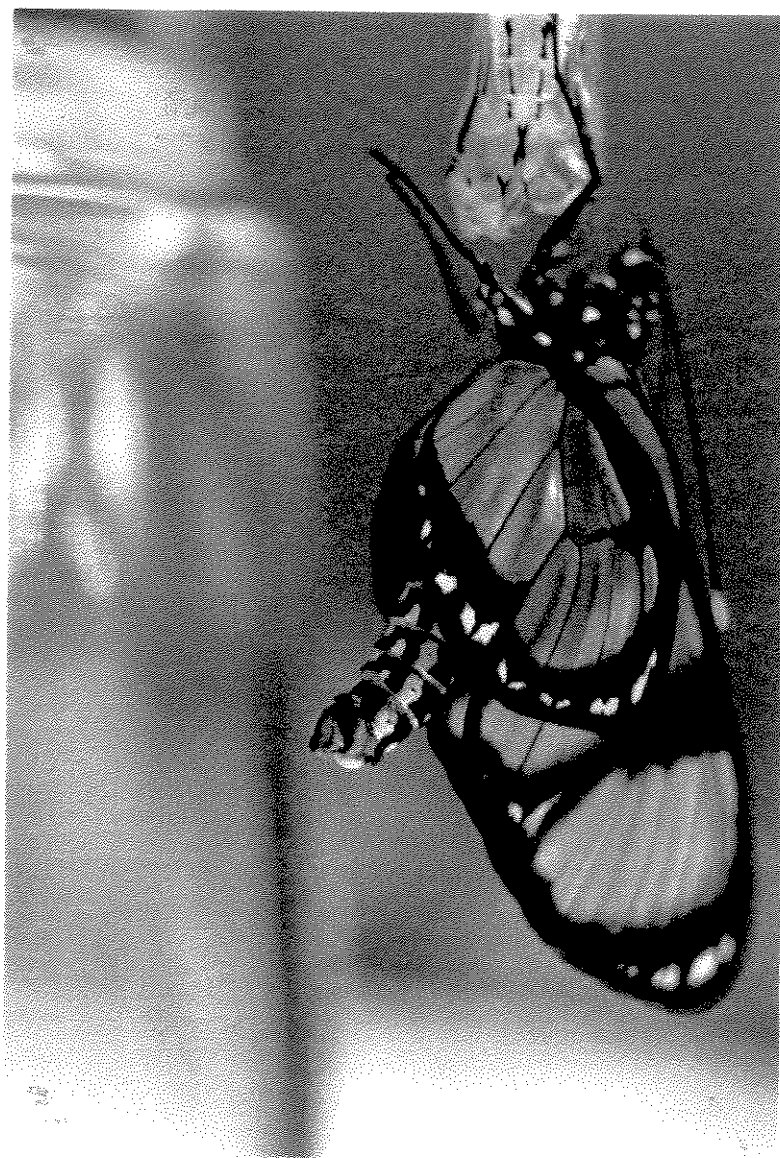


Figura 29. Exemplar de *Methona themisto* de Goiânia (GO).



Figura 30. Exemplar de *Brunfelsia uniflora* (São Simão, GO), com o autor a procura de imaturos de *Methona*.

as espécies de manacá disponíveis em determinado local. Em Uberlândia (MG) e Brasília (DF), por exemplo, as larvas utilizam apenas *Brunfelsia uniflora* (*hopeana* auctt.) (apesar de *B. grandiflora* ocorrer também em Brasília).

São reconhecidas 7 espécies de *Methona* (Tabela 14, Figs. 31 e 32), e das seis que ocorrem no Brasil (Lamas, 1973; D'Almeida, 1978; Mielke & Brown, 1979) a com distribuição mais ampla é *Methona themisto*. Aparentemente existem duas subespécies (Lamas, 1973), uma distribuída no norte do Brasil, e a outra espalhada desde o sul de Goiás e da Bahia até o nordeste da Argentina (Figs. 31 e 32). Esta última subespécie, apesar de ser a mais abundante e a melhor conhecida do gênero, ainda não recebeu um nome com validade científica formal.

Brown (1979, 1987b) acrescentou algumas modificações na distribuição das espécies (ver Fig. 32), e reconheceu três conjuntos alopátricos de populações de *Methona themisto*, embora não comente sobre quais foram os critérios usados para fazer esta separação: a) norte do Pará, Maranhão e Ceará; b) Sul, Sudeste (SP, RJ, ES, leste de MG e BA, até Salvador), Paraguai, Argentina e Uruguai; c) Brasília e adjacências. Esta última subespécie foi sugerida com base na intensidade de preto na veia CuA1, a qual era bem menor do que os exemplares da região sudeste (K. Brown, com. pessoal, 25/07/1997).

Pouco se sabe sobre as diferenças morfológicas nos imaturos (ovos, larvas e pupas) entre as espécies e subespécies de *Methona*. As informações existentes sobre as larvas são descrições sucintas, desenhos ou fotos de poucas espécies. Por exemplo, as descrições "listras transversais, pretas e amareladas que se alternam em toda a extensão do corpo" ou "preto-fosco, com estria anelar amarelo-cromo em cada segmento" se aplicam, com pequenas variações, às larvas de *M. confusa confusa* de Manaus (Lamas, 1973), de *M. themisto* do sudeste brasileiro (Costa Lima, 1950; Lamas, 1973; Otero, 1986) e de *M. megisto* de Rondônia (Brown & Freitas, 1994).

Tabela 14. Conspecto do gênero *Methona* Doubleday, 1847. Segue Lamas (1973), D'Almeida, (1978), Brown (1979) e Mielke & Brown (1979).

Espécie	Subespécie	Distribuição
<i>maxima</i> (Forbes)	<i>maxima</i> (Forbes, 1943)	Bolívia
	<i>nigerrima</i> (Forbes, 1943)	Peru
<i>curvifascia</i> Weymer, 1884		Colômbia, Equador, Peru, Bolívia, AC, AM
<i>megisto</i> C.Felder e R. Felder, 1860	<i>megisto</i> C. Felder e R. Felder, 1860	Guiana, Suriname, Guiana Franc., AM, PA, MA, TO, MT
	ssp. nov. (Brown, 1979)	MT
<i>grandior</i> (Forbes)	<i>grandior</i> (Forbes, 1943)	Guiana, Suriname, Guiana Franc., Colômbia, AM, PA, RO, MA, MT
	<i>incana</i> (Forbes, 1943)	Equador
	ssp. nov. 1 (Lamas, 1973)	Equador, Peru, Colômbia, Bolívia, AC
	ssp. nov. 2 (Brown, 1979)	
	ssp. nov. 3 (Brown, 1979)	
<i>confusa</i> Butler	<i>confusa</i> Butler, 1873	Guiana, RO, AM, PA, RR
	<i>psamathe</i> Godman & Salvin, 1898	Venezuela, Colômbia, Equador, Peru, Bolívia, norte da Argentina, AC, AM, RO
	ssp. nov. 1 (Lamas, 1973)	Panamá
	ssp. nov. 2 (Brown, 1979)	
<i>singularis</i> (Staudinger, 1884)		MA, CE, PB, PE, AL, SE, BA
<i>themisto</i> (Hübner)	<i>themisto</i> (Hübner, 1818)	Ceará, Maranhão, Pará
	ssp. nov. 1 (Lamas, 1973)	BA, MG, ES, RJ, SP, PR, SC, RS, Paraguai, Argentina, Uruguai
	ssp. nov. 2 (Brown, 1979)	DF, GO

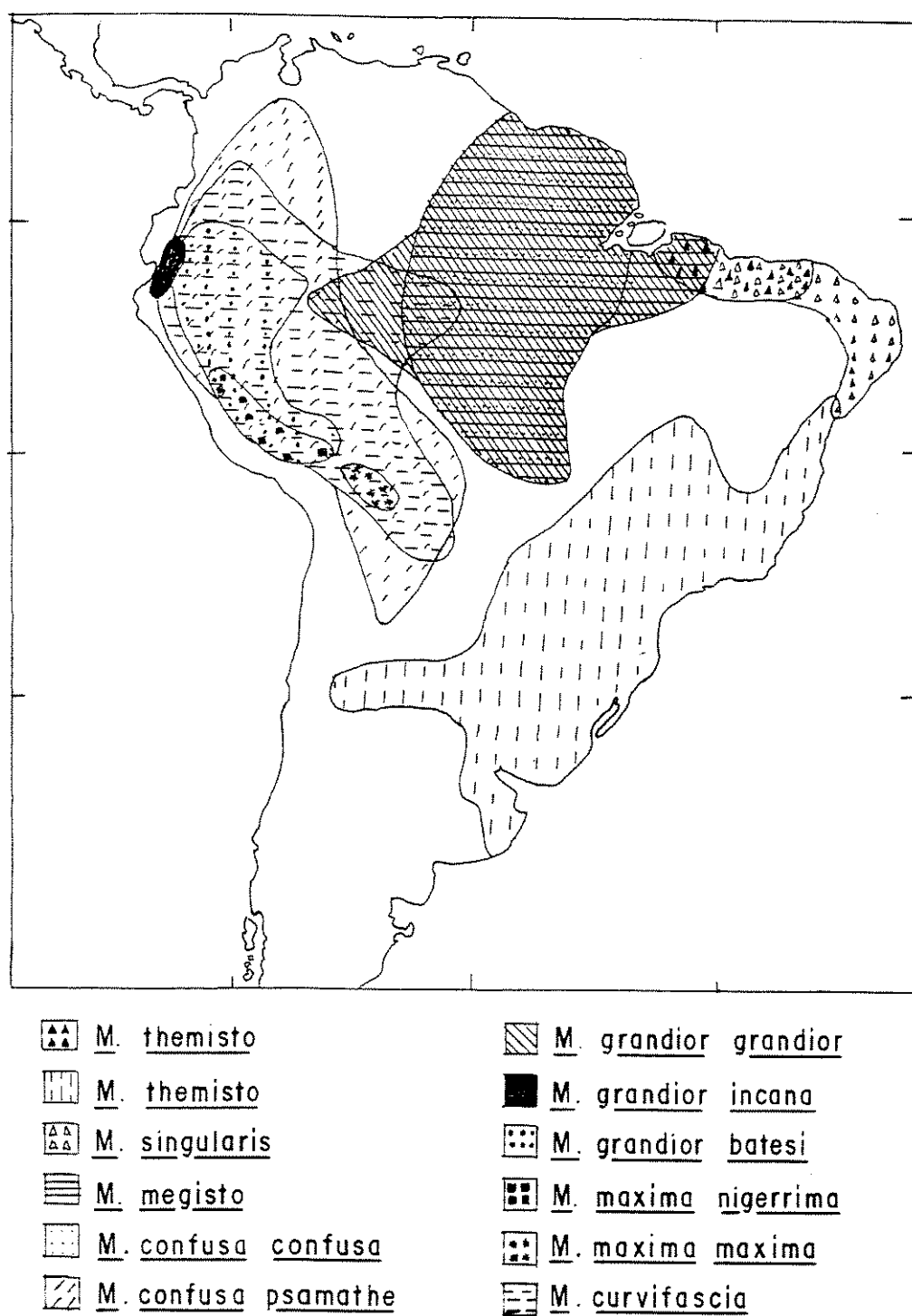


Figura 31. Distribuição das espécies e subespécies de *Methona* na América do Sul, conforme os fenótipos dos adultos, segue os mapas III, IV e V de Lamas (1973).

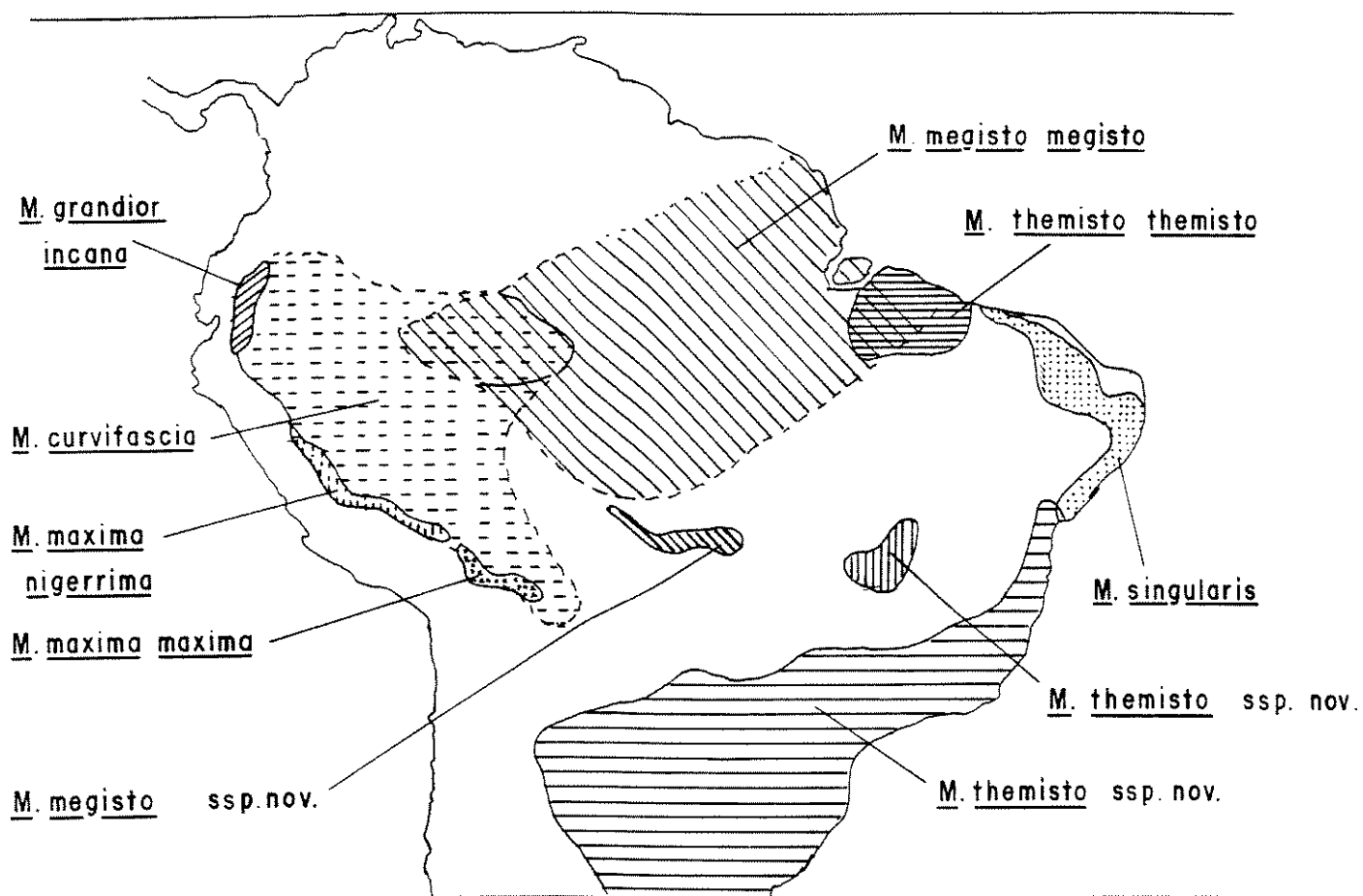


Figura 32. Distribuição das espécies e subespécies de *Methona* na América do Sul, conforme os fenótipos dos adultos, segue a Fig. 4.3 de Brown (1987b).

Esta uniformidade da combinação preto-laranja nas larvas conhecidas de *Methona* contrasta profundamente com a coloração das larvas das populações de algumas localidades do Triângulo Mineiro e sul de Goiás, principalmente na região de Uberlândia (MG), as quais apresentam, surpreendentemente, padrões bastante diferentes dos descritos acima. Desta forma, este capítulo relata a extrema variação fenotípica destas localidades e sua amplitude geográfica, tentando resgatar a importância da utilização de estádios imaturos na elucidação da sistemática e evolução desta entidade conhecida como *Methona themisto*.

2. OBJETIVOS

Verificar o grau de variabilidade fenotípica em larvas, pupas e adultos da população de *Methona* em Uberlândia.

Estudar a variação geográfica dos padrões de coloração das larvas do Planalto Central, verificando os padrões fenotípicos que ocorrem e predominam e os limites da distribuição, identificando locais de estabilidade fenotípica e outros com fortes indícios de hibridização.

Comparar os padrões encontrados com os de outras localidades brasileiras.

Discutir esta variação de padrões em termos taxonômicos, biogeográficos, filogenéticos e ecológicos.

MATERIAIS E MÉTODOS

1. DIVERSIDADE FENOTÍPICA EM UBERLÂNDIA (MG)

A. COLETA E CRIAÇÃO

A planta hospedeira (n=20) de praças e jardins residenciais da cidade de Uberlândia (MG) foi vistoriada periodicamente de junho de 1993 a novembro de 1994, e os imaturos encontrados foram coletados. No laboratório (temperatura ambiente) eles eram colocados em potes individuais, rotulados, e o desenvolvimento (de ovo a adulto em alguns casos) era acompanhado. Diariamente limpavam-se os potes e trocavam-se as folhas. Concomitantemente, verificavam-se o padrão e a coloração das listras e outras características, assim como a mudança de estágio.

Incluiu-se nestas análises coletas esporádicas realizadas em cidades muito próximas a Uberlândia e cujas larvas apresentavam os mesmos padrões, tais como Indianópolis, Romaria, Monte Carmelo, Estrela do Sul e Monte Alegre de Minas, doravante mencionadas como "Uberlândia e região".

B. CARACTERIZAÇÃO DAS LARVAS

A caracterização da coloração das larvas foi realizada em duas etapas. Inicialmente, constatada a diferença destas larvas com relação ao padrão conhecido (regiões Sudeste e Sul, principalmente das cidades de Campinas/SP, Rio de Janeiro/RJ e Porto Alegre/RS) e da variabilidade entre elas, foram observados e desenhados o padrão e a coloração das listras de todos os segmentos do tórax e abdômen (ver Figs. 35 e 36) em alguns ou todos os estádios de 77 indivíduos (22 desenhos da larva de 1º estágio, 24 da de 2º, 24 da de 3º, 23 da de 4º e 42 da de 5º), totalizando 135 desenhos (descrições). Após isto, os desenhos foram analisados, verificando-se as diferenças entre eles, por segmento, e então foi elaborada uma lista das características possíveis, com suas respectivas variações (na forma de

estados de caracteres), a partir das quais todos os indivíduos coletados ($n = 89$) foram caracterizados.

2. DISTRIBUIÇÃO E VARIAÇÃO GEOGRÁFICA NAS LARVAS DE *Methona*

Após verificada a diversidade fenotípica das larvas da região de Uberlândia, foram visitadas diversas cidades de Minas Gerais (Triângulo Mineiro, Alto Paranaíba, Noroeste), Goiás e do entorno do Distrito Federal. Nas viagens de coleta percorria-se uma estrada da região e visitava-se todas as cidades e povoados próximos a ela. Então percorria-se as ruas, de carro e lentamente, procurando a planta (manacá) exaustivamente, observando praças, canteiros públicos ou jardins de residências. Examinava-se a planta, coletava-se imaturos quando eram encontrados, e conversava-se com os eventuais "donos" da planta, buscando informações sobre a presença ou não da lagarta na planta.

Por motivos de comparação e maior segurança nas análises, foram visitadas cidades de outras regiões: João Pessoa (PB), São Luiz (MA) e Belém (PA).

No início a escolha do bairro era aleatória, seguindo alguma avenida principal ou de acesso à cidade. Com a experiência as visitas priorizavam bairros populares, pois nestes locais os manacás pareciam ser mais comuns, além de serem mais visíveis (casas sem muros ou com muros baixos, ou cerca).

Os imaturos coletados foram criados em laboratório (temperatura ambiente) e categorizados conforme listagem descrita acima. Os exemplares de larvas, pupas e adultos encontram-se depositados no Museu de Entomologia do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília.

As coordenadas da grande maioria das localidades visitadas foram obtidas a partir da "Listagem de cidades e vilas do Brasil", IBGE, Diretoria de Geociências, Departamento de Cartografia, 31/05/95.

A análise fenética foi realizada pelo programa NTSYS versão 1.4 (Rohlf, 1988), e a filogenética pelo Hennig86 (Farris, 1988).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

1. DIVERSIDADE FENOTÍPICA DA POPULAÇÃO DE UBERLÂNDIA

A. LARVAS

Foram examinados 89 indivíduos, em diferentes estádios, resultando em 185 descrições. Cada descrição consiste de até 9 números, cada um significando um estado de caráter. A Tabela 15 lista os nove caracteres utilizados para quantificar os padrões das listras e sua coloração. Foram encontrados 121 tipos (descrições) diferentes de larvas na população de Uberlândia. As Figs. 33 e 34, por exemplo, ilustram a extrema variação no protórax e nos segmentos 3 a 6 do abdômen, respectivamente. Na Tabela 16 constam as descrições das ilustrações (ver também Fig. 35, Tabela 17 e Anexo 2).

Esta alta diversidade fenotípica dificulta uma caracterização única da larva, mas no geral a larva de 5^o estágio de *Methona* apresenta duas listras no prótorax (98% das larvas) de cor laranja (100%); 2 ou 3 listras em cada segmento do abdômen (92%), separadas (82%) ou unidas (18%) dorsalmente; branco na parte dorsal destas listras ausente (57%) ou presente (43%); manchas latero-ventrais adicionais e menores ausentes (52%) ou presentes (48%), neste caso podem ser de cor laranja (52%) ou branca (48%).

As larvas de 5^o estágio apresentaram uma diversidade alta, porém menor que os demais estádios (Tabela 17). Foi raro o mesmo indivíduo apresentar sempre o mesmo padrão, sendo mais comum a ocorrência de mudanças nos caracteres entre estádios sucessivos, principalmente em larvas mais jovens (Tabela 18).

Para se ter idéia da variabilidade dos caracteres dentro do mesmo estágio, anotou-se, em 15 indivíduos, as características em dois momentos diferentes do mesmo estágio, sendo que 11 apresentaram alteração em pelo menos um caráter, sempre no 4^o ou no 5^o estágio. Os caracteres 1 e 8 nunca mudaram; os 3, 5 e 6 mudaram uma vez; o 4 e o 7, 4 vezes; e os 2 e 9, mudaram 7 e 6 vezes respectivamente.

Tabela 15. Lista dos caracteres, com seus respectivos estados, utilizada para descrever e categorizar a larva de *Methona*. T1-3 e A1-10 são segmentos do tórax e abdômen, respectivamente.

-
- 1) Listras com branco na parte dorsal
 - (0) ausente (Fig. 35a, d, f)
 - (1) presente (Figs. 35b, d; 40)
 - 2) União das listras no dorso (T3, A1-7/8)
 - (0) sim (Fig. 35d, f)
 - (1) quase une (Fig. 35b)
 - (2) não une (Figs. 35a, e; 40)
 - 3) A1-6/7: número de listras (principalmente A3-6)
 - (0) uma (Fig. 35e)
 - (1) duas
 - (2) três (Fig. 35a, b, c, f)
 - (3) quatro (Fig. 40c)
 - 4) A1-8: manchas latero-ventrais adicionais, menores
 - (0) nenhuma (Fig. 34b, d, e, i)
 - (1) uma (Fig. 34c, n)
 - (2) duas (Fig. 34 g, l, m)
 - (3) três (Fig. 34h)
 - (4) quatro (Fig. 34k)
 - 5) A3-6: branco no dorso da faixa adicional (principalmente a anterior)
 - (0) sem listra adicional ou sem branco na listra "principal" (Fig. 35a, d, f)
 - (1) sem branco (Fig. 34s, p)
 - (2) com branco, mas não alcançando o dorso (Figs. 34m; 35b)
 - (3) com branco, do mesmo alcance (ou quase) no dorso (Fig. 40)
 - (4) faixas adicionais são sempre brancas (Fig. 37b)
 - 6) A1-8: manchas latero-ventrais, coloração
 - (0) laranja (Fig. 35c)
 - (1) laranja claro
 - (2) laranja com branco na ponta anterior (Fig. 34j)
 - (3) branco escuro
 - (4) branco (Figs. 34m, p, q, r, s; 35e)
 - (5) laranja (principal, posterior), branco (menores, anteriores)
 - 7) A8: listra anterior unindo latero/ventral com listra posterior
 - (0) não (Figs. 35c; 40a)
 - (1) sim (Fig. 35a, b, f)
 - 8) T1: coloração das listras
 - (0) laranja (Fig. 35a)
 - (1) branca com pouco de amarelo claro
 - (2) branca (sem amarelo)
 - (3) anterior branca, posterior laranja/amarelo claro
 - (4) anterior branca, posterior branca com pouco de amarelo claro
 - (5) anterior laranja, posterior branca
 - 9) T1: número e formato das listras
 - (0) uma listra (Fig. 33a)
 - (1) duas listras separadas ventralmente, sendo uma menor (Fig. 33c, e)
 - (2) duas listras separadas ventralmente, de tamanhos semelhantes (Figs. 33f; 40a)
 - (3) duas listras quase unidas ventralmente, de tamanhos semelhantes (Figs. 33g; 35a)
 - (4) duas listras bem unidas ventralmente, de tamanhos semelhantes (Fig. 33h, i)

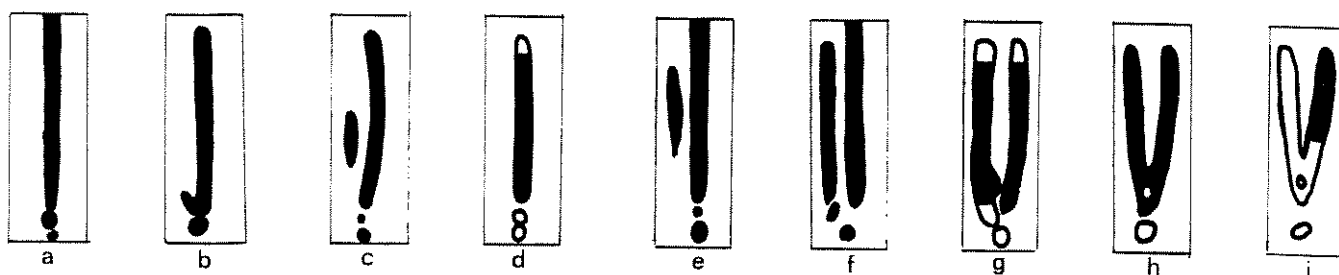


Figura 33. Alguns padrões encontrados no protórax da larva de 1º estágio de Uberlândia e região (exceto o primeiro desenho que é de Uberaba). Nas listras e manchas latero-ventrais o que está em preto indica a cor laranja, caso contrário é a cor branca.

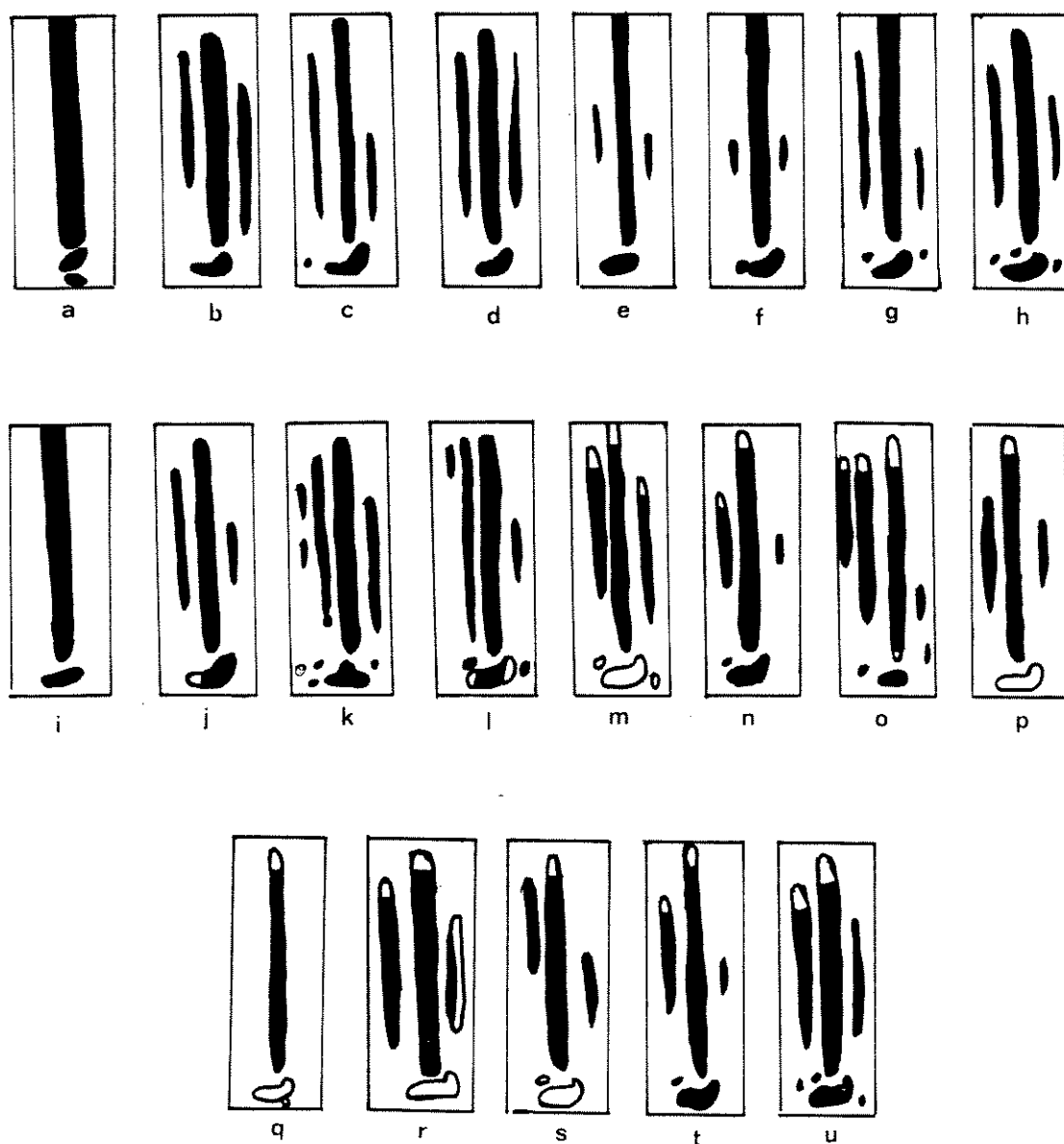
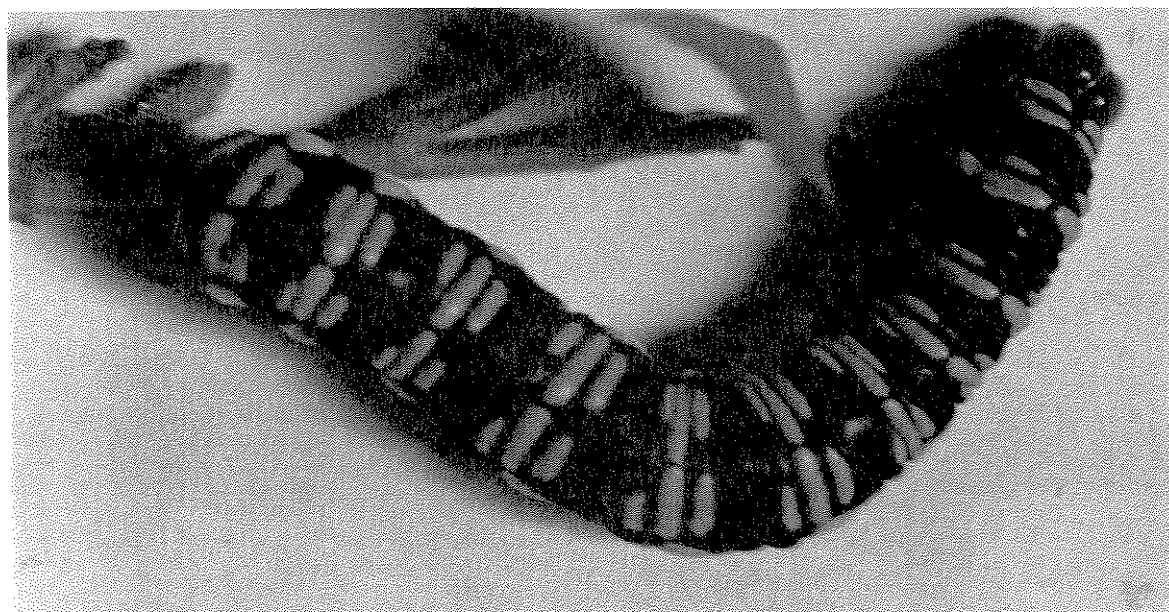


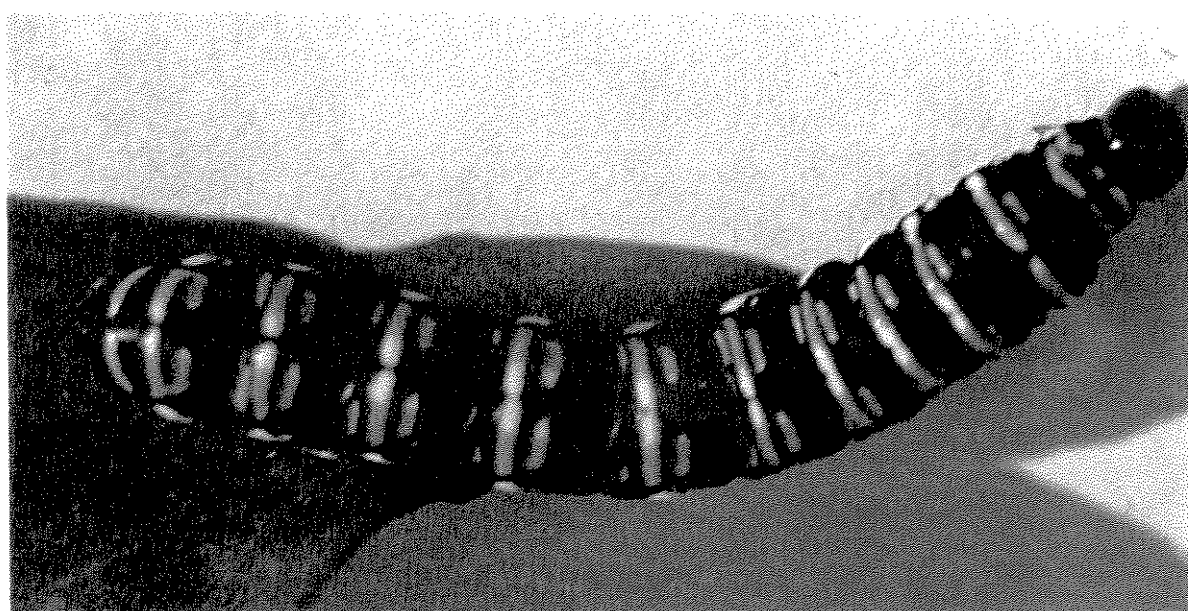
Figura 34. Padrões encontrados nos segmentos 3 a 6 do abdômen da larva de 5º estágio de Uberlândia e região (exceto o primeiro desenho que é de Uberaba). Nas listras e manchas latero-ventrais o que está em preto indica a cor laranja, caso contrário é a cor branca.

Tabela 16. Descrições, utilizando os caracteres da Tab. 15, dos padrões de listras e coloração das Figuras 33, 34, 35, 37 e 40.

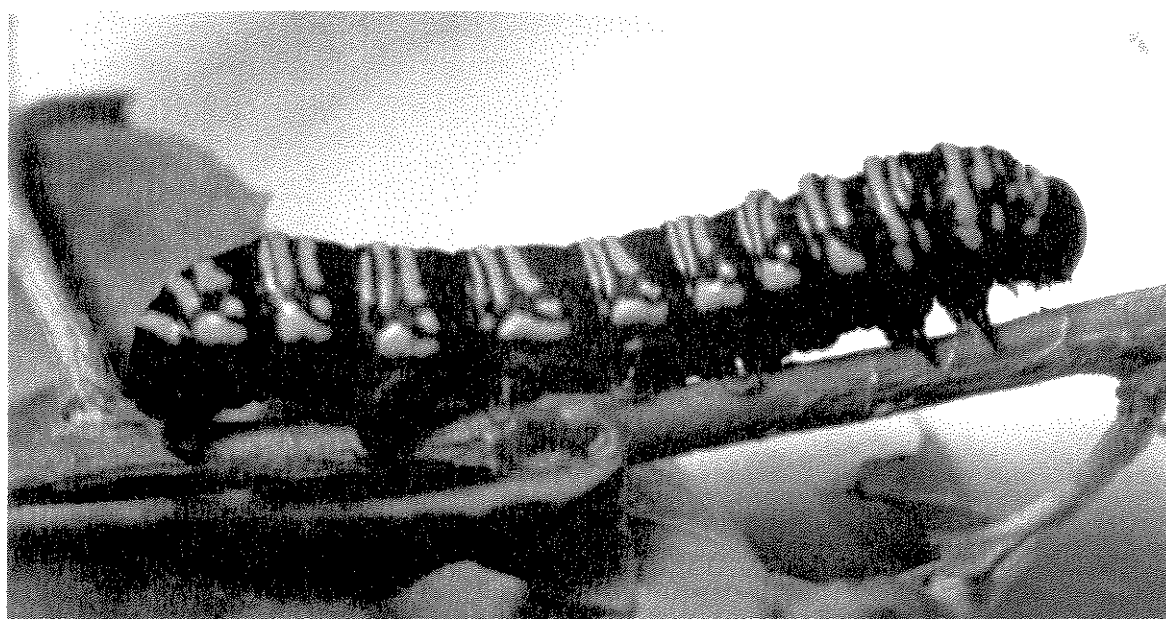
Figura		Caracteres								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
33	a	-	-	-	-	-	-	-	0	0
	b	-	-	-	-	-	-	-	0	1
	c	-	-	-	-	-	-	-	0	1
	d	-	-	-	-	-	-	-	?	0
	e	-	-	-	-	-	-	-	0	1
	f	-	-	-	-	-	-	-	0	2
	g	-	-	-	-	-	-	-	0	3
	h	-	-	-	-	-	-	-	0	4
	i	-	-	-	-	-	-	-	3	4
34	a	0	0	0	1	0	0	-	-	-
	b	0	2	2	0	1	0	-	-	-
	c	0	1	2	1	1	0	-	-	-
	d	0	2	2	0	1	0	-	-	-
	e	0	0	2	0	1	0	-	-	-
	f	0	0	2	0	1	0	-	-	-
	g	0	0	2	2	1	0	-	-	-
	h	0	2	2	3	1	0	-	-	-
	i	0	0	0	0	0	0	-	-	-
	j	0	2	2	0	0	2	-	-	-
	k	0	2	3	4	0	0	-	-	-
	l	0	2	3	2	0	2	-	-	-
	m	1	0	2	2	2	4	-	-	-
	n	1	1	2	1	2	0	-	-	-
	o	1	2	3	1	2	0	-	-	-
	p	1	2	2	0	1	4	-	-	-
	q	1	2	0	1	0	4	-	-	-
	r	1	2	2	0	2	4	-	-	-
	s	1	2	2	1	1	4	-	-	-
	t	1	1	2	1	2	0	-	-	-
	u	1	2	2	3	2	0	-	-	-
35	a	0	2	2	?	1	0	1	0	3
	b	1	1	2	?	2	4	1	0	3
	c	0	?	2	2	0	0	0	0	3
	d	0	1	2	?	0	?	0	0	?
	e	1	2	0	1	0	4	0	0	1
37	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	b	1	1	3	?	4	?	0	5	2
40	a	0	2	3	4	2	4	0	0	2
	b	0	2	2	?	2	4	1	0	2
	c	0	2	3	4	3	4	0	0	3



a

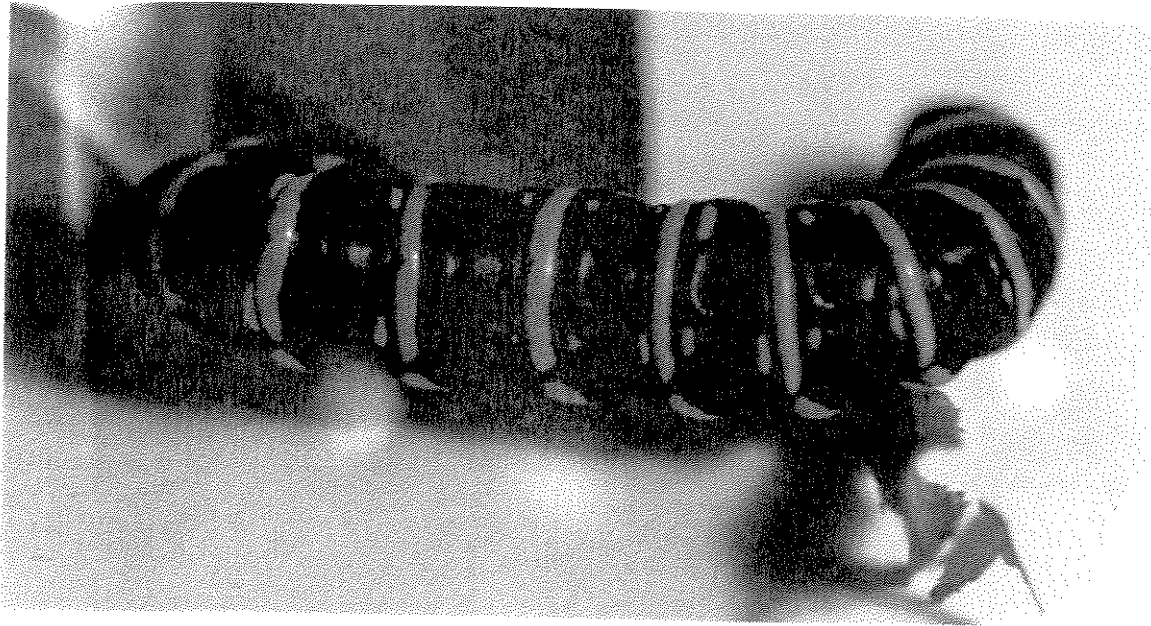


b



c

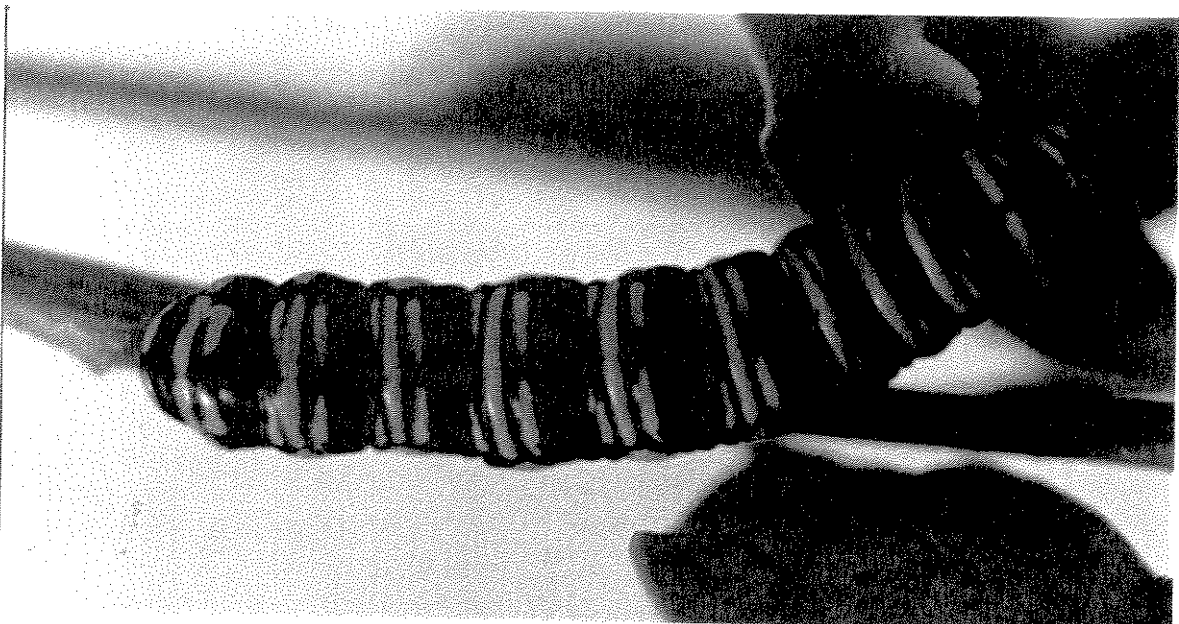
Figura 35. Alguns padrões fenotípicos das larvas (5^o estágio) de Uberlândia e região.
Comprimento da larva entre 3 a 4 cm, largura entre 0,4 e 0,6 cm.



d



e



f

Figura 35. Continuação.

A presença de branco na listra principal dos segmentos foi o caráter que menos mudou, apresentando apenas 4 mudanças, e sempre nas larvas mais jovens, sendo talvez, segundo esta análise, o caráter isolado mais confiável para caracterizar e diferenciar a larva de *Methona* de Uberlândia. Este caráter está parcialmente correlacionado com o branco latero-ventral (44% das observações), assim como o laranja dorsal está correlacionado em parte com o laranja latero-ventral (38%).

Tabela 17. Total de descrições do padrão de listras e coloração em larvas de *Methona* por estágio (Uberlândia e região). Inclui descrições do mesmo indivíduo em estádios diferentes.

Estádio	Indivíduos	Descrições	Tipos	% de Tipos diferentes
1	23	23	20	0,87
2	25	25	22	0,88
3	35	35	31	0,89
4	31	38	35	0,92
5	52	64	46	0,72

Tabela 18. Mudanças entre estádios sucessivos.

Caráter	Estádios				
	1⇒2	2⇒3	3⇒4	4⇒5	N
1	2	2	-	-	4
2	1	3	4	4	12
3	3	3	-	1	7
4	1	3	1	6	11
5	4	6	-	4	14
6	6	8	2	1	17
7	2	3	2	1	8
8	12	4	2	-	18
9	6	9	6	10	31
N	37	42	16	27	122

B. BIOLOGIA DOS IMATUROS

A região do Planalto Central apresenta uma nítida e acentuada sazonalidade marcada pela pluviosidade. De maio a setembro, normalmente, é a estação seca, que pode ser bastante rigorosa na região de Brasília, atingindo às vezes índices tão baixos quanto 12% de umidade relativa do ar. As larvas de *Methona* ocorrem durante todo o ano, mas são mais abundantes na estação chuvosa (outubro a abril, aproximadamente), e o tempo de desenvolvimento dos imaturos variou entre as estações. O tempo de duração da larva desde a eclosão do ovo até a empupação variou de 17 a 36 dias (Tabela 19) sendo significativamente maior na estação seca ($29 \pm 5,6$ dias, $n=4$) do que na chuva ($19 \pm 1,4$ dias, $n=8$) ($p<0,005$).

O tempo de desenvolvimento do ovo até a emergência do adulto variou de 28 a 45 dias (Tabela 19). Considerando apenas as pupas ($n=96$, Tabela 20), a duração variou de 8 a 16 dias ($11,13 \pm 1,80$ dias), sendo também significativamente maior na estação seca.

Foi constatada uma tendência no aumento do tempo de desenvolvimento com relação a maturidade (Tabelas 21 e 22, Fig. 36), com exceção talvez da larva de 1^o estágio, cuja duração foi pouco maior que a de 2^o estágio.

O tempo médio de desenvolvimento de cada estágio e do total foi maior durante a estação seca. Isto pode ser explicado por: (a) qualidade e quantidade do recurso nutricional; é menor durante a seca, a larva precisa comer mais por dia, ou levar mais tempo para se desenvolver, e (b) o tempo fisiológico, inversamente relacionado com a temperatura: dias/horas para completar o desenvolvimento.

A proporção sexual de 118 indivíduos (49 machos e 69 fêmeas) que chegaram ao adulto foi de 1:1 ($\chi^2 = 3,39$, $p = 0,05$).

Tabela 19. Tempo de desenvolvimento (em dias) de alguns indivíduos de Uberlândia e região, contabilizando apenas os estádios larvais ou os das larva e pupa.

Indivíduo	Mês	1 ^o - 5 ^o	1 ^o - Pupa
1	Maio	25	-
2	Maio	24	-
3	Julho	36	-
4	Julho	31	45
5	Outubro	20	31
6	Outubro	19	31
7	Outubro	17	30
8	Outubro	17	30
9	Outubro	19	28
10	Outubro	19	30
11	Outubro	20	30
12	Outubro	21	31

Tabela 20. Tempo de desenvolvimento (em dias) das pupas. Indivíduos de Uberlândia e Brasília.

Mês	n	Média	D.p.	Mín	Máx
Fev	1	11	-	-	-
Mar	4	10,5	0,58	10	11
Abr	21	10,81	1,33	8	14
Mai	28	10,21	1,40	8	16
Jun	2	15	0	15	15
Jul	10	14,3	0,68	13	15
Ago	3	13,67	1,16	13	15
Set	1	11	-	-	-
Out	24	10,79	0,98	9	13
Nov	1	8	-	-	-
Dez	1	10	-	-	-

Tabela 21. Tempo médio de duração de cada estágio (em dias) na estação seca (junho a agosto) e na chuvosa (setembro a maio). Populações de Uberlândia e região, coletas de maio a novembro de 1993. *: $p < 0,05$.

Estádio	Seca			Chuva		
	Média	D.P.	N	Média	D.P.	N
Ovo	4,22	1,79	9	3,45	0,89	20
L1	4,67	1,53	3	3,39	1,39	13
L2*	4,50	0,71	2	2,83	0,72	12
L3*	6,17	2,14	6	4,09	1,45	11
L4*	7,67	2,18	9	4,69	1,44	13
L5*	12,00	1,33	10	8,26	1,70	19
Pupa*	13,70	1,25	10	10,75	1,07	24

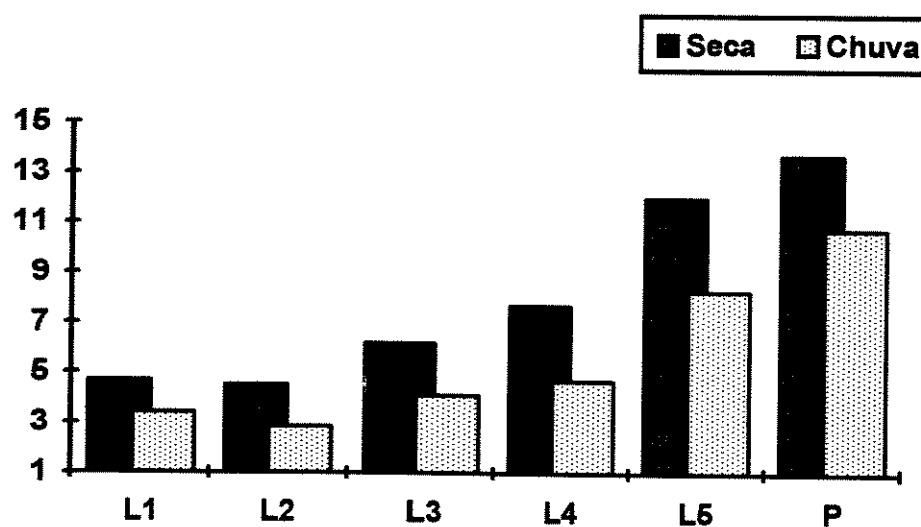


Figura 36. Tempo médio de duração de cada estágio (em dias) na estação seca (junho a agosto) e na chuvosa (setembro a maio). Populações de Uberlândia e região, coletas de maio a novembro de 1993.

Tabela 22. Tempo médio de desenvolvimento (em dias) de cada estágio nas populações de Goiânia e Anápolis (coletas de fevereiro de 1996, estação chuvosa).

Estádio	Média	D.P.	N	Mín	Máx
L2	4,33	1,16	3	3	5
L3	4,20	1,03	10	3	6
L4	4,73	1,04	15	3	6
L5	8,04	0,94	27	7	10
Pupa	9,79	0,91	38	8	12

2. POPULAÇÕES DO PLANALTO CENTRAL

A. LOCALIDADES VISITADAS

Foram visitadas 82 localidades no Planalto Central, mais 6 cidades no Sul, Sudeste, Nordeste e Norte do Brasil. Nestas viagens foram vistoriadas 629 plantas, coletadas e descritas 614 larvas individuais (Tab. 23, ver também Anexo 5).

Tabela 23. Localidades visitadas (algumas com códigos), com o número de plantas vistoriadas e o de larvas coletadas. Nas cidades em itálico foram encontrados imaturos de *Methona*, e nas com “*” as coordenadas foram estimadas a partir de mapas. Os nomes entre parênteses representam o nome do município, quando são povoados que não constam no mapa..

Cidade	Cód	Est	Lat S	Long W	Plantas	Larvas ¹
Acreúna		GO	17°23'	50°22'	1	
Água Limpa		GO	18°04'	48°45'	1	
Alvorada do Norte	Alv	GO	14°28'	46°29'	0	
Anápolis	Ana	GO	16°19'	48°57'	2	23
Aparecida de Goiânia		GO	16°49'	49°14'	0	
Aparecida do Rio Doce		GO	18°17'	51°08'	4	
Araporã		MG	18°26'	49°11'	2	
Araxá	Ara	MG	19°35'	46°56'	4	11
Arturândia (Jaraguá) *	Art	GO	15°29'	49°14'	4	0
Barro Alto	BAI	GO	14°58'	48°54'	1	
Bezerra (Formosa?) *		GO	15°34'	47°10'	22	
Brasília	Bra	DF	15°46'	47°55'	10	49
Buriti Alegre		GO	18°08'	49°02'	7	
Cabeceiras	Cab	GO	15°48'	46°55'	13	
Cachoeira Alta		GO	18°45'	50°56'	3	
Caldas Novas	Cal	GO	17°44'	48°37'	2	
Campo Florido	CaF	MG	19°45'	48°34'	16	
Carlândia *		GO	17°15'	50°11'	1	
Catalão	Cat	GO	18°10'	47°56'	6	21
Centralina		MG	18°35'	49°11'	4	
Centralinópolis (Centralina) *		MG	18°47'	49°06'	3	
Claro de Minas		MG	17°56'	46°59'	6	
Cocalzinho de Goiás	Coc	GO	15°47'	48°46'	9	30
Corumbá de Goiás	Cor	GO	15°55'	48°48'	7	1
Cristalina	Cri	GO	16°46'	47°36'	3	1
Edilândia (Cocalzinho)		GO	15°45'	48°29'	1	5
Estrela do Sul	Est	MG	18°44'	47°41'	6	13
Flor de Minas		MG	18°56'	49°49'	1	
Formosa	For	GO	15°32'	47°20'	5	19
Geranópolis (S. Francisco de Goiás) *	Ger	GO	16°06'	49°08'	11	5
Goianésia	Gns	GO	15°19'	49°07'	11	
Goiânia	Goi	GO	16°40'	49°15'	11	49
Goiatuba	Gtb	GO	18°00'	49°21'	3	
Guapó		GO	16°49'	49°31'	7	
Guarda-mor		MG	17°46'	47°05'	7	
Guimarânia		MG	18°50'	46°47'	8	
Hidrolândia		GO	16°57'	49°13'	3	
Indianópolis	Ind	MG	19°02'	47°55'	5	7
Indiara	Idr	GO	17°08'	49°59'	1	
Ipameri	Ipa	GO	17°43'	48°09'	5	70
Ituiutaba	Itt	MG	18°58'	49°27'	16	

Itumbiara	Itr	GO	18°25'	49°13'	8	
Jaraguá	Jar	GO	15°45'	49°20'	9	17
Jataí	Jat	GO	17°52'	51°42'	23	
JK (Formosa?) *		GO	15°18'	47°12'	5	
Lagamar		MG	18°18'	46°48'	9	
Marzagão		GO	17°58'	48°38'	2	
Monte Alegre de Minas	MAM	MG	18°52'	48°52'	4	10
Monte Carmelo	MCa	MG	18°43'	47°29'	8	5
Naveslândia (Jataí)*		GO	18°04'	51°27'	2	
Orizona	Ori	GO	17°01'	48°17'	2	42
Paracatu	Par	MG	17°13'	46°52'	21	
Paranaiguara		GO	18°54'	50°39'	10	
Patos de Minas	PaM	MG	18°34'	46°31'	21	
Patrocínio		MG	18°56'	46°59'	22	
Peirópolis (Uberaba)*		MG	19°44'	47°44'	4	
Perdizes	Per	MG	19°21'	47°17'	4	
Pirenópolis	Pir	GO	15°51'	48°57'	1	6
Pires do Rio	PrR	GO	17°18'	48°16'	3	3
Ponte Alta		MG	19°42'	47°39'	7	
Posse	Pos	GO	14°05'	46°22'	6	
Posselândia		GO	16°54'	49°41'	1	
Prata	Pra	MG	19°18'	48°55'	7	
Presidente Olegário	PrO	MG	18°25'	46°25'	11	
Rio Verde	RVe	GO	17°47'	50°55'	13	
Romaria	Rom	MG	18°52'	47°35'	4	4
Santa Juliana		MG	19°18'	47°31'	4	
Santa Maria (Alvorada do Norte) *		GO	14°44'	46°50'	0	
Santa Vitória	SVi	MG	18°50'	50°07'	3	
Santo Antônio da Barra	SAB	GO	17°33'	50°38'	8	
São Francisco de Goiás	SFG	GO	15°55'	49°15'	6	3
São Simão	SSi	GO	18°59'	50°32'	8	
Simolândia		GO	14°28'	46°29'	3	
Trombas (Posse) *		GO	14°08'	46°33'	0	
Uberaba	Ube	MG	19°44'	47°55'	8	29
Uberlândia	Udi	MG	18°55'	48°16'	20	89
Unai	Una	MG	16°21'	46°54'	9	
Urutai	Uru	GO	17°27'	48°12'	2	5
Vazante	Vaz	MG	17°59'	46°54'	9	22
Veríssimo		MG	19°39'	48°18'	8	
Vianópolis	Via	GO	16°44'	48°30'	2	2
Vila Boa		GO	15°02'	47°03'	1	
Belém		PA	01°27'	48°30'	48	
Campinas	Cam	SP	22°54'	47°03'	16	38
João Pessoa	JPa	PB	07°06'	34°51'	8	23
Porto Alegre	PoA	RS	30°01'	51°13'	5	2
Rio de Janeiro	Rio	RJ	22°54'	43°12'	3	10
São Luis		MA	02°31'	47°21'	19	

1. Pov. de Arturlândia, encontrada apenas uma exúvia de pupa.

B. VARIAÇÃO GEOGRÁFICA NO PADRÃO DE COLORAÇÃO DAS LARVAS DE *Methona*

As larvas coletadas nas cidades visitadas foram descritas conforme a Tabela 15, e as descrições individuais constam no Anexo 3. Os tipos morfológicos gerais das populações foram caracterizados a partir destas descrições.

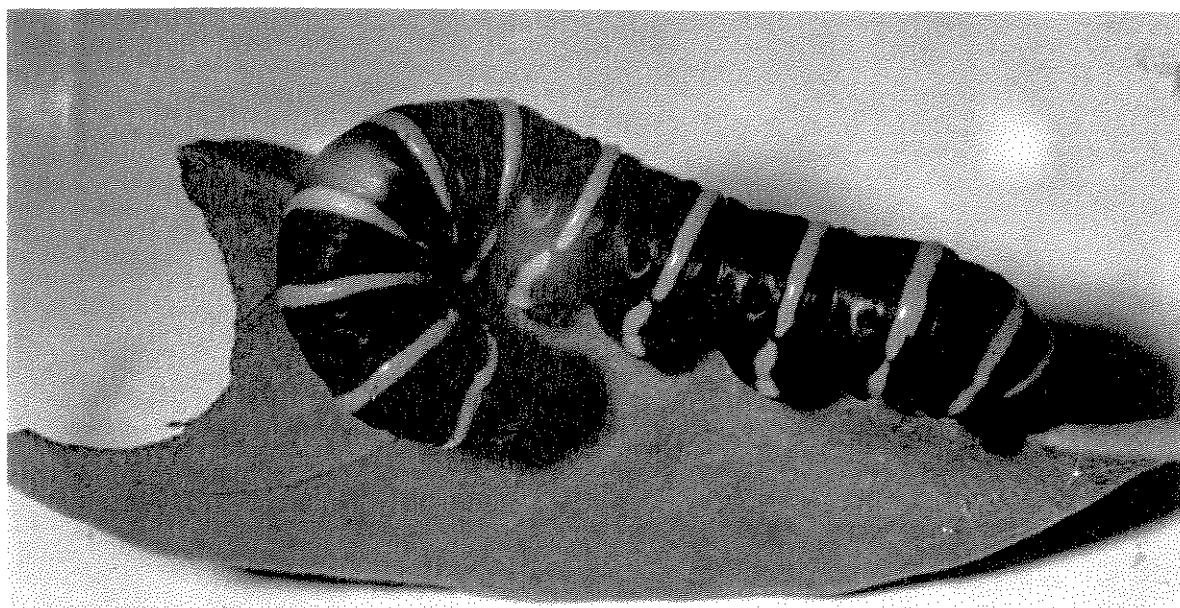
Populações do Sul e Sudeste

Larvas examinadas (amostras de Porto Alegre, Campinas, Rio de Janeiro, Araxá e Uberaba) de coloração geral preta, com uma listra de cor laranja por segmento (esboços do tórax e do abdômen nas Figs. 33a e 34a), unindo no dorso, com uma ou duas manchas latero-ventrais, da mesma coloração (Fig. 37a). Lamas (1973) descreveu estas larvas como "preto-fosco, com estria anelar amarelo-cromo em cada segmento". É o padrão mais simples das larvas conhecidas de *Methona*.

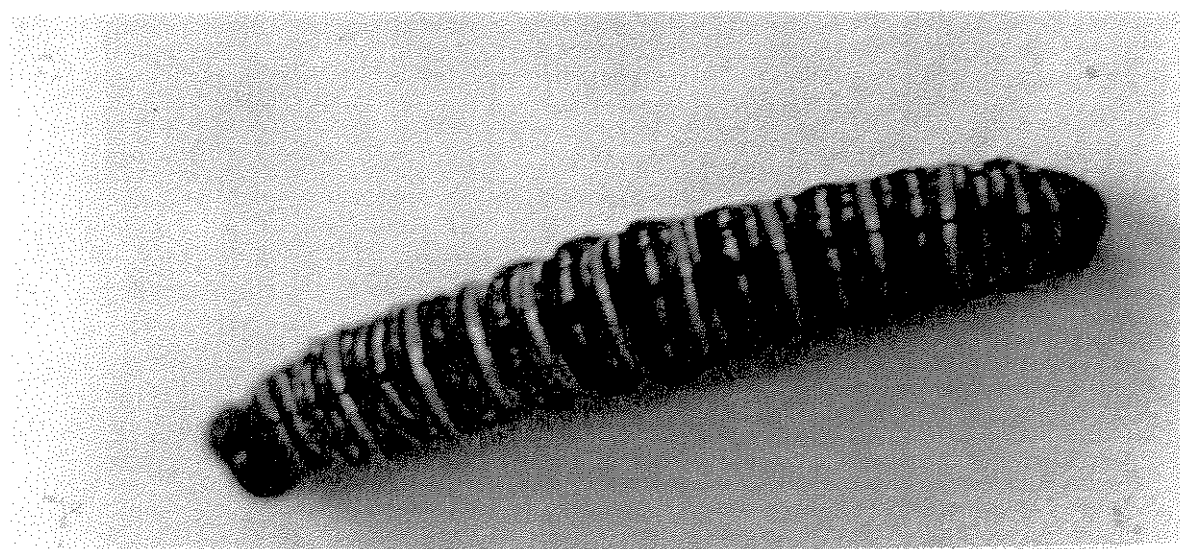
Populações do Nordeste: *M. singularis*

As larvas examinadas (amostra de João Pessoa, PB), apresentaram dois padrões básicos relativamente constantes, um nas larvas jovens e outro nas maduras. As larvas de 1^o ao 3^o estádios possuem apenas uma listra por segmento (exceto em T1), unidas e sempre com branco na parte dorsal, mancha latero-ventral branca ou laranja ou mistura, sem manchas latero-ventrais adicionais e menores (Fig. 38A); T1 com duas listras separadas ventralmente sendo uma menor (geralmente), a anterior laranja e a posterior branca.

As larvas maduras (4^o e 5^o estádios) possuem quatro listras por segmento (exceto em T1). A mais larga é laranja e com branco na parte dorsal, unida dorsalmente na maioria dos segmentos, mas algumas vezes pode estar separada (Figs. 37b e 38b). As outras três listras (duas anteriores e uma posterior) são brancas e não unem no dorso, e algumas



a



b

Figura 37. (a) Larva de 5^o estágio de *Methona themisto* (indivíduo do Rio de Janeiro); (b) larva de 5^o estágio de *Methona singularis* (indivíduo de João Pessoa). Comprimento das larvas entre 3 a 4 cm, largura entre 0,4 e 0,6 cm.

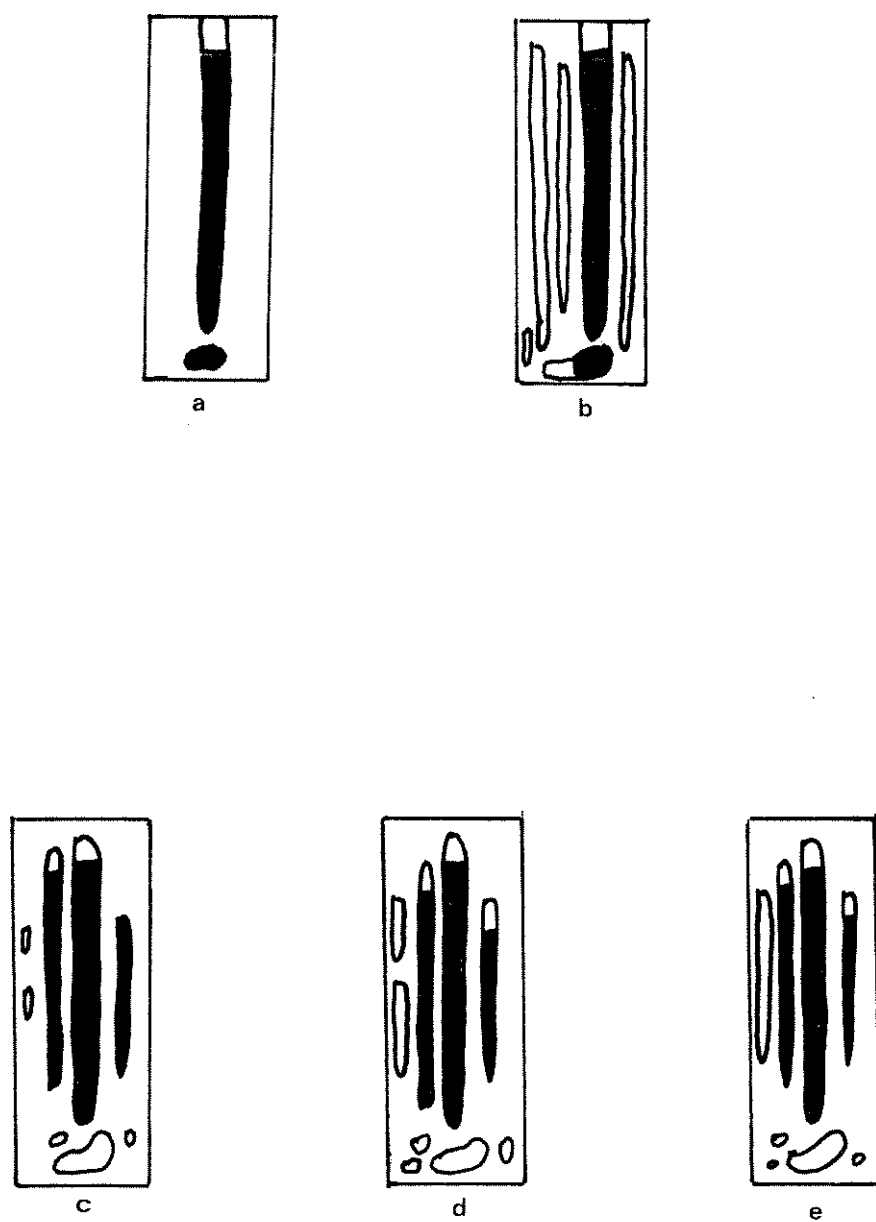


Figura 38. Padrões dos segmentos A3-6. (a) larva de 3^o de *Methona singularis* e (b) de 5^o estágio; (c - e) larva de 5^o estágio de *Methona themisto* da região de Brasília.

vezes duas ou uma destas listras "secundárias" podem ser tênues ou estarem ausentes; mancha latero-ventral laranja com branco na ponta anterior, ou laranja claro ou laranja a principal e branco as até duas pequenas manchas anteriores; T1 com duas listras separadas ventralmente, sendo uma menor (geralmente), a anterior laranja e a posterior branca.

Populações do Norte

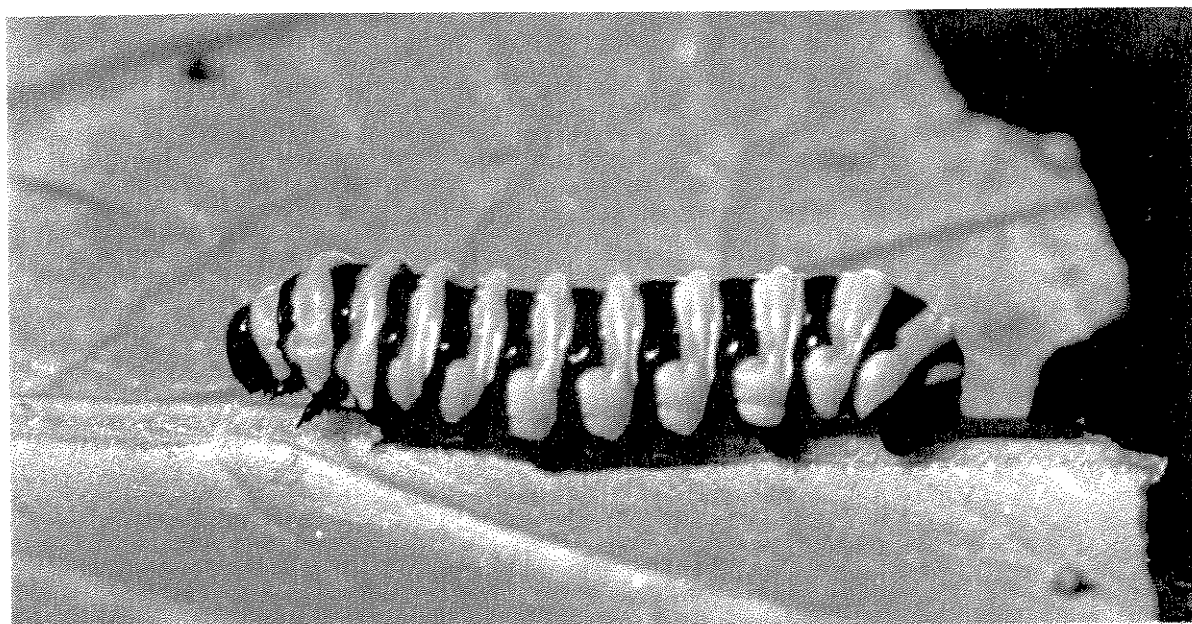
Ocorrem as seguintes espécies nesta região (ver Tab. 14): *M. megisto*, *M. grandior grandior*, *M. themisto*, *M. confusa confusa*, *M. c. psamathe*, *M. curvifascia*.

As larvas de *Methona megisto* (n = 6) do Acre (coletadas por K. Brown e A. V. L. Freitas, em novembro de 1993), de Rondônia (Fig. 39a), e do Equador (Limoncocha, larvas coletadas por T. C. Emmel em 1980 e doadas a K. Brown) possuem uma listra por segmento (inclusive T1), de cor laranja e bem grossa (tem mais cor laranja do que preto no corpo da larva), e que se ligam tanto no dorso quanto com a mancha latero-ventral, a qual é mais larga do que a listra principal e também laranja, e a área em torno do espiráculo é alaranjada.

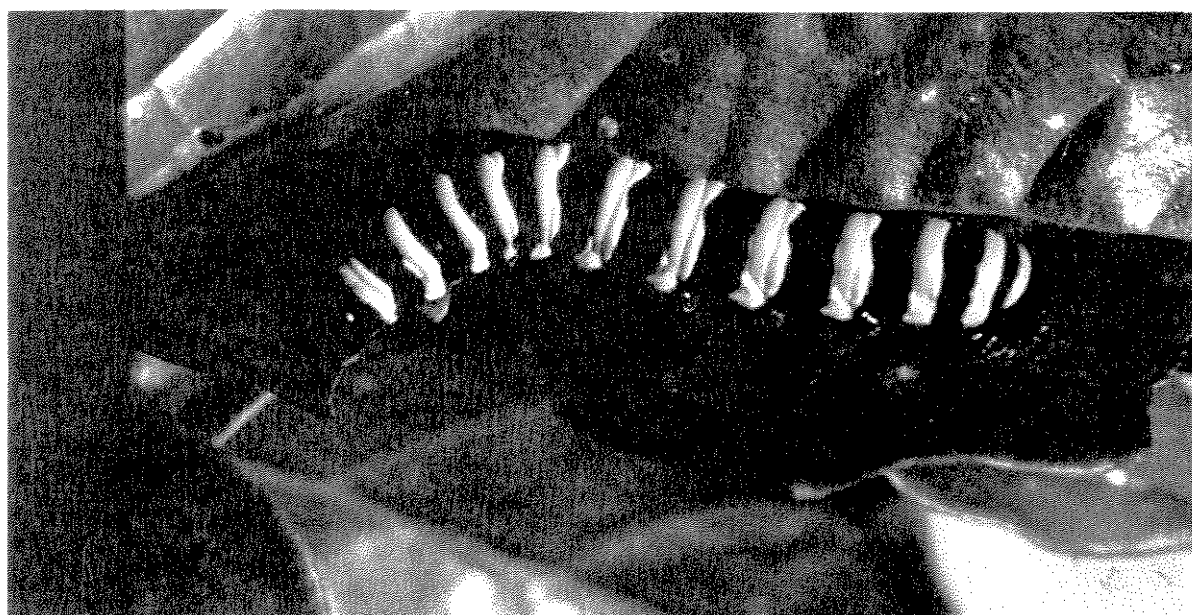
As larvas de *M. confusa confusa* de Manaus (Lamas, 1973) possuem "listras transversais, pretas e amareladas que se alternam em toda a extensão do corpo", descrição muito genérica para este trabalho. *Methona confusa* do Acre (Fig. 39b) possui larvas com listras mais estreitas, e com um indício de separação de listras. O protórax aparentemente tem duas listras ainda não completamente separadas entre si, estando a primeira quase separada no dorso. Não há vestígios da coloração branca.

As listras laranjas unidas no dorso e a ausência de branco são características das larvas destas duas espécies em comum com as larvas de *Methona themisto* do sul e sudeste.

Não foram encontradas descrições das larvas das populações de *M. themisto* que ocorrem no norte dos estados do Pará, Maranhão e Ceará. Como a caracterização desta larva é essencial para um melhor entendimento do real status taxonômico das populações de *Methona* spp. do Brasil e das relações filogenéticas entre elas, foi de bom alvitre empreender um último esforço de coleta. Para tanto, de 25 a 29 de agosto de 1997, foram visitadas São Luis (MA) e Belém (PA), cidades em que, segundo Lamas (1973), ocorrem 4 espécies (*M.*



a



b

Figura 39. Larvas de 5º estágio, fotos cedidas por K. Brown. (a) *Methona megisto*, de Rondônia; (b) *Methona confusa*, do Acre. Comprimento das larvas entre 3 a 4 cm, largura entre 0,4 e 0,6 cm.

themisto e *M. singularis* em São Luis; *M. themisto*, *M. g. grandior* e *M. megisto* em Belém).

Apesar da amostragem intensiva nestas duas cidades (ver Anexo 5), não foram encontrados imaturos (e nem adultos), não foram vistos vestígios (fezes, herbivoria, exúvias de pupas), e as pessoas contactadas (“donos” das plantas) também nunca viram as lagartas. Em São Luis os manacás são raros e, segundo os donos de floriculturas, são oriundos de São Paulo (*Brunfelsia uniflora*) ou de Belém (*B. grandiflora*). Em Belém, apesar dos manacás não serem tão comuns como ornamentais quanto nas cidades do sul e sudeste, apenas no Parque do Museu Goeldi (próximo ao centro da cidade) foram vistoriados 36 exemplares de *B. grandiflora*.

Existem duas possibilidades básicas que podem explicar o fracasso em encontrar imaturos de *Methona* spp. nestas localidades:

a) *Methona* spp. ocorrem nestes locais, não foram encontradas porque:

- (i) comem outra *Brunfelsia*, ou outra planta (*Brunfelsia* coletadas em Belém (identificadas por T. Plowman) do Herbário do Museu Goeldi: *B. grandiflora*, *B. uniflora*, *B. mire*, *B. guianensis*);
- (ii) são raras em ambiente urbano;
- (iii) ocorrem com mais frequência em outra época do ano;
- (iv) ocorreram no passado, e por algum motivo não ocorrem mais.

A primeira hipótese é improvável, uma vez que inexistem registros de *Methona* spp. em outra planta hospedeira. Apesar da ausência de material depositado no Museu Goeldi (ver Tabela 24) e das pessoas “entrevistadas” nunca terem visto a lagarta, uma das três últimas hipóteses deve explicar o insucesso da coleta, pois existem pelo menos dois registros seguros de *Methona themisto* nas proximidades de Belém: dois exemplares depositados na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, um procedente de Utinga (Belém) e o outro (coletado por Olaf H. H. Mielke) do município de Benevides (01°21'S e 48°14'W), município a 40 km de Belém.

b) *Methona* spp. nunca ocorreram nestes locais: os registros citados por Lamas (1973) são errôneos ou equivocados.

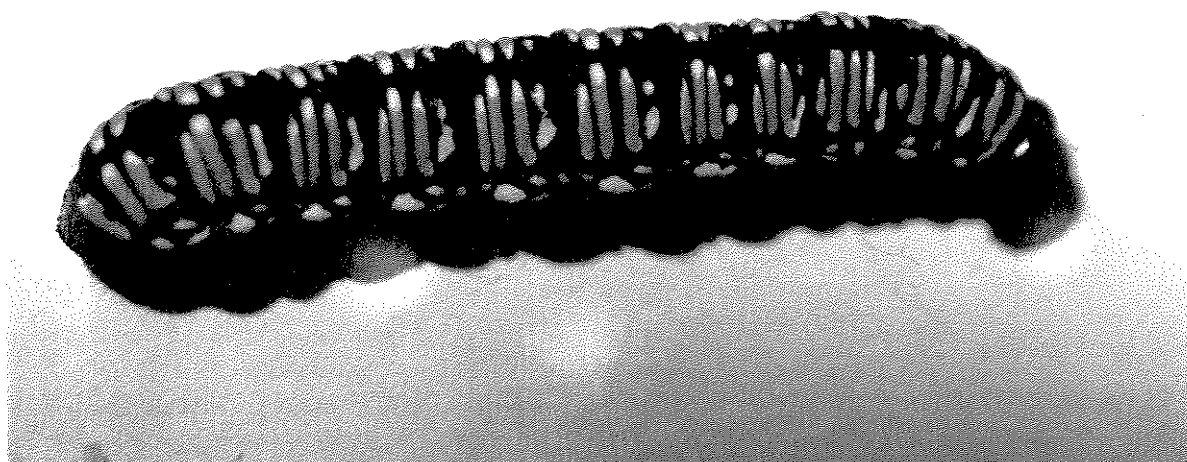
Tabela 24. Espécimens de *Methona* da coleção entomológica do Museu Goeldi (Belém, PA). Borboletas identificadas por K. Brown, exceto as com “*”.

Identificação	Estado	Local de coleta ¹	Data	Sexo	Coletor	Etiqu. antiga ¹
<i>M. megisto</i>	Pará	Cuminá Mirim, Trombetas	7/IX/1913	F	Ducke	
<i>M. megisto</i>	Pará	Faro	VIII/1907	F	Ducke	
<i>M. megisto</i>	Pará	Faro	VIII/1907	F	Ducke	
<i>M. megisto</i>	Pará [?]	Miri [??]	1908 [??]	M		(Th. confusa?)
<i>M. megisto</i>		ilegível		M	Ducke	Th. confusa
<i>M. megisto</i>	Pará	Óbidos	XII/1913	MF	Ducke	Th. confusa
<i>M. megisto</i>	Pará *	Gurupá	X/1978		F. Pôrres	
<i>M. megisto</i>	Pará *	Gurupá	X/1978		F. Pôrres	
<i>M. themisto</i>	Ceará	Serra Grande		M	Ducke	
<i>M. themisto</i>	Ceará	Serra Grande		M	Ducke	
<i>M. themisto</i>	Pará	Serra Norte, Serraria	22.vi.1985		F.F.Ramos	
<i>M. themisto</i>	Pará	Peixe-Boi	14-iv-77		C.Fonseca	
<i>M. themisto</i>	Pará	Peixe-Boi	12-iv-77		P.Waldir	
<i>M. confusa</i>	Pará	R.Tocantins,Jacundá[Tucuruí]	2-v-84		W.L.Overal	
Sem identif.	Acre	Mata de Terra Firme	23/vi/92		I.Gorayeb	

1. As informações entre “[]” não constam das etiquetas originais.

Populações do Planalto Central

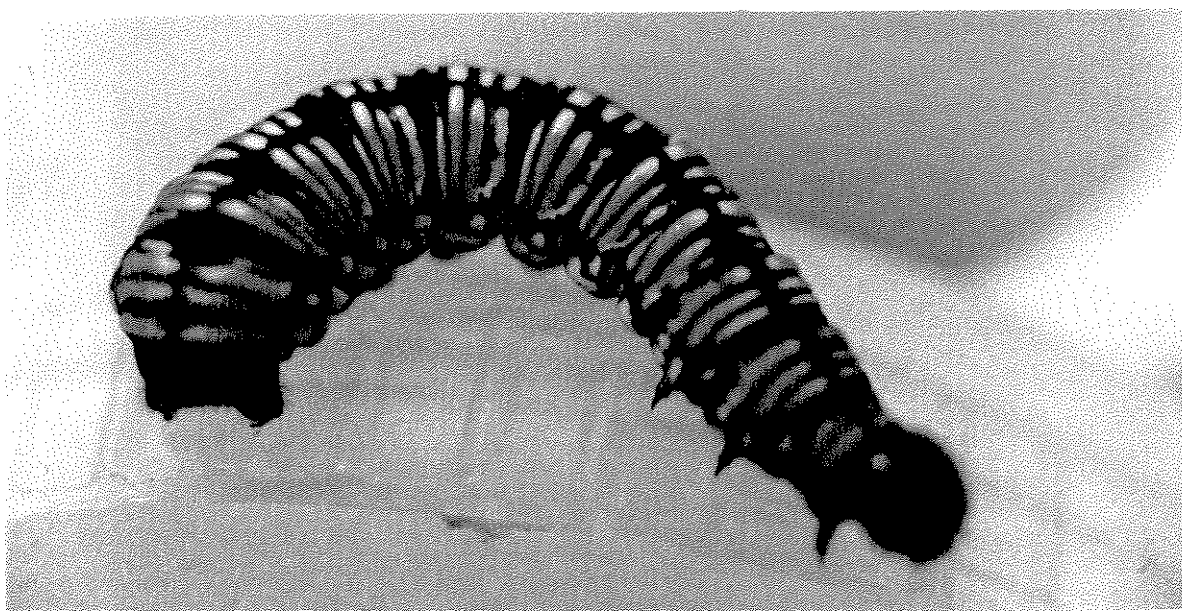
Para facilitar a discussão, as populações do Planalto Central foram separadas em dois grandes conjuntos. Um corresponde as populações de Uberlândia e região, já relatadas anteriormente. O outro grupo consiste da região de Brasília, que inclui também diversas cidades, entre elas Goiânia, Anápolis, Orizona, Formosa e Jaraguá (Tab. 23). As larvas destes locais são mais uniformes do que as de Uberlândia, mas ainda apresentam variações,



a



b



c

Figura 40. Padrões das larvas de 5^o estágio de *Methona themisto* da região de Brasília. Comprimento da larva entre 3 a 4 cm, largura entre 0,4 e 0,6 cm.

principalmente devido aos caracteres 4, 8 e 9. As larvas são pretas (ou arroxeadas, principalmente quando próximas à muda) com três listras laranjas por segmento (exceto T1) com branco no dorso, e não são unidas dorsalmente (a principal pode quase unir mas as outras duas não; Figs. 38c-e, 40). Uma das listras adicionais é anterior e a outra é posterior e geralmente menor e mais estreita, e pode estar fundida com a principal nos segmentos A7-8. Pode ocorrer uma quarta lista, mais anterior, toda branca, geralmente mais fina ou incompleta. Há uma grande mancha branca latero-ventral, separada das listras, e com uma a três manchas adicionais menores, também sempre brancas e com posição variável. Protórax com duas listras separadas, de coloração alaranjada e com branco dorsal nas larvas maduras, mas nos estádios mais jovens estas listras podem ser brancas, com gradações de laranja.

Limites da distribuição de *Methona* no Brasil central

A primeira longa viagem de coleta foi para a cidade de Jataí, no sudeste de Goiás, citada como um dos locais de ocorrência de *Methona megisto* (Lamas, 1973), mas não foram encontrados nem vestígios. Posteriormente soube-se que o registro correto seria Rio Jutai (AM) (K. Brown, comunicação pessoal, 26/12/1996). Brown & Mielke (1967) registram a ocorrência de *Methona themisto* em Veadeiros, cidade pouco ao norte de Alto Paraíso de Goiás, mas citam que as localidades exatas e datas de coletas são desconhecidas. Se isto for verdadeiro, seria o limite norte de distribuição. Para completar o cerco da distribuição de *Methona* no Brasil Central ficaram faltando apenas os locais a noroeste de Goiânia e ao norte do Distrito Federal.

C. VARIABILIDADE DAS PUPAS E DOS ADULTOS

Apesar das variações fenotípicas das pupas (ver Figs. 41, 42 e 43) e dos adultos terem sido menores do que as das larvas, elas também foram estimadas, embora de forma não

forma não tão completa. A variabilidade fenotípica da pupa foi mensurada a partir dos seguintes caracteres:

A) intensidade das manchas pretas da região abdominal, faixas lateral e ventral (Fig. 44):

- (0) manchas tênues, faixa ventral quase sem manchas;
- (1) manchas tênues;
- (2) manchas "normais", mais ou menos no centro dos segmentos (Fig. 41a);
- (3) manchas fortes, ocupando quase toda a largura do segmento (Fig. 41b, d);
- (4) manchas muito fortes, largas e encostando nos segmentos adjacentes (Fig. 42c, d).

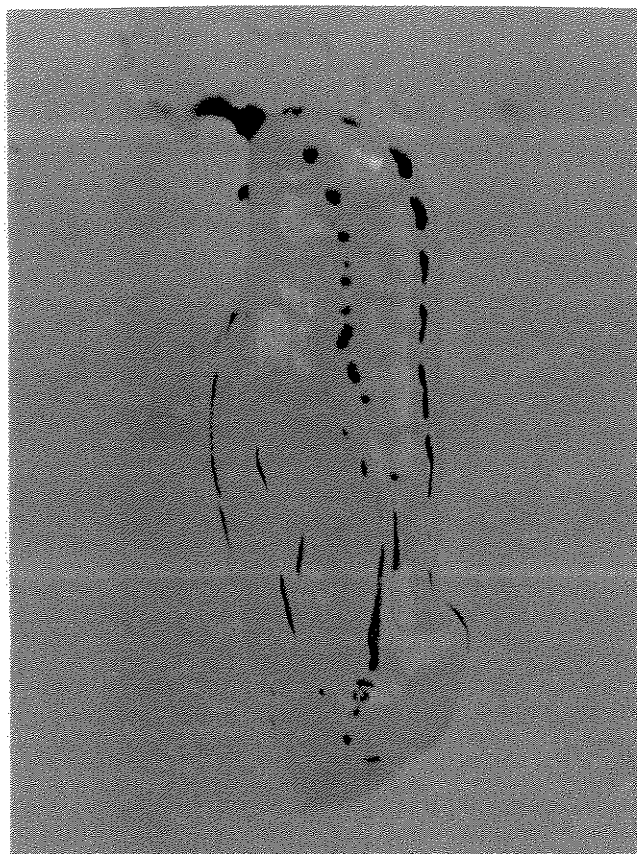
B) coloração geral da pupa:

- (0) amarelo-claro (Fig. 41a, b, d);
- (1) bege-claro (Fig. 41d, 42a-d).

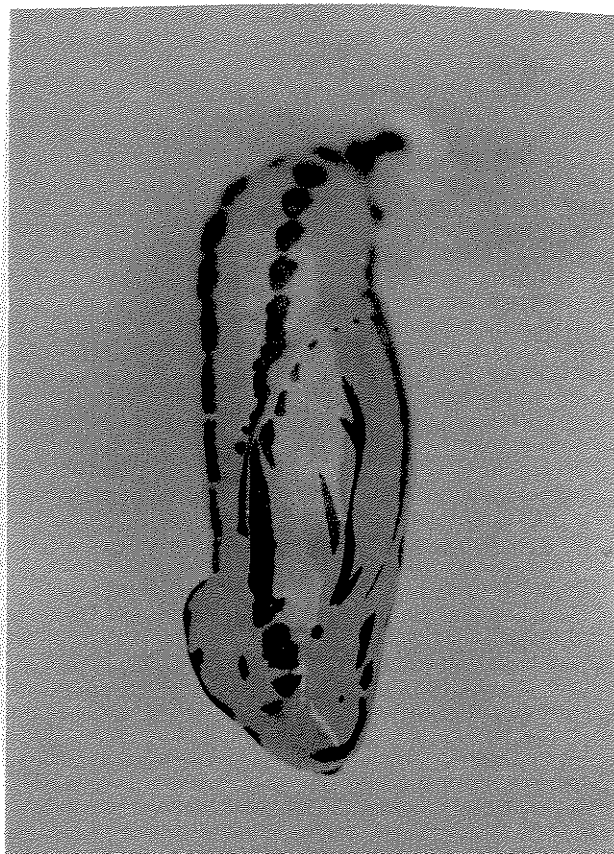
Tabela 25. Número de indivíduos (pupas) com as características examinadas (ver texto). As localidades da região Sudeste são Uberaba, Campinas e Rio de Janeiro.

Região	Estados dos caracteres A e B									
	0 0	0 1	1 0	1 1	2 0	2 1	3 0	3 1	4 1	Tot
Uberlândia	1		6	4		49		21	1	82
Brasília	5	2	7	9		4			2	29
Sudeste			1		7	1	2			11

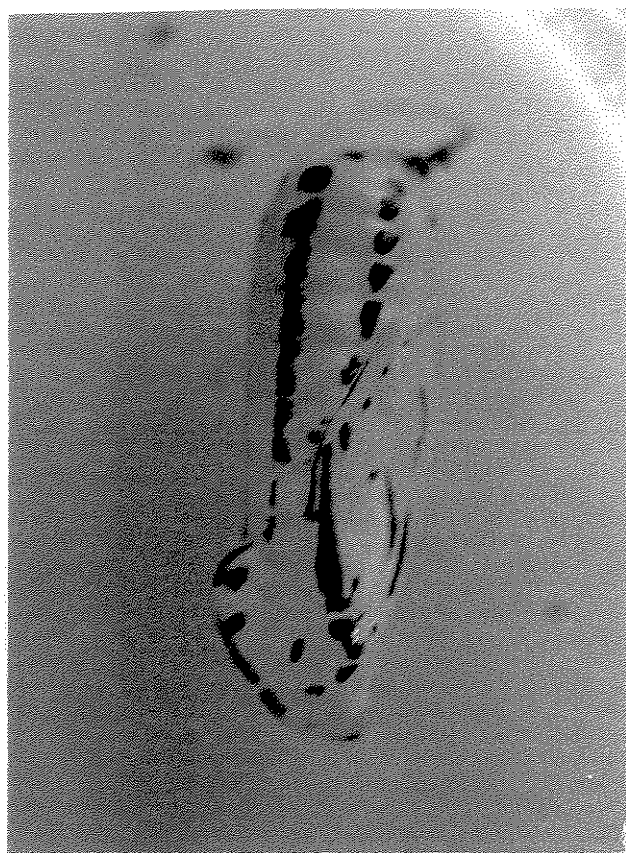
As pupas da região de Uberlândia são de cor bege claro ou "transparente" quando só exúvia (92% das observações), geralmente com manchas pretas abdominais normais (60%) ou fortes (26% das observações). As de Brasília têm pouco preto (85%) e são de cor amarelo-claro (65%) ou transparentes (35%). As do Sudeste são com preto normal ou forte (90%) e cor amarelo-claro (100%).



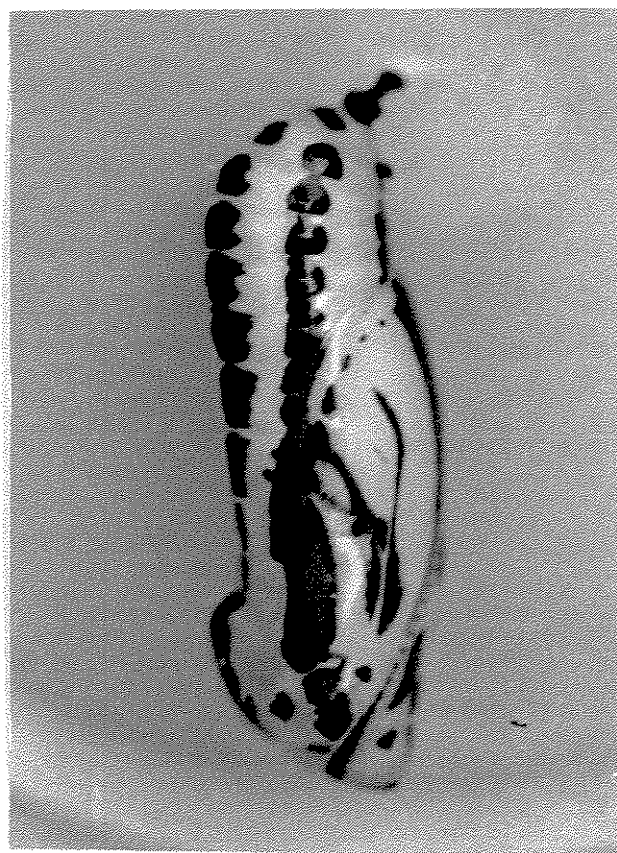
a



b



c

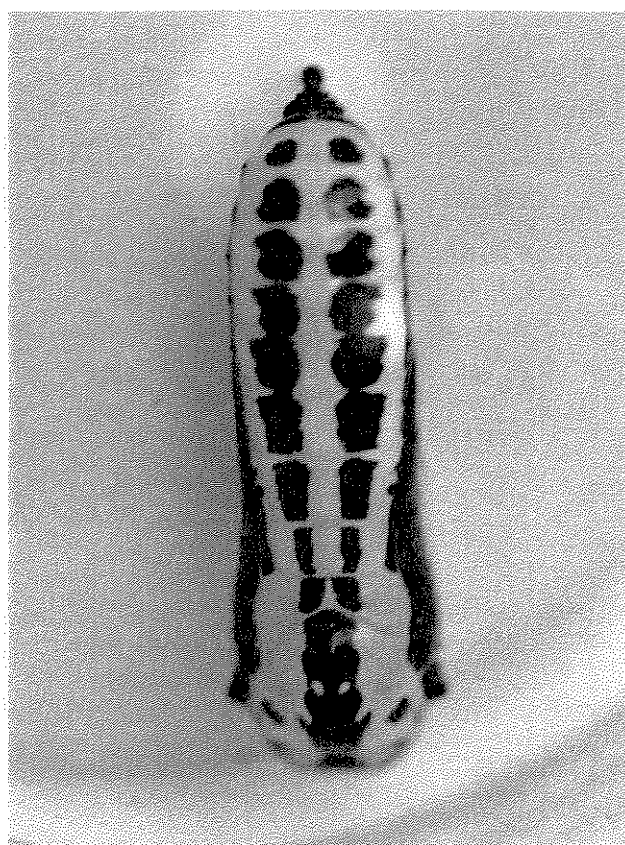


d

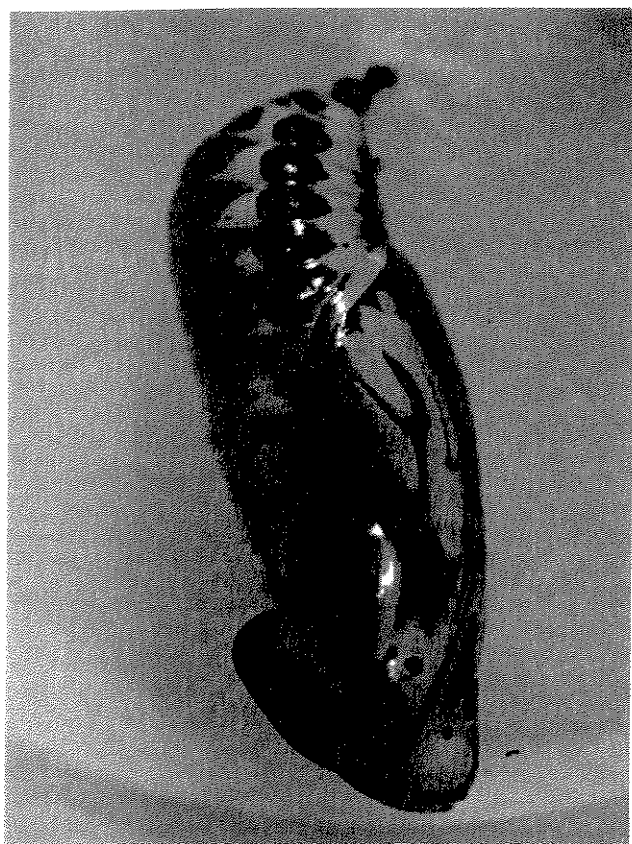
Figura 41. Pupas de *Methona themisto*, e os caracteres A e B. (a) Ipameri, 1-0; (b) Rio de Janeiro, 2-0; (c) João Pessoa, 2-0; (d) Uberlândia, 3-1. Comprimento entre 2,0 e 2,4 cm.



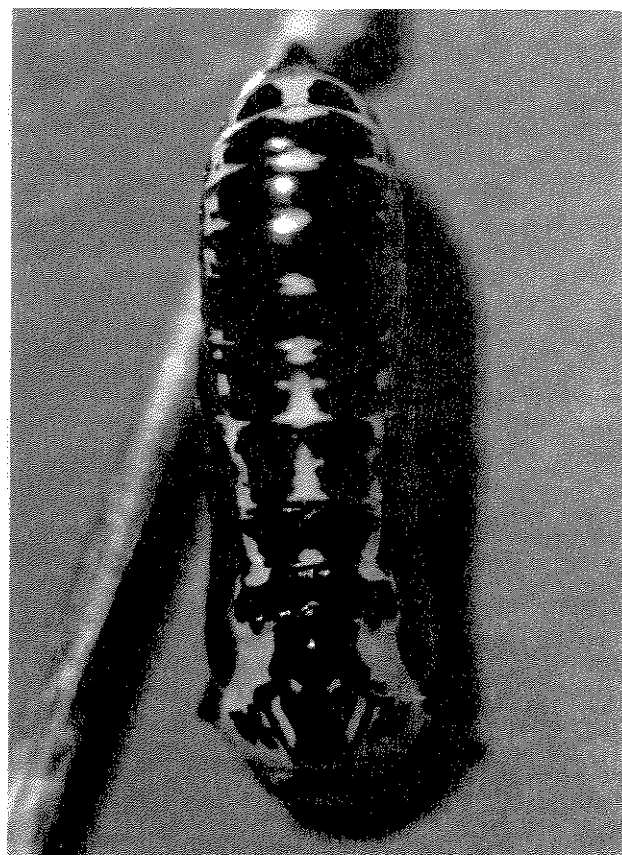
a



b



c



d

Figura 42. Pupas de *Methona themisto*, e os caracteres A e B. (a) Goiânia, 3-1; (b) Uberlândia, 3-1; (c) Estrela do Sul, 4-1; (d) Estrela do Sul, 4-1. Comprimento entre 2,0 e 2,4 cm.

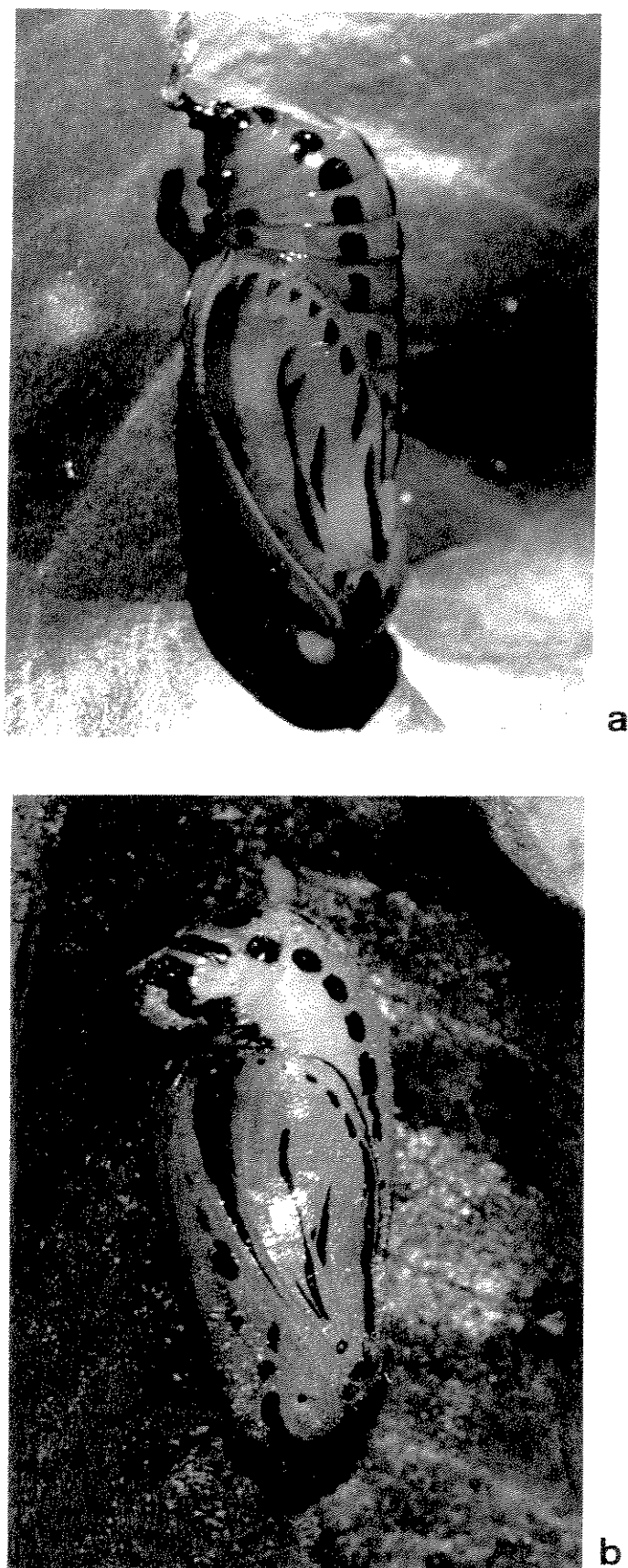


Figura 43. Pupas. (a) *M. confusa* (Acre); (b) *M. megisto* (Rondônia). Comprimento entre 2,0 e 2,4 cm.

A variabilidade dos adultos foi mensurada através da intensidade de preto ao redor das veias CuA1, mCu, 3d e 2d (da asa posterior (Figs. 45 e 46, Tabela 26). Esta faixa pode ser: (a) muito fraca, com o preto cobrindo as veias 2d e 3d, afunilando até inserção da M3, e com o preto basal avançando em CuA1, com pouco alargamento; (b) intensidade intermediária, com uma faixa estreita de preto também em CuA1 e mCu; (c) muito intensa, com uma faixa mais espessa de preto unindo todas estas veias. Estas são categorias amplas, ocorrendo transições entre elas.

Em Uberlândia esta faixa preta é muito fraca (76%) ou de intensidade intermediária (24%); em Brasília estas proporções são de 61 e 39%, e no Sudeste (RJ) esta faixa é muito marcante (80%).

Tabela 26. Número de indivíduos (n = 273) em cada categoria da intensidade da faixa preta da veia CuA₁ da asa posterior.

	Fraca	Média	Forte	Total
Campinas	1	2	12	15
Rio Claro			2	2
Araxá	1			1
Rio de Janeiro	1		8	9
Uberaba		1	1	2
Uberlândia	48	9	2	59
Indianópolis	2	3		5
Monte Carmelo	1	1		2
Estrela do Sul	9	2		11
Monte Alegre de Minas	4			4
Vazante		1		1
Ipameri	7	5	1	13
Pires do Rio		2		2
Orizona	5	3		8
Cristalina			1	1
Goiânia	18	3	2	23
Anápolis	10	6	1	17
Brasília	44	36	6	86
Cocalzinho		1		1
Pirenópolis	1	1		2
Jaraguá	1	3		4
João Pessoa	2			2
Açailândia		1	2*	3

* *M. megisto*

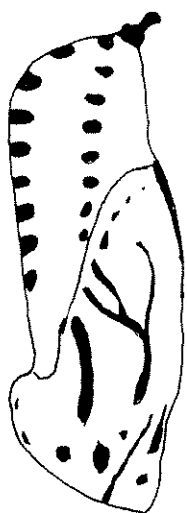
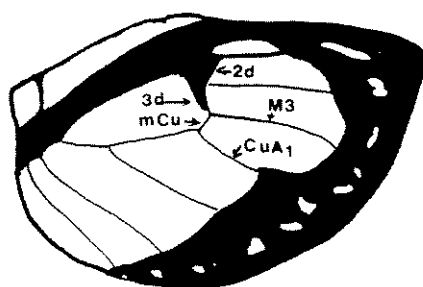
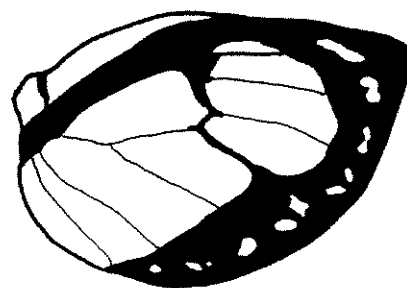


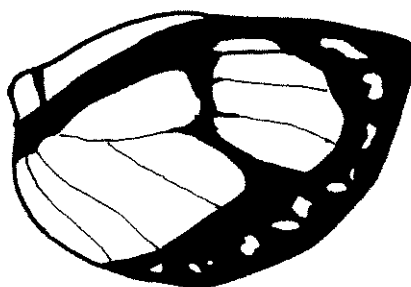
Figura 44. Esquema de uma pupa de *Methona themisto* mostrando as manchas pretas das faixas lateral e ventral.



a



b



c

Figura 45. Esquema da asa posterior de *Methona themisto*, lado ventral, mostrando a variação na intensidade do preto na veia CuA₁: (a) fraca, (b) média e (c) forte.

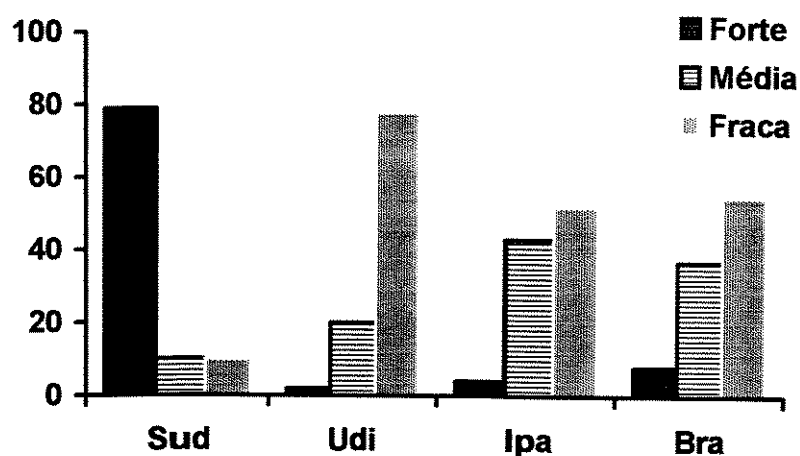


Figura 46. Características dos adultos, intensidade da faixa preta da veia CuA_1 da asa posterior. Locais (ver Tab. 26): Sud (Sudeste), Udi (Uberlândia e região), Ipa (Ipameri e região), Bra (Brasília e região)

D. VARIAÇÃO INTRAPOPULACIONAL

A Tabela 27 mostra a diversidade fenotípica dentro das populações de algumas localidades do Planalto Central onde as coletas foram mais intensas, assim como das populações do Sudeste e Nordeste.

Segundo o critério utilizado para a separação fenotípica dos indivíduos (Tabela 15), o conteúdo de informação necessário para caracterizar uma população consiste de no mínimo 9 estados e no máximo mais 29 estados, totalizando 38. Por exemplo, Uberaba necessita de 9 informações, Anápolis de 19 e Brasília de 23 (total de linhas preenchidas nas respectivas colunas da Tabela 27). Sendo "e" o número de estados presentes em determinada localidade, o valor $(e-9)/29$ informa, a grosso modo, a quantidade de variação em determinada população. Este índice de variabilidade (i.v.) varia de 0 (mínimo de mudança, ou seja, a população é constante nestas características) a 1 (máximo de variabilidade da população).

Nas cidades em estudo (ver Tabela 27) o índice variou de 0 (Uberaba) a 0,86 (Uberlândia). Desta forma Uberlândia é a cidade com maior número de tipos diferentes de larvas, seguida por Goiânia (0,59), e Vazante e Brasília (0,48), depois por diversas cidades com valores intermediários, sendo que Orizona apresentou a menor diversidade fenotípica (0,14). As populações ao oeste de Brasília (Cocalzinho, Pirenópolis e Jaraguá, por exemplo) também variaram pouco.

Este índice deve ser considerado apenas como um indicador geral de uma tendência de variabilidade, pois está correlacionado ($r=0,79$; $p=0,0012$) com o número de indivíduos analisados. Se em Vazante eu tivesse coletado 80 indivíduos, suponho que o índice de variabilidade seria semelhante ao de Uberlândia.

A variabilidade de cada estágio de diferentes localidades constam na Tabela 28, que ilustra também a variabilidade nos estádios mais jovens (1^o-3^o) entre 0,61 a 0,68, sendo maior do que nas larvas mais maduras (4^o-5^o), que variou de 0,45 a 0,55 em média.

Apesar dos índices medianos de algumas localidades da região de Brasília, estas variações foram qualitativamente bem menores do que da região de Uberlândia. Por exemplo, o branco esteve presente em quase 100% das larvas.

E. VARIAÇÃO INTERPOPULACIONAL

Características correlacionadas

A análise da correlação de caracteres (Fig. 47) ajuda a delimitar conjuntos de populações que compartilham determinadas características. Por exemplo, as seguintes descrições tiveram correlação máxima: (a) larvas com duas listras e com a listra adicional sem branco (segmentos A3-6, caracteres 3.1 e 5.1) apareceram somente em Uberlândia e Vazante;

Tabela 27. Quantificação da variação geográfica das larvas de *Methona themisto* do Planalto Central. Ocorrência de cada um dos estados dos 9 caracteres, valores em porcentagem do total das descrições realizadas (não é o número de indivíduos, pois inclui descrições de estádios diferentes do mesmo indivíduo e descrições dentro do mesmo estádio). Os códigos das localidades constam na Tabela 23. As últimas linhas indicam o total de descrições e o índice de variação de cada localidade.

Car	Est	Ube	Udi	Vaz	Ipa	Ori	Goi	Ano	Bro	For	Coc	Pir	Jar	Jpa
1	0	100	53	55	19	2	3							
	1		47	45	81	98	97	100	100	100	100	100	100	100
2	0	100	28	50	49		18	1		5				100
	1		12	5	24		12	1		5				
	2		60	45	27	100	70	98	100	90	100	100	100	
3	0	100	16	27	3									41
	1		10	27	4									5
	2		74	45	90	83	100	100	97	47	80	45	95	
	3				3	17			3	53	20	55	5	55
4	0	100	74	73	33		12	13	6		14		25	52
	1		14	18	19		29	20	43			27	20	33
	2		6	9	16		41	41	20	32	43	27	25	14
	3		4		33	100	18	26	31	58	43	45	30	
	4		2						1	10				
5	0	100	63	68	21	2	2							36
	1		12	32			1							
	2		22		79	98	94	100	96	42	14		25	
	3		4				3		4	58	86	100	75	
	4													64
6	0	100	39	50	19	2	1							15
	1		5				2							15
	2		1											55
	3		4											5
	4		52	50	81	98	97	100	100	100	100	100	100	5
	5													5
7	0	100	69	96	99	100	77	78	67	100	100	100	100	100
	1		31	4	1		23	22	33					
8	0	100	83	96	100	100	89	90	79	100	100	100	55	
	1		1	4			0,7		1					
	2		6				4	5	2					
	3		5				7	6	17				45	
	4		5						1					
	5													100
9	0	100	3											
	1		11	9					4	10		18		81
	2		37	77	100	100	32	32	66	5	6	36	40	19
	3		17	9			52	52	17	68	71	45	35	
	4		32	5			16	16	13	16	23		25	
Descrições	30		191	22	48	42	148	87	107	19	30	6	17	22
i. v.		0,0	0,86	0,48	0,41	0,14	0,59	0,35	0,48	0,31	0,21	0,17	0,28	0,38

Tabela 28. Tipos de padrões fenotípicos por estádio, em algumas cidades do Planalto Central. Para cada localidade constam o número de indivíduos examinados (I), o total de descrições (D) (pode incluir mais de uma descrição do mesmo indivíduo no mesmo estádio), e o número de descrições diferentes (T - tipos) encontrados, e a porcentagem (%) destes tipos (T/D).

Cidade	Larva de 1º			Larva de 2º			Larva de 3º			Larva de 4º			Larva de 5º			Total		
	I	D	T %	I	D	T %	I	D	T %	I	D	T %	I	D	T %	I	D	T %
Uberlândia	23	23	20 0,87	25	25	22 0,88	35	35	31 0,89	31	38	35 0,92	52	64	46 0,72	89	185	121 0,65
Brasília	10	10	9 0,90	18	20	15 0,75	21	26	14 0,54	21	23	11 0,48	26	28	8 0,29	41	107	37 0,35
Anápolis	5	6	4 0,67	9	13	7 0,54	9	10	6 0,60	17	21	8 0,38	20	37	12 0,32	23	87	22 0,25
Goiânia	8	12	7 0,58	8	12	8 0,66	20	28	14 0,50	25	44	22 0,50	34	55	18 0,33	39	148	46 0,31
Ipameri	-	-	-	-	-	-	8	8	6 0,75	23	23	11 0,48	39	39	21 0,54	70	70	23 0,33
Orizona	-	-	-	-	-	-	2	2	1 0,50	16	16	1 0,06	24	24	3 0,13	42	42	3 0,07
Formosa	-	-	-	-	-	-	3	3	2 0,67	5	5	3 0,60	11	11	9 0,82	19	19	13 0,68
Vazante	2	2	2 1,00	1	1	1 1,00	8	8	8 1,00	7	7	7 1,00	4	4	3 0,75	22	22	19 0,86
Cocalzinho	5	5	1 0,20	-	-	-	7	7	1 0,14	6	6	3 0,50	12	12	3 0,25	30	30	6 0,20
Jaraguá	5	5	1 0,20	4	4	1 0,25	2	2	1 0,50	-	-	-	6	6	2 0,33	17	17	5 0,29

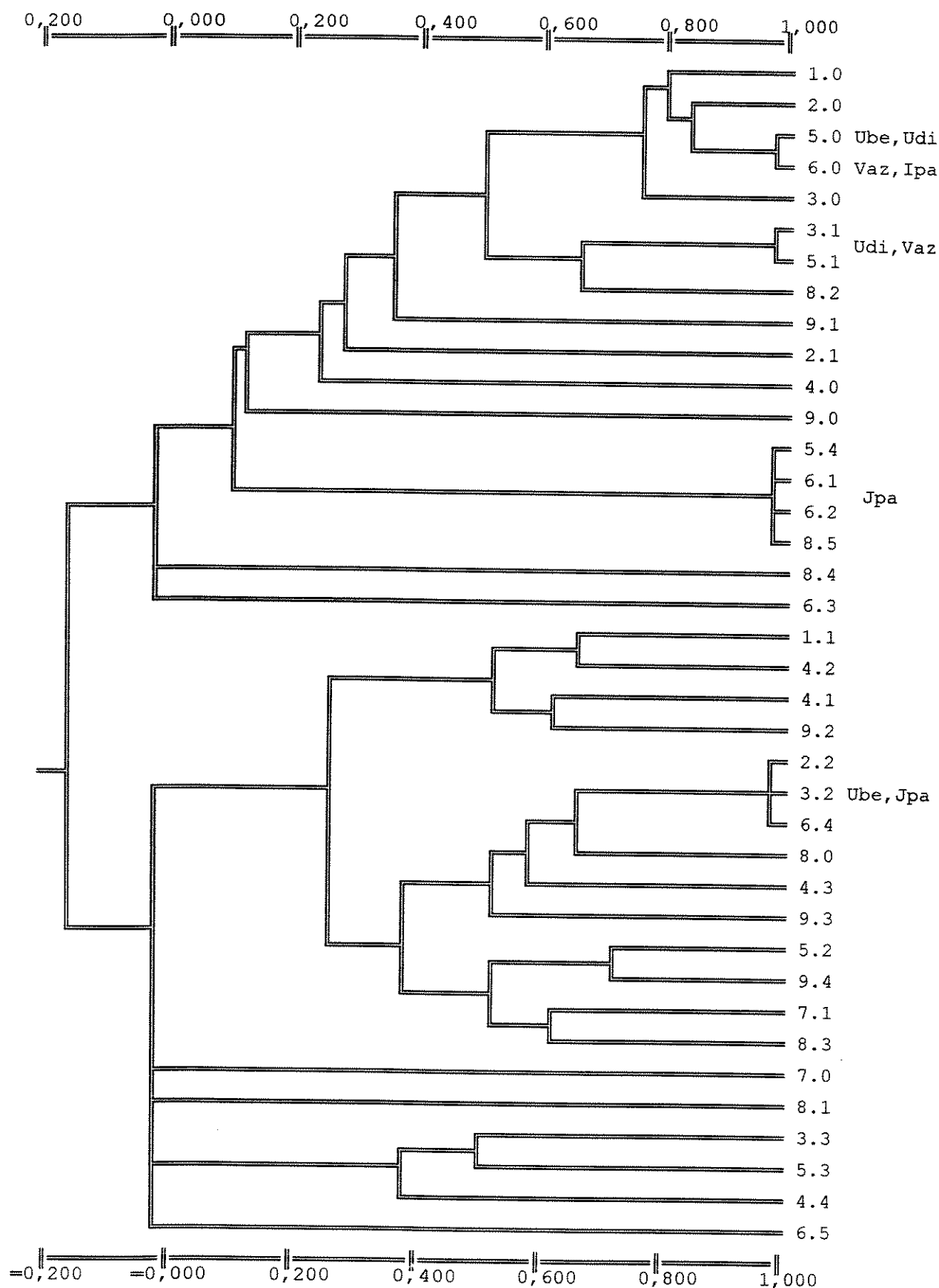


Figura 47. Dendrograma dos caracteres. As porcentagens da Tabela 27 foram transformados em presença (1, até 95%) ou ausência (0, menor ou igual a 5%). Coeficiente de correlação, método UPGMA. Caracteres na forma "caráter.estado".

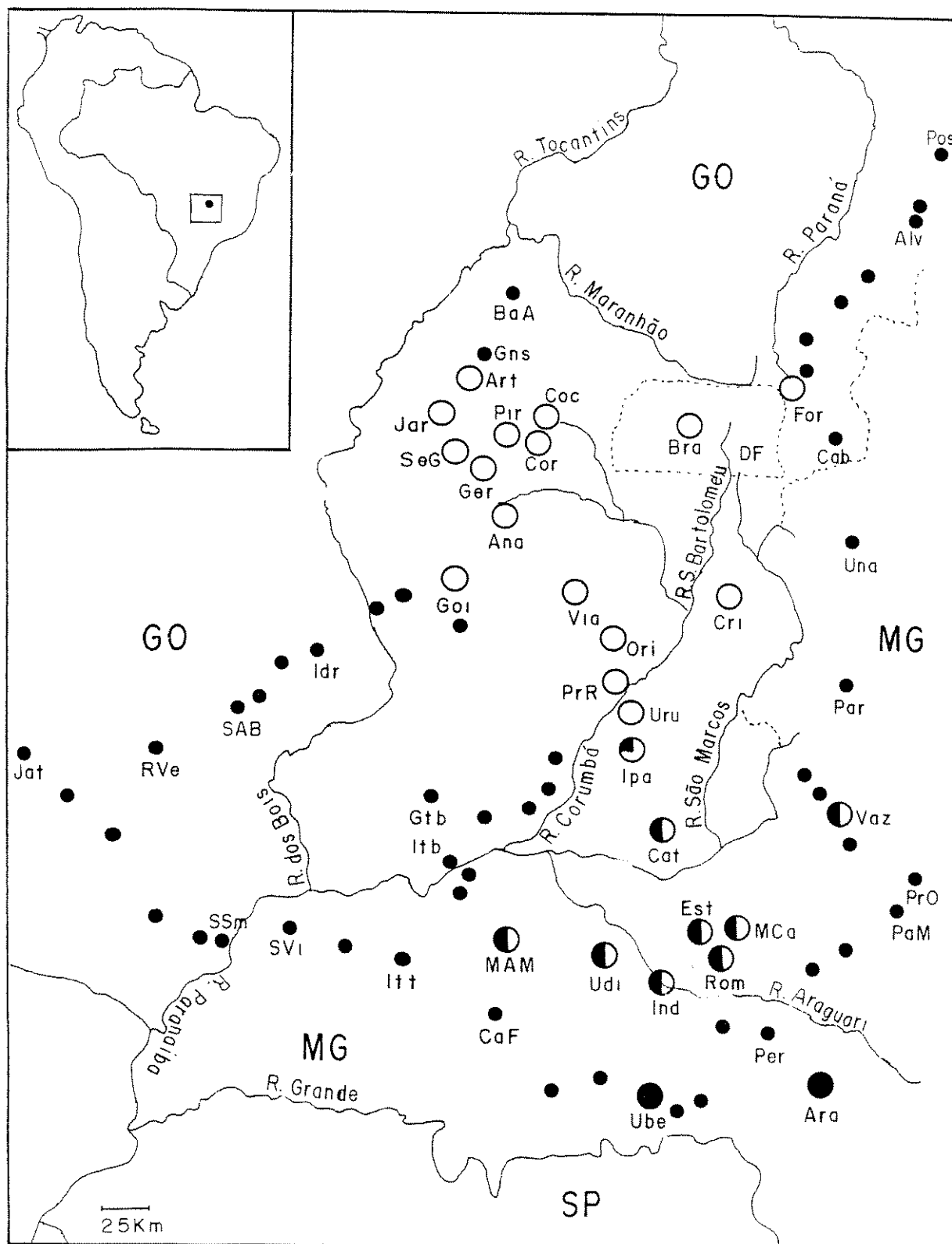


Figura 48. Mapa com a ocorrência de *Methona themisto* nos locais visitados (códigos ver Tab. 23). Presença (círculo grande) e ausência (círculo pequeno e preto). Círculos grandes: preto, larvas sem branco; todo branco, 100% das larvas com branco.

(b) larvas com apenas uma listra ou com mais de uma mas sem branco e com manchas latero-ventrais de cor laranja (segmentos A3-6, caracteres 5.0 e 6.0) ocorreram em Uberaba, Uberlândia, Vazante, Ipameri e nas larvas de 1^o a 3^o de João Pessoa; (c) larvas com faixas adicionais brancas, manchas latero-ventrais de cor laranja claro, ou laranja com branco na ponta anterior, e T1 com a listra anterior laranja e a posterior branca (caracteres 5.4, 6.1, 6.2 e 8.5) caracterizam a população de João Pessoa; (d) larvas cujas três listras não unem no dorso e com manchas latero-ventrais de cor branca (caracteres 2.2, 3.2 e 6.4) ocorreram em todas as localidades visitadas, exceto Uberaba e João Pessoa.

Relações fenéticas e filogenéticas entre as populações

A similaridade fenética entre as populações (Fig. 49) foi avaliada utilizando-se o coeficiente de associação de Jaccard, com os dados da Tabela 27 transformados em presença e ausência (Anexo 4). Segundo esta análise, as populações de Uberaba (*M. themisto*) e de João Pessoa (*M. singularis*) são mais similares entre si do que com as populações do Brasil Central. Nestas, por sua vez, foram identificados cinco subgrupos: (i) Uberlândia e Vazante; (ii) Ipameri; (iii) Orizona; (iv) Brasília, Goiânia, Anápolis e Jaraguá; (v) Pirenópolis, Formosa e Cocalzinho.

Para realizar uma estimativa das relações filogenéticas entre as localidades, os dados da Tabela 27 e os caracteres e estados da Tabela 15 foram filtrados e resumidos, uma vez que estes apresentam redundâncias e pormenores que podem ocasionar ruídos em uma análise filogenética mais ampla. As polarizações foram feitas de acordo com as populações do Acre (*M. megisto* e *M. confusa*, Fig. 39), considerados como grupo externo para avaliar as relações entre as larvas das populações estudadas. A Tabela 29 resume as diferenças na morfologia externa da larva de *Methona themisto* e *M. singularis* das principais localidades, e as Tabelas 30 e 31 apresentam, respectivamente, a lista dos caracteres e a matriz utilizados para a elaboração da filogenia. O uso de características muito variáveis não é aconselhável em estudos desta natureza, porém neste caso justifica-se (ver caracteres 2 ao 7 da Tab. 30), uma

vez que deseja-se identificar as zonas de hibridização que são caracterizadas exatamente pela variação.

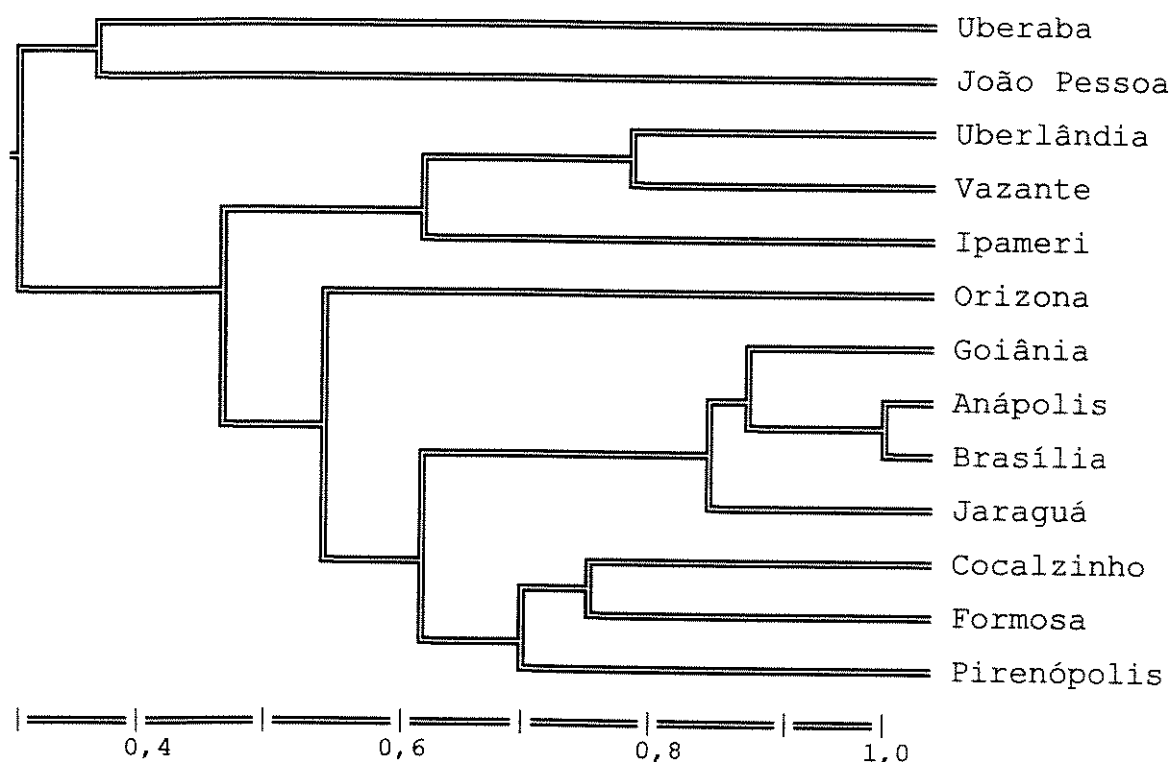


Figura 49. Agrupamento das cidades. As porcentagens da Tabela 27 foram transformados em presença (1, até 95%) ou ausência (0, menor ou igual a 5%) (ver Anexo 4). Coeficiente de associação de Jaccard, método UPGMA.

Segundo esta análise (Figs. 50 e 51), as populações apresentaram-se em 4 grandes grupos monofiléticos: (a) Sul/Sudeste, (b) Uberlândia e região (incluindo Vazante e Ipameri), (c) Brasília e região (Goiânia, Anápolis, Formosa, Jaraguá, Orizona, Cocalzinho e Pirenópolis) e (d) João Pessoa. As populações do Planalto Central, principalmente da região de Brasília, provavelmente possuem um ancestral em comum (indicado pelas apomorfias 4.1, 4.2 e principalmente pela 8.1, ver Tab. 30) com *M. singularis* de João Pessoa não compartilhado por *M. themisto* do Sul e Sudeste. A apomorfia dos três últimos grupos é a presença de

Tabela 29. Principais diferenças nas larvas de 5º estágio entre as populações de *Methona themisto* de Uberaba, Uberlândia, Ipameri, Brasília e de *M. singularis* de João Pessoa.

Caráter	Uberaba	Uberlândia	Ipameri	Brasília	J. Pessoa
Prótorax - nº listras	1	2	2	2	2
Abdômen - c/ branco	não	sim/não	sim/não	sim	sim
Abdômen - nº listras	1	1 a 3	3	3	4
União da listra principal	sim	sim/não	sim/não	sim/não	sim/não
Manchas adicionais	não	s/n	s/n(0-3)	s/n(0-4)	s/n(0-2)
Cor das listras adicionais	-	laranja	laranja	laranja	branca

Tabela 30. Lista de caracteres para análise filogenética entre as diferentes populações de *Methona themisto* e de *M. singularis*. Como grupo externo foram utilizadas *M. megisto* e *M. singularis*, oriundas do Acre.

-
-
- 1) Espessura das listras
 - (0) larga
 - (1) estreita
 - 2) União das listras no dorso
 - (0) sim
 - (1) variável
 - (2) não
 - 3) Número de listras nos segmentos do abdômen
 - (0) sempre uma
 - (1) de uma a três (variável, raramente quatro)
 - (2) sempre quatro
 - 4) Presença de branco nas listras do abdômen
 - (0) nunca
 - (1) às vezes (variável)
 - (2) sempre
 - 5) Coloração das listras adicionais
 - (0) apenas laranja (ou ausentes)
 - (1) laranja com branco
 - (2) apenas branca
 - 6) Manchas adicionais latero-ventrais
 - (0) sempre nenhuma
 - (1) de zero a quatro
 - 7) Coloração das manchas latero-ventrais
 - (0) laranja
 - (1) variável
 - (2) branca
 - 8) Prótorax, número de listras
 - (0) uma
 - (1) duas
-
-

Tabela 31. Matriz de caracteres para a análise das relações filogenéticas entre as populações.

	1	2	3	4	5	6	7	8
Acre	0	0	0	0	0	0	0	0
Sudeste	1	0	0	0	0	0	0	0
Uberlândia	1	1	1	1	1	1	1	1
Vazante	1	1	1	1	1	1	1	1
Ipameri	1	1	1	1	1	1	1	1
Goiânia	1	1	1	2	1	1	2	1
Brasília	1	2	1	2	1	1	2	1
Cocalzinho	1	2	1	2	1	1	2	1
Anápolis	1	2	1	2	1	1	2	1
Formosa	1	2	1	2	1	1	2	1
Orizona	1	2	1	2	1	1	2	1
Jaraguá	1	2	1	2	1	1	2	1
Pirenópolis	1	2	1	2	1	1	2	1
João Pessoa	1	1	2	2	2	1	1	1

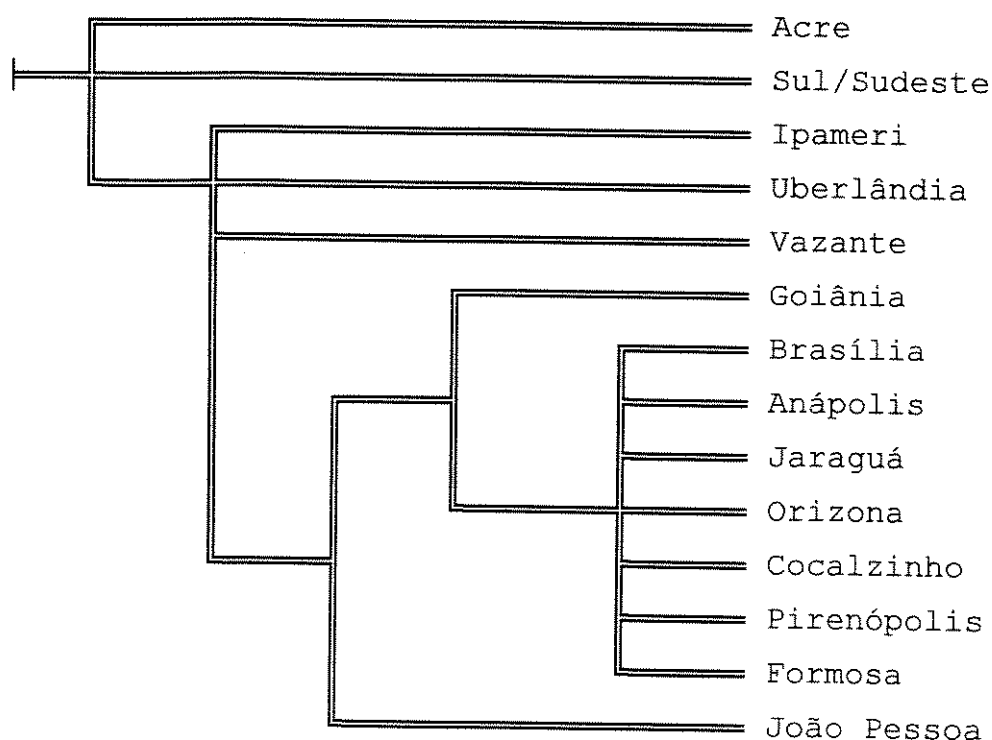


Figura 50. Relações filogenéticas entre as populações. Opção "ie*", tamanho = 13, índice de consistência = 100, índice de retenção = 100, uma árvore encontrada.

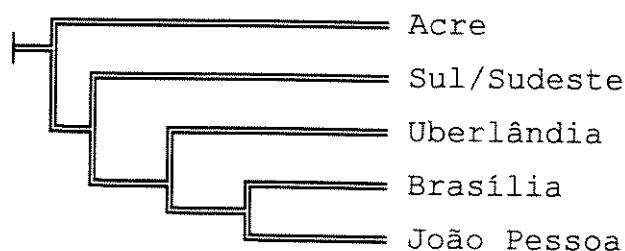


Figura 51. Resumo das relações filogenéticas entre as populações. Ver Fig. 50.

branco, que é variável (caráter 4.1) em (b) e constante (caráter 4.2) em (c) e (d). A apomorfia da região de Brasília (c) é a constância do branco latero-ventral (caráter 7.2).

3. SIGNIFICADOS DA DIVERSIDADE FENOTÍPICA EM UBERLÂNDIA

O que significa e o que explica a extrema diversidade fenotípica das larvas das populações da região de Uberlândia? Seria uma zona de transição entre *M. themisto* do sul/sudeste e a *Methona* do Planalto Central?

Não há uma definição consensual para “zona de hibridização”. A idéia clássica é que ela ocorre quando grupos distintos de conjuntos de populações relativamente uniformes estão separados por cinturões estreitos (clines) que mostram grande aumento na variabilidade da aptidão e na morfologia quando comparado à mistura ao acaso (Endler, 1977). Ainda há muito debate sobre as origens (simpátrica ou alopátrica, intergradação primária ou secundária), causas (heterogeneidade ambiental, gradiente climático, seleção natural, deriva genética, dispersão), extensão (de poucos metros a muitos quilômetros) e vantagens ou desvantagens adaptativas dos heterozigotos ou genótipos recombinantes (Endler, 1977; Harrison & Rand, 1989; Hewitt, 1989; Butlin *et al.*, 1992; Orr, 1996).

A ocorrência de branco na listras e nas manchas latero-ventrais parece ser uma característica individual importante para separar larvas das populações do Planalto Central e exemplificar um eventual gradiente (Fig. 48). Geograficamente, é quase uma linha reta na direção Sul-Norte, ligando as cidades de Uberaba, Uberlândia, Ipameri e Brasília, com a porcentagem de larvas com branco variando de 0, 50, 80 a 100%, respectivamente.

A impressão é que existem dois conjuntos alopátricos de populações (Uberaba e Brasília) com diferentes fenótipos, e que quando se encontram, se cruzam, produzindo fenótipos intermediários em locais conhecidos como "zona de hibridização" (Uberlândia - Ipameri). Há um gradiente em alguns caracteres na direção Uberlândia - Orizônia, reforçando a idéia de que estamos diante de um cline.

As zonas de hibridização são geralmente reconhecidas segundo critérios morfológicos, mas elas podem envolver diferenças comportamentais, cromossômicas ou moleculares, ou uma combinação destes aspectos. Neste sentido é interessante pensar tanto em termos de genes quanto de genomas; genomas que se hibridizam tendem a ser romper por segregação e recombinação, e a seleção atuando sobre cada gene será diferente e produzirá diversas respostas. A probabilidade de encontrar-se um genótipo racial "puro" no meio da maioria das zonas de hibridização é baixa, e de encontrar-se um genoma híbrido de F1 é menor ainda (Hewitt, 1989).

É o que parece estar ocorrendo em Uberlândia e região, pois nenhuma das 185 descrições de larvas foi igual a de *M. themisto* do sul/sudeste. Nestes locais estão presentes diversos fenótipos, exceto os dos dominantes (ou estes são muito raros), que são os das espécies ou subespécies que se encontram e entrecruzam. Outro fator a considerar é que as populações de Uberlândia e região não parecem ser menos aptas do que as de outras regiões, ou seja, não parece estar acontecendo seleção contra híbridos, conforme a visão comum (Endler, 1977; Orr, 1996). Se abundância está relacionada com a aptidão e em que grau é assunto que foge do escopo deste trabalho, mas aparentemente as populações de *Methona themisto* são bastante comuns tanto em Campinas e Uberaba, quanto em Uberlândia, Ipameri, Goiânia, Anápolis, Brasília e Formosa.

Até agora a discussão levou em consideração a presença do branco nas larvas, mas e se isto não for o mais importante para separar as populações do sudeste das do centro-oeste? A única característica (apomorfia) que apenas o sudeste possui é de ter uma só listra no protórax (Tabs. 27 e 29). Em Uberlândia pode ou não ter branco, mas sempre tem 2 listras no protórax. Apenas um indivíduo de Uberlândia apresentou uma única listra no protórax, mas esta não era como as do Sudeste, pois não unia e tinha branco na parte dorsal. Olhando para um outro segmento da larva temos visões diferentes das do cline expostas acima. As populações de Uberaba e Uberlândia, apesar de muito próximas (100 km), são muito diferentes morfológicamente, pois em Uberaba encontra-se sempre apenas um padrão, e os dados sugerem que estas duas populações podem ser entidades diferentes. Algumas populações do Planalto Central também podem variar na posse de branco, porém em menor escala, mas sempre levam 2 listras no protórax.

Há uma semelhança filogenética maior entre as larvas do Planalto Central com as de João Pessoa (número de listras, presença de branco) do que qualquer uma delas com Uberaba. Esta similaridade pode ser explicada como homoplasia (mais especificamente paralelismo, desenvolvimento independente da coloração branca a partir de um único ancestral que não possuía branco) ou homologia (o branco originou-se uma vez só). Ou existe fluxo gênico atual entre elas (ver Figs. 31 e 32; mais de 2300 km separam Brasília de João Pessoa, ver discussão adiante), ou esta semelhança é devido a uma origem em comum mais recente, ou seja, as populações do Planalto Central possuem um ancestral em comum com *M. singularis* não compartilhado pelas populações do Sudeste. A extrema variabilidade das populações de Uberlândia indica ser esta uma região de transição, mas com uma contribuição genética muito maior do Planalto Central do que do Sudeste.

4. ORIGEM BIOGEOGRÁFICA DAS POPULAÇÕES DO PLANALTO CENTRAL

Uma outra questão que se impõe é como foi que as populações do Planalto Central se diferenciaram e se isolaram geograficamente? Entre as diversas teorias que tentam

explicar a origem populacional de novidades evolutivas, duas abordagens são mais recorrentes na literatura e se constituem em pilares da síntese evolutiva: os velhos e sempre atuais debates sobre as taxas de mudanças evolutivas (gradual ou não) e sobre os modos de especiação (alopátrica ou não).

O mapa da Fig. 52 mostra a distribuição atualizada de *Methona themisto* no Planalto Central (comparar com as Figs. 31 e 32, que mostram a distribuição das 9 entidades diferentes de *Methona*). A proximidade geográfica com as populações do Sudeste e a proximidade filogenética/morfológica com as do Nordeste são aparentemente conflitantes. Como explicar isto? Existem duas linhas de pensamento, a histórica e a ecológica, considerando que a amostragem realizada tenha sido suficiente. Usando a abordagem histórica, uma das hipóteses é fornecida pela teoria da vicariância, ou seja, um determinado táxon ocupa uma região relativamente ampla, esta região sofre fragmentação, provavelmente devido a frequentes e pronunciadas mudanças climáticas, as populações residentes também se separam e sofrem mudanças anagenéticas que podem conduzir à cladogênese. A teoria de refúgios propõe que mudanças climáticas do Pleistoceno provocaram a fragmentação e reunificação alternadas de habitats. Em períodos úmidos existia uma floresta úmida e contínua, e em períodos secos estas florestas ficavam contraídas e reduzidas a pequenas ilhas isoladas em um mar de vegetação mais heterogênea ou desintegrada (Haffer, 1969; 1982).

O Planalto Central coincide aproximadamente com uma destas áreas de centro de endemismo (conhecido como Araguaia ou Mato Grosso de Goiás) de borboletas (Brown, 1977; 1982; 1987b) e plantas (Prance, 1982, 1987, 1996). As relações cladísticas entre *Methona themisto* do Planalto Central, *M. singularis* e *M. themisto* do sul/sudeste podem espelhar a história da fragmentação dos seus “refúgios paleoecológicos” (Araguaia, Pernambuco e Rio-Espírito Santo- Bahia, respectivamente).

Além do modelo clássico de especiação alopátrica, outros modelos também são plausíveis, como o do efeito do fundador (dispersão) e deriva genética, e o da coloração adaptativa a condições ecológicas diferentes (predação por exemplo). O modelo parapátrico postula que o habitat tem sido sempre contínuo, e que a diferenciação genética das raças e espécies ocorreu em populações contínuas, ou pelo menos contíguas e conectadas (Turner,

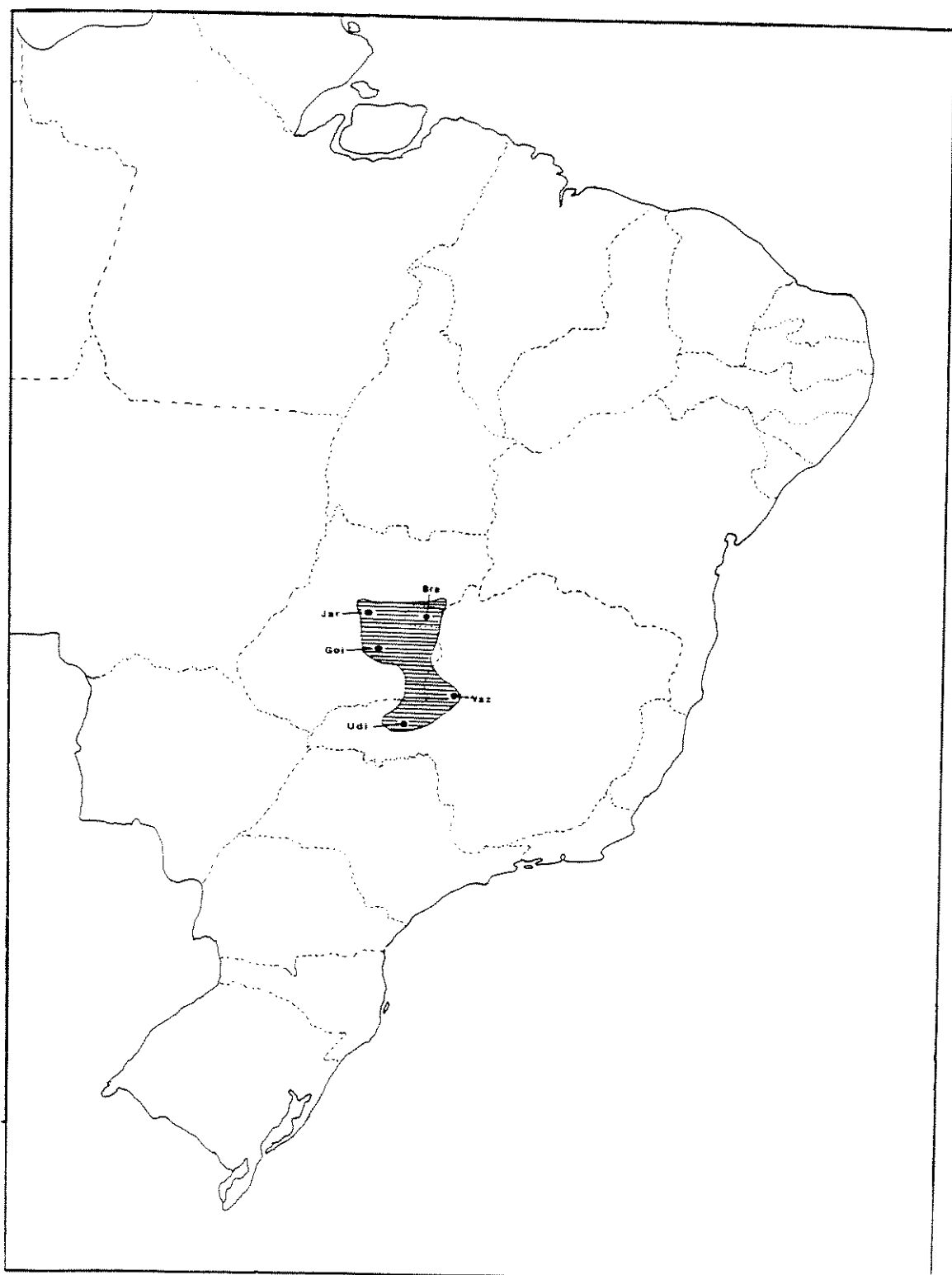


Figura 52. Distribuição resumida e atualizada de *Methona themisto* no Planalto Central.

1982). Divergência pode ocorrer como uma resposta adaptativa a mudanças estocásticas na estrutura genética das populações ou a mudanças estocásticas no ambiente biótico, ou ambas (Turner & Mallet, 1996).

5. STATUS TAXONÔMICO DAS POPULAÇÕES DO PLANALTO CENTRAL

A qual entidade taxonômica deve-se enquadrar as populações do Planalto Central? Elas constituem uma subespécie isolada geograficamente e geneticamente diferente de outras populações de uma espécie politípica amplamente distribuída, mas ainda capaz de hibridizar? Uma espécie recém-formada com uma área periférica apresentando alta variabilidade? Uma "semi-espécie" que está em pleno processo de especiação, adquirindo isolamento reprodutivo? Uma espécie "verdadeira", recém-formada?

Uma vez que a especiação parece ser o problema chave da evolução (Mayr, 1988), a resposta conduz a uma questão extremamente importante para os biólogos evolutivos, que é o conceito de espécie. A maioria dos autores descreve as espécies sem menção explícita aos seus conceitos de espécie, e utilizam principalmente a "percepção intuitiva" da prática taxonômica na decisão de designar um grupo de organismos a categoria de espécie (Stevens, 1992).

A idéia predominante é que a maioria das espécies, pelo menos no reino animal, originou-se pelo isolamento reprodutivo de populações separadas geográfica ou microgeograficamente e que divergiram geneticamente (modelo de especiação alopátrica ou conceito biológico de espécie de Mayr (1963)).

A formação de uma espécie biológica requer diferenças genéticas que evitam trocas de genes; isto é, a evolução de isolamento reprodutivo. Testar e provar tal isolamento na maioria das vezes é muito difícil, e uma das formas de medi-lo é através da aptidão da população que se forma quando duas populações divergentes hibridizam (Barton, 1996).

Mas como denominar populações que supostamente estão em processo de especiação? Tomar decisões taxonômicas para populações alopátricas cujo isolamento reprodutivo não pode ser determinado diretamente é especialmente difícil. Entre tais decisões uma poderia ser (a) não designar status taxonômico antes de coletar e avaliar evidências que se relacionam diretamente com a compatibilidade genética e isolamento reprodutivo, e outros fatores que potencialmente regulam a troca de genes entre táxons, uma vez que somente após o cessar do fluxo gênico é que as populações geneticamente relacionadas podem divergir para destinos evolutivos separados (Collins, 1991); e outra (b) é que o reconhecimento das espécies baseado exclusivamente no critério morfológico é válido, pois tal status será confirmado, rejeitado ou no mínimo modificado tão logo novas informações estejam disponíveis, e isto poderá ser usado como evidência morfológica e como inferência para a aplicação do conceito biológico de espécie (Mayr, 1988).

As larvas de primeiro estágio de Campinas e Brasília não diferem quanto a sua quetotaxia, mas os padrões de coloração das larvas de todos os estádios são muito diferentes entre estas localidades. As populações do Planalto Central são diferentes morfológicamente e estão aparentemente isoladas das populações do Sudeste e Norte/Nordeste, embora pareça não haver nenhuma barreira geográfica atual. As análises e discussões acima questionam seriamente as posições taxonômicas usuais. Afinal, a qual entidade evolutiva/taxonômica pertencem as populações do Planalto Central? Com o conhecimento atual, as possibilidades são (ver Fig. 53):

1 - *M. themisto* subespécie nova 1

A mesma subespécie do Sul e Sudeste, como proposto por Lamas (1973), visão atual. Os resultados acima obtidos pela coloração das larvas descartam esta possibilidade.

2 - *M. themisto* subespécie nova 2

Uma subespécie diferente das do Norte/Nordeste (MA) e do Sul/Sudeste (ver Fig. 32) como indicado por Brown (1987b). É uma possibilidade que não pode ser descartada

até que saibamos o tipo de larva de *M. themisto* do Norte. Entretanto, isto parece pouco provável devido a maior proximidade filogenética das populações de Brasília e região com as populações do Nordeste como indicado pelas larvas. Neste caso, se estas análises estiverem mais próxima da realidade, a *M. themisto* seria uma espécie polifilética, ou então *M. singularis* também seria parte dela.

3 - *M. themisto*

A mesma subespécie do norte do Pará e Maranhão, sendo uma expansão da distribuição. Neste caso a larva de *M. t. themisto* deve ser parecida com as das populações do centro do país (Brasília) e deve haver uma ligação ainda não detectada entre as populações destes dois locais (fluxo gênico constante). Não existem registros exemplares de *Methona* em uma ampla faixa entre o DF e o norte, embora isto talvez seja por falta de visitaç o. As ocorr ncias seguras mais ao sul de *M. t. themisto* (e de *M. megisto*) s o A ail ndia (MA) aos 5  Sul (O. Mielke, com. pessoal; Ramos (1992), material identificado por K. Brown e depositado no Museu de Zoologia da UnB); e Serra Norte (PA) aos 6  Sul (Brown, 1979; 1987a; ver tamb m Tabela 24). Se h  realmente separa  o geogr fica, deve haver um m nimo de diferencia  o morfol gica entre as larvas do Planalto Central e as do norte do Maranh o e Par .

4 - *M. singularis*

A mesma esp cie do Nordeste, com uma grande expans o da distribui  o. Pouco prov vel, a menos que haja um “corredor” entre as popula  es de Bras lia e do Nordeste. Da mesma forma que acima, inexistem registros de esp cies de *Methona* em uma ampla faixa entre o DF e o Nordeste, embora isto talvez seja por falta de visita  o. O padr o morfol gico diferencial das larvas destas regi  es tamb m n o auxiliam esta hip tese.

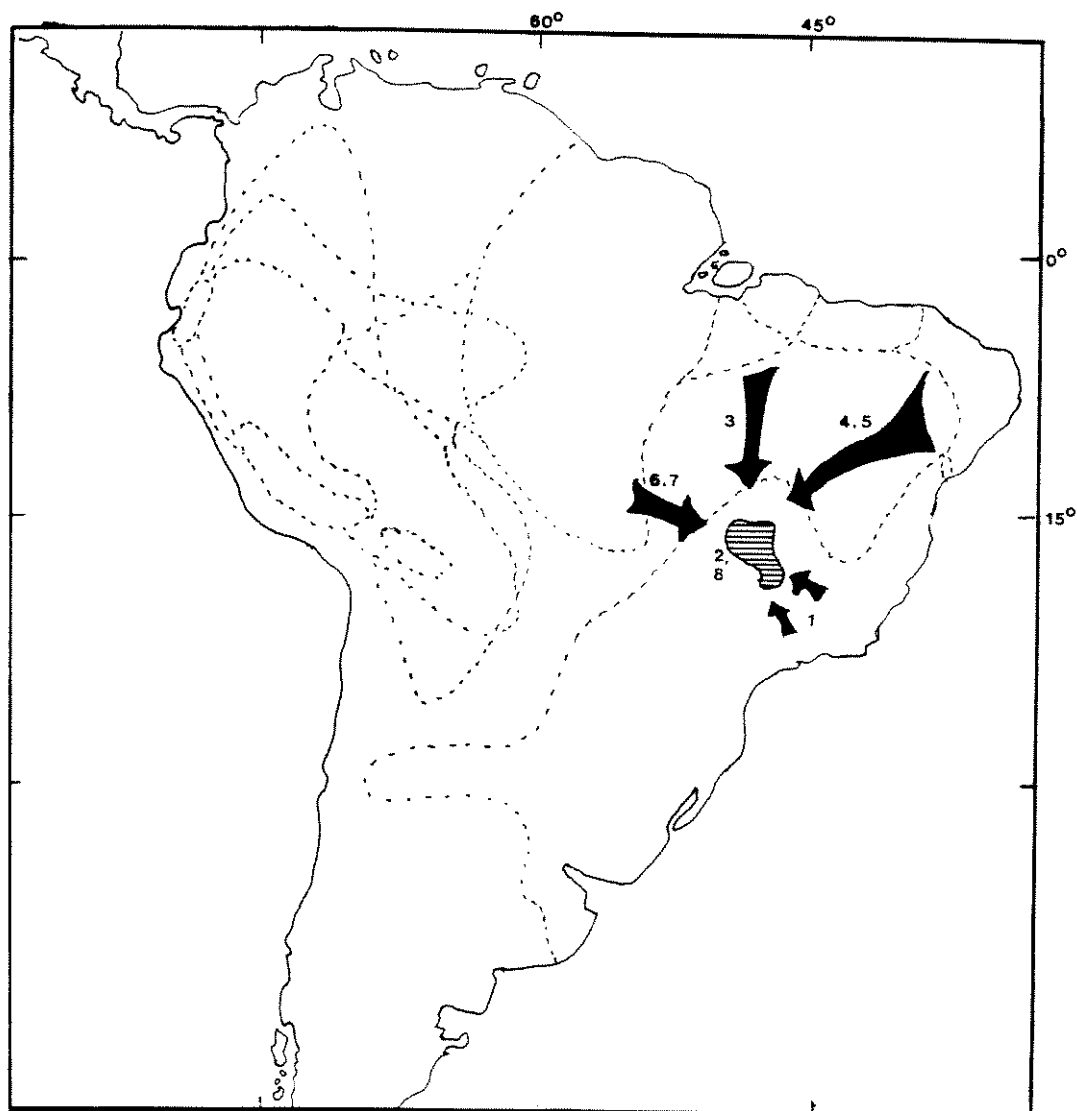


Figura 53. Algumas possibilidades (muito simplificadas) de fluxo gênico, atual ou passado, entre as populações de *Methona themisto* do Planalto Central e outras populações.

5 - *M. singularis* - uma subespécie nova

Hipótese plausível, pois as populações do Planalto Central e do Nordeste estão mais próximas entre si filogeneticamente (ver sinapomorfias na Fig. 50 e na Tab. 30) do que com as do Sudeste.

6 - *M. grandior* ou *M. megisto* - uma subespécie nova

A expansão da distribuição geográfica de animais amazônicos pode chegar até a região de Cuiabá (MT). A larva de *M. megisto* é bem diferente das larvas da população de Brasília e região; não foram encontradas descrições da larva de *M. grandior*. É uma hipótese remota, uma vez que não há indícios favoráveis a esta idéia. Além disso, foi percorrido um provável corredor (via Jataí/GO) e nada foi encontrado. Se há isolamento, pode ser uma subespécie nova de uma destas duas espécies, o que também parece ser pouco provável.

7 - *M. confusa* - uma subespécie nova

A foto da larva de *M. confusa* analisada apresenta um certo esboço de duas listras laranjas por segmento. Esta espécie pertence a um sub-grupo junto com *M. themisto* e *M. singularis* (Lamas, 1973). É também uma idéia improvável, pelos mesmos motivos expostos acima (morfologia, isolamento geográfico).

8 - *Methona* - uma espécie nova

A diferenciação do padrão de coloração da larva e a suposta separação geográfica sugerem a alocação em uma espécie ainda não descrita. Os dados acima indicam que esta é uma possibilidade bastante forte, e que pode ser refutada a partir da descrição da larva de *M. themisto* do Pará e Maranhão. Desta forma, as populações do Planalto Central merecem um nome, pois ainda não foram descritas e nomeadas. As populações apresentam uma certa estabilidade fenotípica na região de Brasília (Orizona, Goiânia, Anápolis, Pirenópolis, Jaraguá, Formosa), moderada em Ipameri e muito baixa na região de Uberlândia, possivelmente devido a introgressão moderna da subespécie nova de *M. themisto* do Sul e Sudeste, que também deveria ser separada como espécie boa, por lógica geográfica.

6. ESTUDOS FUTUROS

Os estudos de distribuição deverão continuar, aumentando inicialmente a área de amostragem em torno do Brasil Central e seguindo as direções nordeste (Rio São Francisco, por exemplo) e norte, neste último caso principalmente à procura de *M. themisto* no norte do Tocantins, no Maranhão (Açailândia, Imperatriz) e sudeste do Pará (Serra Norte, Marabá, Tucuruí, Paragominas).

O presente estudo indica fortemente que o gênero *Methona* necessita de uma revisão, incluindo caracteres dos imaturos, e para isto devem ser visitados os principais locais de ocorrência das espécies e respectivas subespécies para coleta de ovos, larvas, pupas, além de adultos, verificando a área de distribuição de cada uma delas. O estudo filogenético e ecológico de todas as espécies/populações deste gênero com base nestas informações poderá revelar muitas surpresas taxonômicas e biogeográficas.

As populações de *Methona* do Brasil Central podem servir como objetos de estudo de muitas importantes questões da biologia evolutiva, principalmente no que concerne à genética ecológica, como por exemplo: a) como ocorre a regulação gênica do padrão de coloração? Experimentos de reprodução em cativeiro, a partir de adultos cujos fenótipos (da larva) e origens fossem conhecidos, podem auxiliar; b) distância genética entre as populações; c) como quantificar e analisar o fluxo gênico? d) determinado padrão de coloração fornece alguma vantagem seletiva em termos de adaptabilidade?; e) como ocorreu, no tempo evolutivo, a diferenciação das populações, em simpatria ou alopatria? f) um entendimento mais completo da natureza da variação geográfica vem da combinação de estudos moleculares e morfológicos (Thorpe & Malhotra, 1996).

CONCLUSÕES

Do Capítulo 1

Os caracteres obtidos a partir da quetotaxia do corpo da larva foram em menor número, quando comparados com os da cápsula cefálica, mas mais confiáveis, pois a variação intrapopulacional foi menor.

Os caracteres taxonômicos obtidos da quetotaxia da larva de primeiro estágio forneceram novas hipóteses sobre as relações filogenéticas entre os gêneros estudados, questionando algumas visões clássicas. Foram sugeridos sete grandes grupos monofiléticos.

Os 53 gêneros de Ithomiinae foram alocados em 6 tribos: Tellervini, Tithoreini, Melinaeini, Mechanitini, Ithomiini e Dircennini. Esta última tribo inclui os gêneros mais avançados anteriormente colocados na tribo Godyridini.

Os caracteres das larvas de primeiro estágio, principalmente o esclerito cervical do protórax, também foram úteis na avaliação das relações filogenéticas entre *Tellervo*, Ithomiinae e Danainae.

As hipóteses sobre as relações filogenéticas nos Ithomiinae (deste e de outros trabalhos) ainda estão caminhando para uma maior consistência e estabilidade. Uma análise com o maior número possível de espécies de todos os 53 gêneros, e o refinamento e redimensionamento dos caracteres aqui delineados, juntamente com outros tipos de caracteres, poderá refutar ou corroborar as conclusões aqui obtidas.

Do Capítulo 2

A ocorrência de *Methona themisto*, nas cidades visitadas, não é determinada apenas pela presença da planta hospedeira.

A alta diversidade fenotípica do padrão de coloração das larvas de *Methona themisto* da região de Uberlândia indica ser esta uma área de hibridização entre as populações do Planalto Central e as do Sudeste. Os padrões de coloração de Uberlândia são mais semelhantes e provavelmente mais próximos filogeneticamente das populações do Planalto Central do que das do Sudeste.

Caracteres delineados a partir do padrão de coloração da larva de 5º estágio permitiram avaliar as relações filogenéticas entre as populações das principais localidades.

As populações apresentam uma certa estabilidade fenotípica na região de Brasília (DF), moderada em Ipameri (GO) e muito baixa na região de Uberlândia (MG).

As populações do Planalto Central estão mais próximas filogeneticamente das populações do Nordeste (*M. singularis*) do que das populações do Sudeste (*M. themisto*). Estes três conjuntos de populações são provavelmente entidades diferentes, independente dos níveis taxonômicos que elas recebam.

Os novos padrões fenotípicos descritos para as populações de *Methona themisto* do Planalto Central indicam que esta entidade necessita de uma revisão taxonômica e biogeográfica.

Gerais

Este trabalho abordou, direta ou indiretamente, algumas questões do debate da teoria evolutiva. Os dois estudos utilizaram larvas, o primeiro com quetotaxia (característica de evolução lenta) e o segundo com padrão de coloração (característica de evolução rápida); o primeiro comparando espécies e gêneros dentro de uma subfamília, e o segundo comparando populações. Seria a coloração um resultado de processos microevolutivos e a quetotaxia de processos macroevolutivos? Como relacionar os padrões observados hoje com os mecanismos e processos que os teriam originado no passado?

Microevolução é a mudança genética dentro das populações e das espécies, e segundo a teoria neodarwinista de microevolução, os processos são seleção natural, deriva genética, mutação e migração (Futuyma, 1986). É fácil imaginar estes processos atuando sobre um aspecto considerado adaptativo, como o padrão de coloração. E com relação à quetotaxia? A posição diferencial de microreceptores táteis também evoluiu pelos mesmos processos? Existe (ou existiu) pressão seletiva para o padrão de microcerdas espalhadas pelo corpo?

Os processos que separaram (e continuam separando) as populações de *Methona* no fenótipo e genótipo até a aquisição de mecanismos de isolamento reprodutivo entre os diversos conjuntos de populações originando as diversas espécies, são os mesmos que separaram, em tempo anterior, o “estoque genético do gênero *Methona*” do “estoque genético do gênero *Thyridia*” (ou outro possível gênero “irmão”)? E antes ainda, dos demais gêneros da tribo Mechanitini, das divergências entre as tribos, entre as subfamílias, famílias, ordens, classes e filos dentro do reino animal?

Para se entender a evolução em um período longo, é necessário tanto se estudar a história dos eventos de especiação e extinção quanto se estudar os processos da microevolução, tendo-se uma visão abrangente, contínua e hierárquica da evolução (Gould, 1982).

O uso de filogenias em estudos ecológicos e evolutivos é importante, uma vez que as características não estão distribuídas aleatoriamente entre as espécies (Harvey, 1996). Por outro lado, no atual estágio de conhecimento, não temos meios para saber o verdadeiro

curso da evolução. Sob o paradigma darwiniano vigente apenas podemos inferir, e os métodos utilizados para tal propósito é que podem ser avaliados.

Leves alterações na matriz de dados, como a inclusão ou exclusão de caracteres ou de táxons, ou o uso de diferentes tipos de caracteres, interferem no resultado? O peso dos caracteres, o tipo de programa ou o tipo de análise (comandos usados, número de árvores retidas, opções escolhidas) podem conduzir a resultados diferentes? Estas perguntas, que podem parecer banais, são importantes neste contexto.

A escolha do tipo de caráter influencia o resultado? Diferentes conjuntos de dados reforçam determinadas idéias? Qual o significado de uma árvore mais parcimoniosa? Em que grau ela reflete a realidade? Ainda não sabemos, e as árvores filogenéticas mais parcimoniosas obtidas neste estudo podem ser vistas de diversos ângulos, nenhum deles necessariamente mais correto ou errado do que os outros.

De uma perspectiva sócio-histórica do conhecimento científico, a observação não é independente da forma como o observador vê o mundo. Esta forma de ver dos indivíduos, que não se constrói meramente na consciência, mas que apresenta muitos reflexos inconscientes, sofre profunda influência do ambiente em ele vive. Podemos perguntar sobre o que aconteceria com nossos dados se olhados por um outro observador ou a partir de um outro paradigma. Será que os resultados aqui obtidos seriam os mesmos?

Apesar destes questionamentos, as hipóteses filogenéticas aqui apresentadas são consistentes, plausíveis, baseadas em um bom conjunto de dados e alicerçadas no postulado mais aceito atualmente.

BIBLIOGRAFIA

- Ackery PR. 1987.** The Danaid genus *Tellervo* (Lepidoptera, Nymphalidae) - a cladistic approach. *Zoological Journal of the Linnean Society* **89**: 203-274.
- Ackery PR, Vane-Wright RJ. 1984.** *Milkweed butterflies: their cladistics and biology*. London: British Museum (Natural History).
- Barton NH. 1996.** Natural selection and random genetic drift as causes of evolution on islands. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* **351**: 785-795.
- Brooks DR, McLennan DA. 1991.** *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology*. Chicago (IL): University Chicago Press.
- Brower AVZ, DeSalle R, Vogler A. 1996.** Gene trees, species trees, and systematics: a cladistic perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 423-450.
- Brower LB, Ivie MA, Fink LS, Watts JR, Moranz RA. 1992.** Life story of *Anetia briarea* and its bearing on the evolutionary relationships of the Danainae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Tropical Lepidoptera* **3**: 64-73.
- Brown KS, Jr. 1977.** Centros de evolução, refúgios quaternários e conservação de patrimônios genéticos na região neotropical: padrões de diferenciação em Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Acta Amazonica* **7**: 75-137.
- Brown KS, Jr. 1979.** *Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais*. Campinas, São Paulo, Brasil: Universidade Estadual de Campinas.

- Brown KS, Jr. 1982.** Paleoecology and regional patterns of evolution in neotropical forest butterflies. In: Prance GT, ed. *Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press, 255-308.
- Brown KS, Jr. 1985.** Chemical ecology of dehydropyrrolizidine alkaloids in adult Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revista Brasileira de Biologia* **44**: 435-460.
- Brown KS, Jr. 1987a.** Chemistry at the Solanaceae/Ithomiinae interface. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74**: 359-397.
- Brown KS, Jr. 1987b.** Biogeography and evolution of neotropical butterflies. In: Whitmore TC, Prance GT, eds. *Biogeography and quaternary history in Tropical America*. Oxford: Clarendon Press, 66-105.
- Brown KS, Jr., Freitas AVL. 1994.** Juvenile stages of Ithomiinae: overview and systematics (Lepidoptera: Nymphalidae). *Tropical Lepidoptera* **5**: 9-20.
- Brown KS, Jr., Mielke OHH. 1967.** Lepidoptera of the central Brazil plateau. I. Preliminary list of Rhopalocera: Introduction, Nymphalidae, Libytheidae. *Journal of the Lepidopterists' Society* **21**: 77-106.
- Brown KS, Jr., Trigo JR, Francini RB, Morais ABB, Motta PC. 1991.** Aposematic insects on toxic host plants: coevolution, colonization and chemical emancipation. In: Price PW, Lewinsohn TM, Fernandes GW, Benson WW, eds. *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. New York: John Wiley and Sons, 375-402.
- Butlin RK, Ferris C, Gosálvez J, Hewitt GM, Ritchie, MG. 1992.** Broad-scale mapping of a hybrid zone between subspecies of a *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae). *Ecological Entomology* **17**: 359-362.

- Camin JH, Sokal RR. 1965.** A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* **19**: 311-327.
- Chapman RF. 1982.** *The insects, structure and function (3^o ed)*. Cambridge: Hodder & Stoughton.
- Chippindale PT, Wiens JJ. 1994.** Weighting, partitioning, and combining characters in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* **43**: 278-287.
- Collins MM. 1991.** Speciation: a review of concepts and studies with special reference to the Lepidoptera. *Journal Research on the Lepidoptera* **30**: 45-81.
- Costa Lima A. 1950.** *Insetos do Brasil (6^o tomo, 2^a parte)*. Rio de Janeiro: Escola Nacional de Agronomia.
- D'Almeida RF. 1978.** *Catálogo dos Ithomiidae Americanos (Lepidoptera)*. Curitiba, Paraná: Universidade Federal do Paraná/CNPq.
- Day WHE, Johnson DS, Sankoff D. 1986.** The computational complexity of inferring rooted phylogenies by parsimony. *Mathematical Biosciences* **81**: 33-42.
- de Queiroz A, Donoghue MJ, Kim J. 1995.** Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* **26**: 657-681.
- DeVries PJ, Kitching IJ, Vane-Wright RI. 1985.** The systematic position of *Antirrhea* and *Caerois* with comments on the classification of the Nymphalidae (Lepidoptera). *Systematic Entomology* **10**: 11-32.
- Downey JC, Allyn AC. 1984.** Chaetotaxy of the first instar larva of *Hemiargus ceraunus antibubastus* (Hbn.) (Lycaenidae). *Bulletin of the Allyn Museum* **90**: 1-4.

- Drummond BA. 1976.** Comparative ecology and mimetic relationships of ithomiine butterflies in eastern Ecuador. Ph. D. Thesis, University of Florida.
- Drummond BA. 1986.** Coevolution of ithomiinae butterflies and solanaceous plants. In: D'Arcy WG, ed. *Solanaceae, biology and systematics*. New York: Columbia Univ. Press, 307-327.
- Drummond BA, Brown KS Jr. 1987.** Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae): summary of known larval food plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74**: 341-358.
- Ehrlich PR. 1958.** The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepid.: Papilionoidea). *University of Kansas Science Bulletin* **39**: 305-370.
- Emmel TC, Kilduff TS, McFarland N. 1974.** The chromosomes of a long-isolated monotypic butterfly genus: *Tellervo zoilus* (Nymphalidae: Ithomiinae) in Australia. *Journal of Entomology* **49**: 43-46.
- Endler JA. 1977.** *Geographic variation, speciation and clines*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Farris JS. 1970.** Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* **19**: 83-92.
- Farris JS. 1988.** *Hennig 86, version 1.5*, publicado pelo autor.
- Felsenstein J. 1978.** The number of evolutionary trees. *Systematic Zoology* **27**: 27-33.
- Fleming H. 1960.** The first instar larvae of the Heliconiinae (butterflies) of Trinidad, W. I. *Zoologica* **45**: 91-110.
- Fox RM. 1940.** A generic review of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Transactions of the American Entomological Society* **66**: 161-207.

- Fox RM. 1949.** The evolution and systematics of the Ithomiidae (Lepidoptera). *University of Pittsburgh Bulletin* **45**: 1-12.
- Fox RM. 1956.** A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part I. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **111**: 1-76.
- Fox RM. 1960.** A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part II. The tribe Melinaeini Clark. *Transactions of the American Entomological Society* **86**: 109-171.
- Fox RM. 1961.** A check-list of the Ithomiidae, I. Tribes Tithoreini and Melinaeini. *Journal of the Lepidopterists' Society* **15**: 25-33.
- Fox RM. 1965.** Additional notes on *Melinaea* Hubner (Lepidoptera: Ithomiidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London, B* **34**: 77-82.
- Fox RM. 1967.** A monograph of Ithomiidae (Lepidoptera). Part III. The tribe Mechanitini Fox. *Memoirs of the American Entomological Society* **22**: 1-190.
- Fox RM, Real HG. 1971.** A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part IV. The tribe Napeoginini Fox. *Memoirs of the American entomological Institute* **15**: 1-368.
- Futuyma DJ. 1986.** *Evolutionary Biology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- García-Barros E. 1987.** Morphology and chaetotaxy of the first instar larvae of six species of the *Satyrus* (s.l.) series (Lepidoptera: Nymphalidae). *Systematic Entomology* **12**: 335-344.
- García-Barros E, Martín J. 1991.** Immature stages of *Hipparchia* Fabricius and the systematics of the 'Satyrus series' (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Systematic Entomology* **16**: 407-426.

- Gilbert LE, Ehrlich PR. 1970.** The affinities of the Ithomiinae and Satyrinae (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterist's Society* **4**: 297-300.
- Gould SJ. 1982.** Darwinism and the expansion of evolutionary theory. *Science* **216**:380-387.
- Gullan PJ, Cranston PS. 1994.** *The insects: an outline of entomology*. London: Chapman & Hall.
- Haber WA. 1978.** Evolutionary ecology of tropical mimetic butterflies (Lepidoptera: Ithomiinae). Ph. D. Thesis, University of Minnesota.
- Haffer J. 1969.** Speciation in Amazonian forest birds. *Science* **165**: 131-137.
- Haffer J. 1982.** General aspects of refuge theory. In: Prance GT, ed. *Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press, 6-24.
- Harrison RG, Rand DM. 1989.** Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries. In: Otte D, Endler JA, eds. *Speciation and its consequence*. Sunderland: Sinauer Associates, 111-133.
- Harvey PH. 1996.** Phylogenies for ecologists. *Journal of Animal Ecology* **65**:255-263.
- Hendy MD, Penny D. 1982.** Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. *Mathematical Biosciences* **59**: 277-290.
- Hewitt GM. 1989.** The subdivision of species by hybrid zones. In: Otte D, Endler JA, eds. *Speciation and its consequence*. Sunderland: Sinauer Associates, 85-110.
- Hillis HM. 1987.** Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 23-42.

- Hinton HE. 1946.** On the homology and nomenclature of the setae of lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* **97**: 1-37.
- Huelsenbeck JP, Bull JJ, Cunningham CW. 1996.** Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 152-158.
- Igarashi S. 1984.** The classification of the Papilionidae mainly based on the morphology of their immature stages. *Tyô to Ga* **34**: 41-96.
- Johnson JW. 1984.** The immature stages of six California *Catocala* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **23**: 303-327.
- Kitching IJ. 1984.** The use of larval chaetotaxy in butterfly systematics, with special reference to the Danaini (Lepidoptera: Nymphalidae). *Systematic Entomology* **9**: 49-61.
- Kitching IJ. 1985.** Early stages and the classification of the milkweed butterflies (Lepidoptera: Danainae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **85**: 1-97.
- Kluge AG, Farris JS. 1969.** Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* **18**: 1-32.
- Kristensen NP. 1984.** The larval head of *Agathiphaga* (Lepidoptera, Agathiphagidae) and the lepidopteran ground plan. *Systematic Entomology* **9**: 63-81.
- Lamas G. 1973.** Taxonomia e evolução dos gêneros *Ituna* Doubleday (Danainae) e *Paititia*, gen. nov., *Thyridia* Hubner e *Methona* Doubleday (Ithomiinae) (Lepidoptera, Nymphalidae). Tese de Doutorado em Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil.

- Lamas G. 1979.** *Paititia neglecta*, gen. n., sp. n. from Peru (Nymphalidae, Ithomiinae). *Journal of the Lepidopterists' Society* **33**: 1-5.
- Leonard JG, Grehan JR, Parker BL. 1992.** First instar description of *Korscheltellus gracilis* (Grote) and *Sthenopsis auratus* (Grote) (Lepidoptera: Hepialidae) with a consideration of cladistic relationships between setae. *Journal of the New York Entomological Society* **100**: 594-614.
- Littlewood DTJ, Smith AB. 1995.** A combined morphological and molecular phylogeny for sea urchins (Echinoidea: Echinodermata). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* **347**: 213-234.
- Maddison WP, Donoghue MJ, Maddison DR. 1984.** Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* **33**: 83-103.
- Maddison WP, Maddison DR. 1992.** *MacClade: analysis of phylogeny and character evolution, version 3.0*. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Associates.
- Mayr E. 1963.** *Animal species and evolution*. Cambridge: Harvard University Press.
- Mayr E. 1988.** *Toward a new philosophy of Biology*. Cambridge: Harvard University Press.
- Mielke OHH, Brown KS Jr. 1979.** *Suplemento ao "Catálogo dos Ithomiidae Americanos de Romualdo Ferreira D'Almeida (Lepidoptera)" (Nymphalidae: Ithomiinae)*. Curitiba, Paraná: Universidade Federal do Paraná/CNPq.
- Miller JS. 1996.** Phylogeny of the neotropical moth tribe Josiini (Notodontidae: Dioptriinae): a hidden case of Müllerian mimicry. *Zoological Journal of the Linnean Society* **118**: 1-45.

- Motta PC. 1989.** Análise filogenética de Ithomiinae (Lepidoptera, Nymphalidae) com base nos ovos: relação com plantas hospedeiras. Tese de Mestrado em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil.
- Muyshondt A, Muyshondt A Jr., Muyshondt P. 1976.** Notas sobre la biologia de lepidopteros de El Salvador I. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterologia* **2**: 77-90.
- Nakanishi A. 1988.** Study of the first instar larvae of the subfamily Nymphalinae (Lepidoptera, Nymphalidae). *Special Bulletin of Lepidopterological Society of Japan* **6**: 83-99.
- Omland KE. 1997.** Correlated rates of molecular and morphological evolution. *Evolution* **51**: 1381-1393.
- Orr MR. 1996.** Life-history adaptation and reproductive isolation in a grasshopper hybrid zone. *Evolution* **50**: 704-716.
- Otero LS. 1986.** *Borboletas, livro do naturalista*. Rio de Janeiro: Fundação de Assistência ao Estudante (FAE), Ministério da Educação.
- Patterson C, Willians DM, Humphries CJ. 1993.** Congruence between molecular and morphological phylogenies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**: 153-188.
- Peterson A. 1962.** *Larvae of insects. I. Lepidoptera and plant infesting Hymenoptera*. Columbus, Ohio: Edwards Brothers.
- Platnick NI. 1987.** An empirical comparison of microcomputer parsimony programs. *Cladistics* **3**: 121-144.

- Prance GT. 1982.** Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: Prance GT, ed. *Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press, 137-158.
- Prance GT. 1987.** Biogeography of neotropical plants. In: Whitmore TC, Prance GT, eds. *Biogeography and quaternary history in Tropical America*. Oxford: Clarendon Press, 46-65.
- Prance GT. 1996.** Islands in Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* **351**: 823-833.
- Purvis A, Quicke DLJ. 1997.** Building phylogenies: are the big easy? *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 49-50.
- Ramos FA. 1992.** Diversidade de borboletas (Rhopalocera) em uma área da Amazônia Oriental (Açailândia - MA). Tese de Mestrado em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasil.
- Rohde K. 1996.** Robust phylogenies and adaptive radiations: a critical examination of methods used to identify key innovations. *The American Naturalist* **148**: 481-500.
- Rohlf FJ. 1988.** *NTSYS-pc, Numerical taxonomy and multivariate analysis system*. New York: Exeter Publishing.
- Scoble MJ. 1996.** In search of butterfly origins: morphology and molecules. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 274-275.
- Scoble MJ, Scholtz CH. 1984.** A new, gall-feeding moth (Lyonetiidae: Bucculatricinae) from South Africa with comments on larval habits and phylogenetic relationships. *Systematic Entomology* **9**: 83-94.

- Scott JA. 1985.** The phylogeny of butterflies (Papilionoidea e Hesperioidea). *Journal of Research on the Lepidoptera* **23**: 241-281.
- Snodgrass RE. 1935.** *Principles of insect morphology*. New York: McGraw-Hill.
- Speidel W, Fänger H, Naumann CM. 1996.** The phylogeny of the Noctuidae (Lepidoptera). *Systematic Entomology* **21**: 219-251.
- Stehr FW. 1987.** Order Lepidoptera. In: Stehr FW, ed. *Immature insects*. Iowa: Kendall/Hunt, 288-305.
- Stevens PF. 1992.** Species: historical perspectives. In: Keller EF, Lloyd EA, eds. *Keywords in evolutionary biology*. Cambridge: Harvard University Press, 302-311.
- Swofford DL. 1985.** *PAUP, Phylogenetic Analysis Using Parsimony version 2.4*. Publicado pelo autor.
- Swofford DL, Maddison WP. 1987.** Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathematical Biosciences* **87**: 199-229.
- Thorpe RS, Malhotra A. 1996.** Molecular and morphological evolution within small islands. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* **351**: 815-822.
- Turner JRG. 1982.** How do refuges produce biological diversity? Allopatry and parapatry, extinction and gene flow in mimetic butterflies. In: Prance GT, ed. *Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press, 309-335.
- Turner JRG, Mallet JLB. 1996.** Did forest islands drive the diversity of warmingly coloured butterflies? Biotic drift and the shifting balance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* **351**: 835-845.

- Watrous LE, Wheeler QD. 1981.** The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* **30**: 1-11.
- Wiens JJ, Reeder TW. 1995.** Combining data sets with different numbers of taxa for phylogenetic analysis. *Systematic Biology* **44**: 548-558.
- Wiley EO. 1981.** *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, Wiley.
- Young AM. 1978.** The biology of the butterfly *Aeria eurimedea agna* (Nymphalidae: Ithomiinae: Oleriini) in Costa Rica. *Journal of the Kansas Entomological Society* **51**: 1-10.

2. CABEÇA - T=277 IC=.245 N=8

```

***** 1 Tel_zoi
*
*
* ***** 2 Tit_har
*
* * ***** 3 Aer_ole
* * *****
* * ***** 4 Aer_ela
* *
* ***** 5 Met_the
* * * *****
* * * ***** 15 Ole_aqu
* * *
* * * ***** 7 Mel_men
* * *
* * ***** * ***** 10 Thy_psi
* * * *****
* * * * *****
***** * * * * ***** 20 Cal_len
* * * * *****
* * ***** 11 Sca_kar
* *****
* * * * ***** 12 Mec_lys
* * * * *****
* * * * ***** 13 Mec_pol
* * *
* * ***** 8 Mel_lud
* *
* * ***** 14 Pai_neg
* * *
* * * ***** 17 Hyp_nin
* * *
* * * * ***** 21 Tal_lon
* * *****
* * * ***** 24 Cer_tut
* *
* * ***** 18 Hyp_euc
*****
*
* ***** 6 Pla_eur
*
* * *****
* * ***** 19 Mir_cim
*
* * *****
* * * ***** 22 Hya_pas
* *****
* * ***** 23 Dir_der
*
* * ***** 25 Pri_hym
*
* *****
* * * ***** 16 Epi_eup
* * *
* * * ***** 26 Pte_eur
* * *
* * * * ***** 27 Pse_gen
* * *****
***** * ***** 28 Pse_qua
*
*
* ***** 29 Gre_and
*
* ***** 30 Het_edo
*
***** 9 Ath_cle

```


8. LABRO + MANDÍBULA T=110 IC=.30 N=635

[illegible]

9. CORPO + LABRO T=238 IC=.273 N=20

	*****	Tel_zoi
*		
*	*****	Tit_har
*	*	
*	* *****	Aer_ole
*	*****	
*	* *****	Aer_el
*	*	
*	* *****	Met_the
*	*****	
*	* *****	Thy_psi
*	*	
*	* *****	Pla_eur
*	*****	
*	* *	Pse_gen
*****	* *****	
*	*	Pse_qua
*	*	
*	* *****	Mel_men
*	* *****	
*	*****	Mel_lud
*	* *	
*	* *****	Pai_neg
*	*	
*	*****	Ath_cle
*	*	
*	*****	Sca_kar
*	*	
*	* *****	Mec_ly
*	*****	
*****	* *****	Mec_pol
	*	
	*****	Ole_aqu
	*	
	* *****	Epi_eup
	* *****	
	*****	Hyp_nin
	*	
	* *****	Pte_eur
	*	
	*****	Hyp_euc
	*	
	*****	Mir_cim
	*	
	* *****	Cal_len
	* *****	
	* *	Hya_pas

	* *****	Dir_der
	*	
	* *****	Cer_tut
	*	
	* *****	Tal_lon
	*	
	*****	Gre_and
	*	
	* *****	Het_ed
	*	
	*****	Pri_hym

11. CABEÇA + LABRO + MANDÍBULA T=414 IC=.244 N=33

[illegible]

12. CABEÇA + LABRO + CORPO T=553 IC=.241 N= 86

```

***** Tel_zoi
*
*
* ***** Tit_har
* *****
* * ***** Aer_ole
* * *****
* * ***** Aer_ela
* * *****
* * ***** Met_the
***** * *****
* * ***** Thy_psi
* * * *
* * * ***** Sca_kar
* * * *****
* * * ***** Pla_eur
* * * * * *****
* * * * * ***** Pse_gen
* * ***** *****
***** * * ***** Pse_qua
* * *
* * ***** Pte_eur
* *
* * ***** Mel_men
* * *****
* ***** ***** Mel_lud
* * *
* * ***** Pai_neg
* *
* ***** Ath_cle
* *
* * ***** Mec_lys
* *****
* * ***** Mec_pol
*****
* ***** Ole_aqu
* *****
***** ***** Hyp_nin
* *
* ***** Hyp_euc
*
* ***** Epi_eup
*****
* * ***** Cal_len
* *****
* * ***** Hya_pas
* *****
* ***** Dir_der
*
***** Mir_cim
*
* ***** Tal_lon
*****
* ***** Cer_tut
*
***** Pri_hym
*
* ***** Gre_and
*****
***** Het_ede

```


ANEXO 2. Padrões das larvas de *Methona themisto* de Uberlândia (MG). Nro (código de identificação do indivíduo), o estágio e a lista dos estados dos caracteres 1 a 9.

Nro	Est	Caract
393	5	022001001
394	5	102224004
395	5	012101002
396	5	012101002
397	3	0220000??
397	4	0220000??
397	5	0220000??
398	1	122024024
399	2	020003023
399	3	120004001
399	5	122114002
400	3	101014001
400	5	112124002
401	5	022000002
402	4	122134002
402	5	122334002
403	5	022001001
404	2	020001001
404	5	022000002
404	3	022010002
407	4	122124002
407	5	122334002
408	4	122014001
411	4	122014002
411	5	122014002
411	3	122014034
411	1	122024024
411	2	122024034
412	2	022001004
412	1	122024024
413	1	111?0?024
414a	2	020003023
414b	2	020003023
414b	4	022000002
414b	3	022300023
414b	1	101?0?024
423	1	002003024
429	3	002000002
429	4	002001003
429	2	002004002
429	5	022002002
430	5	022300102
430	4	022300103
431	5	022202102

Nro	Est	Caract
432	5	022200102
433	5	022400102
435	2	120004000
435	3	120004000
435	5	120004000
435	4	120004000
435	1	120004010
436	2	022000001
436	1	022004002
438	1	120004043
438	2	122014003
438	3	122024004
439	3	012004103
439	2	022100104
440	5	002200104
440	2	011010004
440	3	022000104
441	1	120004043
441	2	122014002
441	3	122024103
441	5	122024103
441	4	122024104
446	2	122124144
448	3	000000001
448	5	000000001
448	2	000001001
448	1	100004043
449	2	021003001
449	1	021004043
450	2	022000104
450	1	022004034
450	3	022004104
451	3	022000102
451	2	022100104
452	3	102014004
452	2	112014134
452	1	122014043
454	3	022003004
454	2	101014034
455	1	011104034
456	1	012004034
456	2	112014034
457	2	100004001
457	4	100004001

Nro	Est	Caract
457	1	100004021
458	2	020000003
458	1	020004043
467a	1	022004144
467b	1	101004041
467b	3	120004004
467c	3	00000?004
507	5	101004002
508	4	102024104
509	3	002000104
510	3	002000104
512	5	022100104
513	5	002100102
514	4	002100104
515	4	102024???
516	4	102024???
517	4	002100104
578	5	122224103
579	5	011000103
579	5	021000102
580	4	012000104
580	4	012000104
581	3	122024103
581	.	122024103
582	4	021000002
582	3	021001002
582	5	022000002
583	1	121014001
584	3	021000002
584	4	021000102
584	4	022100102
584	5	022200102
584	5	022200102
585	3	000000001
585	4	000000001
586	4	002200104
586	5	002200104
587	3	002000004
587	4	002000004
587	4	012000004
638	5	101024002
639	5	122434104
640	5	002300104
641	5	022100101
642	5	002300103
643	5	012000003
644	5	122024002
645	3	102024004
645	4	102024102
646	3	102014004
646	4	112014004
646	5	112024004
646	4	122014104

Nro	Est	Caract
647	4	002100003
647	5	022100002
648	3	002000003
648	5	022000002
648	4	022000003
649	3	002200002
650	3	100004002
650	4	120004002
650	5	120004002
650	5	120004002
651	4	022000102
651	5	022000102
652	3	102024102
652	5	102024102
652	5	122124004
652	5	122124104
653	5	110004002
654	5	122324104
654	5	122424102
654	4	122434103
655	4	002000002
655	5	022100003
655	4	022200004
656	3	002000002
656	5	012000003
656	4	012000004
656	5	022000002
656	5	022000002
657	5	011000002
658	4	002100002
658	5	012100002
658	5	022100002
659	4	112024003
659	4	122024002
659	5	122024002
659	4	122024102
660	5	122024002
660	5	122024002
660	4	122134003
661	2	1220
661	3	122024102
661	5	122024102
661	2	122024134
661	5	122034002
661	1	122124124
662	5	002123002
662	3	102014001
662	2	102014004
662	1	102014034
662	5	102024001

ANEXO 3. Descrições das larvas, com o código da cidade e o estágio.

Códigos das localidades: BSB (Brasília), FOR (Formosa), UDI (Uberlândia), GOI (Goiânia), ANA (Anápolis), VAZ (Vazante), UBE (Uberaba), IPA (Ipameri), URU (Urutaí), PRR (Pires do Rio), ORI (Orizona), VIA (Vianópolis), JPA (João Pessoa), COC (Cocalzinho de Goiás), EDI (Edilândia), PIR (Pirenópolis), GER (Geranópolis), SFG (São Francisco de Goiás), JAR (Jaraguá).

BSB 5 122324003	BSB 3 122124103	BSB 3 122124002	UDI 3 002000004
BSB 2 122024002	BSB 5 122224002	BSB 4 122124002	UDI 4 002000004
BSB 2 122124103	BSB 3 122324102	BSB 3 122124002	UDI 3 002000104
BSB 3 122124003	BSB 4 122324103	BSB 3 122124002	UDI 3 002000104
BSB 3 122134004	BSB 3 122124002	BSB 3 122124002	UDI 4 002001003
BSB 3 122224002	BSB 5 122324002	BSB 4 122124002	UDI 1 002003024
BSB 4 122224002	BSB 3 122124102	BSB 4 122124002	UDI 2 002004002
BSB 2 122124034	BSB 4 122324002	BSB 4 122124002	UDI 4 002100002
BSB 4 122234003	BSB 4 122124002	BSB 5 122124002	UDI 4 002100003
BSB 4 122124103	BSB 4 122324002	BSB 4 122124002	UDI 5 002100102
BSB 3 122124103	BSB 5 122124002	BSB 4 122124002	UDI 4 002100104
BSB 4 122434102	BSB 1 122324002	BSB 5 122124002	UDI 4 002100104
BSB 2 122224103	BSB 4 122324102	BSB 5 122334003	UDI 5 002123002
BSB 4 122224002	BSB 4 122124134	BSB 5 123334002	UDI 3 002200002
BSB 4 122224002	BSB 4 122324102	BSB 5 123334002	UDI 5 002200104
BSB 2 122224003	BSB 5 122324002	BSB 5 123334002	UDI 4 002200104
BSB 2 122324003	BSB 3 122124102		UDI 5 002200104
BSB 1 122024134	BSB 5 122224102	FOR 3 122224003	UDI 5 002300103
BSB 2 122124002	BSB 2 122124134	FOR 3 122224003	UDI 5 002300104
BSB 1 122024134	BSB 5 122324004	FOR 3 122224004	UDI 5 011000002
BSB 2 122124102	BSB 4 122224002	FOR 4 123334003	UDI 5 011000103
BSB 1 122024032	BSB 3 122224002	FOR 4 123334003	UDI 2 011010004
BSB 2 122124102	BSB 3 122124002	FOR 4 123334003	UDI 1 011104034
BSB 1 122124132	BSB 5 122324002	FOR 4 122234003	UDI 5 012000003
BSB 1 122124134	BSB 4 122224102	FOR 4 122324004	UDI 5 012000003
BSB 3 122024032	BSB 4 122324002	FOR 5 123234001	UDI 4 012000004
BSB 4 122124004	BSB 5 122324002	FOR 5 123434002	UDI 4 012000004
BSB 3 122324102	BSB 5 122224103	FOR 5 113334004	UDI 4 012000104
BSB 3 122334002	BSB 5 122324002	FOR 5 123434003	UDI 4 012000104
BSB 5 122324002	BSB 5 122224002	FOR 5 102224001	UDI 1 012004034
BSB 3 122124133	BSB 5 122224002	FOR 5 123334003	UDI 3 012004103
BSB 2 122024034	BSB 5 122324002	FOR 5 123334003	UDI 5 012100002
BSB 2 122124134	BSB 5 122324002	FOR 5 122334003	UDI 5 012101002
BSB 2 122124032	BSB 5 122324002	FOR 5 122324003	UDI 5 012101002
BSB 2 122124134	BSB 5 122324002	FOR 5 123324003	UDI 2 020000003
BSB 2 122224102	BSB 5 122324003	FOR 5 122324003	UDI 2 020001001
BSB 3 122224109	BSB 1 122124024		UDI 2 020003023
BSB 3 122324001	BSB 5 122224001	UDI 3 000009004	UDI 2 020003023
BSB 3 122224999	BSB 1 122124113	UDI 3 000000001	UDI 2 020003023
BSB 5 122324002	BSB 2 122124032	UDI 5 000000001	UDI 1 020004043
BSB 3 122224102	BSB 1 122124031	UDI 3 000000001	UDI 4 021000002
BSB 5 122324002	BSB 1 122124123	UDI 4 000000001	UDI 3 021000002
BSB 5 122324002	BSB 2 122124002	UDI 2 000001001	UDI 5 021000102
BSB 3 122224004	BSB 3 122224002	UDI 3 002000002	UDI 4 021000102
BSB 5 122324002	BSB 2 122124131	UDI 4 002000002	UDI 3 021001002
BSB 5 122324002	BSB 2 122124132	UDI 3 002000002	UDI 2 021003001
BSB 3 122124003	BSB 2 122124142	UDI 3 002000003	UDI 1 021004043

UDI 3 022000099	UDI 2 102014004	UDI 5 122034002	GOI 5 112224003
UDI 4 022000099	UDI 1 102014034	UDI 5 122114002	GOI 5 112224003
UDI 5 022000099	UDI 4 102024999	UDI 4 122124002	GOI 3 112224003
UDI 2 022000001	UDI 4 102024999	UDI 5 122124004	GOI 4 112224004
UDI 5 022000002	UDI 5 102024001	UDI 5 122124104	GOI 4 112224102
UDI 5 022000002	UDI 3 102024004	UDI 1 122124124	GOI 5 112224103
UDI 4 022000002	UDI 4 102024102	UDI 2 122124144	GOI 5 112224103
UDI 5 022000002	UDI 3 102024102	UDI 4 122134002	GOI 5 112324103
UDI 5 022000002	UDI 5 102024102	UDI 4 122134003	GOI 5 113324003
UDI 5 022000002	UDI 4 102024104	UDI 5 122224103	GOI 3 122094102
UDI 5 022000002	UDI 5 102224004	UDI 5 122324104	GOI 5 122024003
UDI 4 022000003	UDI 5 110004002	UDI 5 122334002	GOI 2 122024003
UDI 3 022000102	UDI 1 111909024	UDI 5 122334002	GOI 1 122024014
UDI 4 022000102	UDI 4 112014004	UDI 5 122424102	GOI 1 122024023
UDI 5 022000102	UDI 2 112014034	UDI 4 122434103	GOI 1 122024023
UDI 3 022000104	UDI 2 112014134	UDI 5 122434104	GOI 4 122024024
UDI 2 022000104	UDI 4 112024003		GOI 1 122024024
UDI 5 022001001	UDI 5 112024004	GOI 4 022101002	GOI 1 122024024
UDI 5 022001001	UDI 5 112124002	GOI 4 022211002	GOI 2 122024033
UDI 2 022001004	UDI 2 120004000	GOI 4 022211002	GOI 2 122024033
UDI 5 022002002	UDI 3 120004000	GOI 5 022300002	GOI 1 122024034
UDI 3 022003004	UDI 5 120004000	GOI 5 022300002	GOI 1 122024034
UDI 1 022004002	UDI 4 120004000	GOI 5 192224003	GOI 1 122024034
UDI 1 022004034	UDI 3 120004001	GOI 3 102124902	GOI 1 122024034
UDI 3 022004104	UDI 4 120004002	GOI 3 102124002	GOI 5 122024102
UDI 1 022004144	UDI 5 120004002	GOI 4 102124002	GOI 2 122024104
UDI 3 022010002	UDI 5 120004002	GOI 3 102124003	GOI 1 122024134
UDI 5 022100002	UDI 3 120004004	GOI 3 102124003	GOI 3 122124002
UDI 5 022100002	UDI 1 120004010	GOI 2 102124003	GOI 4 122124002
UDI 5 022100003	UDI 1 120004043	GOI 5 102124103	GOI 3 122124002
UDI 5 022100101	UDI 1 120004043	GOI 3 102124103	GOI 5 122124002
UDI 4 022100102	UDI 1 121014001	GOI 2 102124104	GOI 4 122124002
UDI 2 022100104	UDI 4 122014001	GOI 3 102124104	GOI 3 122124002
UDI 2 022100104	UDI 4 122014002	GOI 5 102224003	GOI 2 122124003
UDI 5 022100104	UDI 5 122014002	GOI 5 102224003	GOI 3 122124003
UDI 4 022200004	UDI 2 122014002	GOI 4 102224003	GOI 4 122124003
UDI 5 022200102	UDI 2 122014003	GOI 4 102224003	GOI 4 122124003
UDI 5 022200102	UDI 3 122014034	GOI 4 102224102	GOI 4 122124003
UDI 5 022200102	UDI 1 122014043	GOI 5 102224103	GOI 5 122124003
UDI 5 022202102	UDI 4 122014104	GOI 5 102224103	GOI 5 122124003
UDI 3 022300023	UDI 5 122024002	GOI 3 102224103	GOI 4 122124003
UDI 5 022300102	UDI 4 122024002	GOI 4 102224103	GOI 3 122124003
UDI 4 022300103	UDI 5 122024002	GOI 4 102224103	GOI 5 122124003
UDI 5 022400102	UDI 5 122024002	GOI 4 102224103	GOI 2 122124003
UDI 2 100004001	UDI 5 122024002	GOI 5 102224103	GOI 3 122124003
UDI 4 100004001	UDI 3 122024004	GOI 4 102224104	GOI 2 122124003
UDI 3 100004002	UDI 1 122024024	GOI 5 102224104	GOI 5 122124003
UDI 1 100004021	UDI 1 122024024	GOI 4 102224104	GOI 3 122124003
UDI 1 100004043	UDI 1 122024024	GOI 5 102324003	GOI 4 122124023
UDI 1 101909024	UDI 2 122024034	GOI 4 102324103	GOI 2 122124033
UDI 5 101004002	UDI 4 122024102	GOI 4 112124002	GOI 2 122124103
UDI 1 101004041	UDI 3 122024102	GOI 4 112124002	GOI 3 122124103
UDI 3 101014001	UDI 5 122024102	GOI 3 112124003	GOI 2 122124103
UDI 2 101014034	UDI 3 122024103	GOI 1 112124034	GOI 5 122224902
UDI 5 101024002	UDI 5 122024103	GOI 3 112124104	GOI 3 122224002
UDI 3 102014001	UDI 3 122024103	GOI 1 112124134	GOI 3 122224002
UDI 3 102014004	UDI 4 122024104	GOI 5 112224003	GOI 3 122224002
UDI 3 102014004	UDI 2 122024134	GOI 4 112224003	GOI 4 122224002

GOI 5 1222240 O2	ANA 1 122024033	ANA 5 122324002	UBE 4 000000000
GOI 5 1222240 O2	ANA 2 122024033	ANA 5 122324002	UBE 4 000000000
GOI 4 1222240 O2	ANA 1 122024034	ANA 5 122324002	UBE 4 000000000
GOI 3 1222240 O2	ANA 2 122024034	ANA 4 122324002	UBE 4 000000000
GOI 4 1222240 O2	ANA 2 122024034	ANA 5 122324002	UBE 4 000000000
GOI 5 1222240 O2	ANA 2 122024103	ANA 5 122324002	UBE 4 000000000
GOI 4 1222240 O2	ANA 4 122124002	ANA 5 122324002	UBE 4 000000000
GOI 4 1222240 O2	ANA 4 122124002	ANA 4 122324002	UBE 5 000000000
GOI 4 1222240 O2	ANA 2 122124002	ANA 5 122324002	UBE 5 000000000
GOI 4 1222240 O2	ANA 3 122124002	ANA 5 122324002	UBE 5 000000000
GOI 4 1222240 O2	ANA 3 122124003	ANA 5 122324003	UBE 5 000000000
GOI 5 1222240 O3	ANA 4 122124003	ANA 5 122324003	UBE 5 000000000
GOI 5 1222240 O3	ANA 2 122124003	ANA 5 122324003	UBE 5 000000000
GOI 5 1222240 O3	ANA 2 122124004	ANA 4 122324003	UBE 5 000000000
GOI 5 1222240 O3	ANA 2 122124004	ANA 5 122324003	UBE 5 000000000
GOI 4 1222240 O3	ANA 2 122124004	ANA 5 122324003	UBE 5 000000000
GOI 5 1222240 O3	ANA 2 122124004	ANA 5 122324003	
GOI 5 1222240 O3	ANA 2 122124004	ANA 3 122324003	IPA 5 102024002
GOI 4 1222240 O3	ANA 2 122124004	ANA 5 122324102	IPA 5 102024002
GOI 5 1222240 O3	ANA 4 122124102	ANA 5 122324102	IPA 5 102024002
GOI 5 1222240 O3	ANA 3 122124102	ANA 5 122324104	IPA 3 102024002
GOI 5 1222240 O3	ANA 3 122124103		IPA 3 102024002
GOI 3 1222240 O3	ANA 2 122124103	VAZ 5 000000001	IPA 4 102024002
GOI 3 1222240 O3	ANA 4 122224002	VAZ 4 000000002	IPA 5 102124002
GOI 4 1222241 O2	ANA 4 122224002	VAZ 3 000000003	IPA 4 102124002
GOI 4 1222241 O2	ANA 4 122224002	VAZ 3 002000003	IPA 4 102124002
GOI 5 1222241 O3	ANA 5 122224002	VAZ 3 002200002	IPA 4 102124002
GOI 5 1222241 O3	ANA 5 122224002	VAZ 4 002200002	IPA 4 102124002
GOI 4 1222340 O3	ANA 4 122224002	VAZ 1 020004022	IPA 4 102324002
GOI 4 1223240 O2	ANA 5 122224002	VAZ 3 021000002	IPA 4 102324002
GOI 5 1223240 O2	ANA 5 122224002	VAZ 3 022000002	IPA 4 102324002
GOI 5 1223240 O2	ANA 5 122224002	VAZ 4 022000002	IPA 4 102324002
GOI 5 1223240 O2	ANA 5 122224003	VAZ 4 022000102	IPA 4 102324002
GOI 5 1223240 O2	ANA 4 122224003	VAZ 2 022100002	IPA 3 102224002
GOI 4 1223240 O2	ANA 5 122224003	VAZ 3 100004002	IPA 4 102224002
GOI 4 1223240 O2	ANA 3 122224003	VAZ 1 100004004	IPA 5 102224002
GOI 5 1223240 O2	ANA 4 122224003	VAZ 5 101114002	IPA 5 120004002
GOI 5 1223240 O3	ANA 5 122224003	VAZ 5 101114002	IPA 5 120004002
GOI 5 1223240 O3	ANA 4 122224003	VAZ 5 102014002	IPA 4 112324002
GOI 4 1223240 O3	ANA 3 122224003	VAZ 4 112014002	IPA 4 112324002
GOI 5 1223240 O3	ANA 4 122224003	VAZ 4 121004001	IPA 4 112324002
GOI 4 1223240 O3	ANA 3 122224003	VAZ 3 121014002	IPA 5 112324002
GOI 5 1223240 O4	ANA 4 122224003	VAZ 4 121114002	IPA 5 112324002
GOI 5 1223240 O4	ANA 3 122224003	VAZ 3 122014002	IPA 5 112324002
GOI 5 1223240 O4	ANA 5 122224003		IPA 5 112324002
GOI 5 1223340 O2	ANA 4 122224003	UBE 1 000000000	IPA 4 112024002
GOI 5 1223340 O3	ANA 4 122224003	UBE 1 000000000	IPA 3 112024002
GOI 5 1223340 O4	ANA 5 122224004	UBE 1 000000000	IPA 5 112024002
GOI 5 1223340 O4	ANA 5 122224102	UBE 3 000000000	IPA 5 122324002
	ANA 4 122224103	UBE 3 000000000	IPA 5 122324002
ANA 5 1923240 O3	ANA 5 122224103	UBE 3 000000000	IPA 5 122324002
ANA 5 1022241 O3	ANA 5 122224103	UBE 3 000000000	IPA 5 122024002
ANA 5 1123240 O3	ANA 5 122224103	UBE 3 000000000	IPA 5 122024002
ANA 1 122094024	ANA 5 122224103	UBE 3 000000000	IPA 4 122024002
ANA 3 1220240 O3	ANA 4 122224103	UBE 3 000000000	IPA 4 122024002
ANA 1 122024023	ANA 4 122224103	UBE 3 000000000	IPA 4 122024002
ANA 1 122024023	ANA 5 122224104	UBE 4 000000000	IPA 5 122124002
ANA 1 122024023	ANA 5 122224104	UBE 4 000000000	IPA 5 012200102

IPA 5 012300002	ORI 4 122324002	COC 5 122334003	JAR 2 122134033
IPA 5 012100002	ORI 4 122324002	COC 5 122334003	JAR 1 122024034
IPA 5 012200002	ORI 4 122324002	COC 5 122334003	JAR 1 122024034
IPA 4 012200002	ORI 4 122324002	COC 5 122334003	JAR 1 122024034
IPA 4 012200002	ORI 4 122324002	COC 5 123334002	JAR 1 122024034
IPA 5 002300002	ORI 4 122324002	COC 4 122234003	JAR 1 122024034
IPA 5 002100002	ORI 4 122324002	COC 4 122234003	
IPA 4 002100002	ORI 4 122324002	COC 4 122234003	
IPA 3 002100002	ORI 4 122324002	COC 4 122334003	
IPA 4 002300002	ORI 4 122324002	COC 4 122334003	
IPA 4 022000002	ORI 4 122324002	COC 4 122234004	
IPA 5 123124002	ORI 4 122324002	COC 3 122234004	
IPA 5 102024002	ORI 4 122324002	COC 3 122234004	
IPA 3 122224002	ORI 4 122324002	COC 3 122234004	
IPA 3 122224002	ORI 5 123324002	COC 3 122234004	
IPA 5 102324002	ORI 5 123324002	COC 3 122234004	
IPA 5 102024002	ORI 5 123324002	COC 3 122234004	
IPA 5 102024002	ORI 5 123324002	COC 3 122234004	
IPA 5 102024002	ORI 5 123324002	COC 3 122234004	
IPA 5 123324002	ORI 3 122324002	COC 1 122024033	
IPA 3 102124002	ORI 3 122324002	COC 1 122024033	
IPA 5 101224002	ORI 5 123324002	COC 1 122024033	
IPA 5 101224002	ORI 5 123324002	COC 1 122024033	
IPA 5 012000002	ORI 5 022300002		
IPA 5 101124002		EDI 5 122234103	
IPA 5 122324002	VIA 5 122324002	EDI 5 122234003	
IPA 5 102024002	VIA 3 122324002	EDI 5 122234003	
IPA 5 122324002		EDI 4 122334003	
IPA 5 122324002	JPA 1 1?0003051	EDI 3 122234003	
	JPA 2 100?0?051		
URU 5 122224002	JPA 2 10000?05?	PIR 5 122234001	
URU 5 122224002	JPA 2 100000052	PIR 5 123234001	
URU 5 122224002	JPA 2 100004052	PIR 5 123334002	
URU 5 002200002	JPA 3 110000051	PIR 5 123334002	
URU 4 002200002	JPA 3 100001051	PIR 4 123334002	
	JPA 3 100001051	PIR 3 122234002	
PRR 5 102224002	JPA 4 100142051		
PRR 3 102124002	JPA 4 101142051	GER 5 123334003	
PRR 3 122124002	JPA 4 103042051	GER 5 123334003	
	JPA 4 103141051	GER 3 122134003	
ORI 5 122324002	JPA 4 103142051	GER 3 122134003	
ORI 5 122324002	JPA 4 103142051	GER 3 122134003	
ORI 5 122324002	JPA 5 113042051		
ORI 5 122324002	JPA 5 113042051	SFG 5 122234002	
ORI 5 122324002	JPA 5 113042052	SFG 5 122234002	
ORI 5 122324002	JPA 5 103140051	SFG 3 122234003	
ORI 5 122324002	JPA 5 103142051		
ORI 5 122324002	JPA 5 103242051	JAR 5 122334002	
ORI 5 122324002	JPA 5 103242052	JAR 5 123334002	
ORI 5 122324002	JPA 5 103245051	JAR 5 122334002	
ORI 5 122324002		JAR 5 122334002	
ORI 5 122324002	COC 5 123334003	JAR 5 122334002	
ORI 5 122324002	COC 5 123334003	JAR 5 122334002	
ORI 5 122324002	COC 5 123334003	JAR 3 122234003	
ORI 5 122324002	COC 5 123334003	JAR 3 122234003	
ORI 5 122324002	COC 5 123334003	JAR 2 122134033	
ORI 4 122324002	COC 5 123334002	JAR 2 122134033	
ORI 4 122324002	COC 5 122334003	JAR 2 122134033	

ANEXO 4. Ocorrência dos caracteres nas localidades (formato "caráter.estado"), com as porcentagens da Tabela 26 transformadas em 0 (ausência: de 0 a 5%) e 1 (presença: de 6 a 95%).

	Ube	Udi	Vaz	Ipa	Ori	Goi	Ana	Bra	Coc	Pir	Jar	For	Jpa
1.0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1.1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2.0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
2.1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
2.2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
3.0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
3.1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3.2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
3.3	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1
4.0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1
4.1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1
4.2	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
4.3	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
4.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
5.0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
5.1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5.2	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
5.3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
5.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
6.0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
6.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
6.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
6.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6.4	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
6.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7.0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
7.1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
8.0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
8.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8.2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8.3	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
8.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
9.0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9.1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
9.2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
9.3	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0
9.4	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0

ANEXO 5. Viagens de coletas de *Methona themisto* (ou “A saga do mandruvá rajado”).

- 09/10/93:** Peirópolis (sítio paleontológico, perto de Uberaba), dois manacás vistoriados, não foram encontradas lagartas; em Uberaba foi vistoriada uma planta e coletada uma larva com o padrão de Campinas.
- 12/10/93:** A diferença no padrão de coloração entre Uberlândia e Uberaba provocaram a visita a cidades próximas a Uberlândia: Indianópolis, Romaria, Monte Carmelo e Estrela do Sul; todas elas com larvas com os padrões de Uberlândia.
- 13/11/93:** Araxá, larvas com o padrão de Campinas. No caminho, Santa Juliana, onde foram examinadas 4 plantas, não foram encontrados imaturos, e as pessoas nunca viram.
- 08/01/94:** Goiânia, no caminho: Aparecida de Goiás, Hidrolândia, Goiatuba, Centralina e Monte Alegre de Minas.
- 27/03/94:** Brasília, no caminho: Catalão e Cristalina.
- 18-21/02/96:** Visitas na sequência. Minas Gerais: Ituiutaba, Flor de Minas, Santa Vitória; Goiás: São Simão, Paranaiguara, Cachoeira Alta, Aparecida do Rio Doce, Naveslândia, Jataí, Rio Verde, Santo Antônio da Barra, Acreúna, Carlândia, Indiará, Posselândia, Guapó, Goiânia, Anápolis. 18 cidades visitadas, 115 plantas vistoriadas, 82 imaturos, 1962 km percorridos. Nas primeiras 15 cidades não foram encontrados vestígios (herbivoria, fezes, exúvias de pupas) e as pessoas contactadas nunca viram a lagarta. Em Guapó uma Sra. falou que lembrava da lagarta, mas que fazia anos que não via. Em Goiânia (onde já tinha sido encontrado uma exúvia de pupa na viagem anterior), nos primeiros 5 manacás vistoriados nada foi encontrado, e a partir do sexto foram encontradas dezenas de larvas. Em Anápolis também muitos imaturos.
- 09-13/02/97:** Visitas na sequência. Minas Gerais: Unaí, Paracatu, Guarda-mor, Claro de Minas, Vazante, Lagamar, Presidente Olegário, Patos de Minas, Guimarães, Patrocínio, Perdizes, Ponte Alta, Uberaba, Veríssimo, Campo Florido, Prata, Centralina, Araporã; Goiás: Itumbiara, Buriti Alegre, Água Limpa, Marzagão, Caldas Novas, Ipameri, Urutai, Pires do Rio, Orizona, Vianópolis. 29 cidades visitadas, 213 manacás vistoriados, 1.900 km percorridos. Em Paracatu uma senhora, após falar que nunca tinha visto a lagarta e que tinha as plantas há mais de 13 anos, fez a seguinte recomendação: é melhor o Sr. começar a procurar em outro tipo de planta, "troca de planta". Guarda-mor: informações

contraditórias; uma Sra. falou que conhecia a lagarta, e disse que ela era preta rajadinha com laranja e que tinha branco, mas que ela tinha desaparecido (talvez um bom nome popular para a larva de *Methona* seja: mandruvá rajado); na casa do Padre, ao lado da igreja, uma Sra. falou que nunca viu e que não dá mandruvá em manacá; não foram encontrados vestígios. Claro de Minas: Sra. falou que conhece; não foram encontrados vestígios. Vazante: foram encontradas larvas de diversos tipos diferentes, nas 6^a e 7^a vistoriadas. Demais cidades, antes de Uberaba: pessoas nunca viram, não foram encontrados vestígios. Em Patos de Minas e em Patrocínio uma pessoa em cada falou que costuma ter. Em Uberaba *Methona* é muito abundante, mas nas cidades próximas, como Ponte Alta e Veríssimo, não foram encontrados imaturos e as pessoas nunca viram. Centralina: no distrito de Centralinópolis (beira da estrada) um Sr. que tinha 3 plantas em casa e nunca tinha visto a lagarta, começou a pensar por que que lá não ocorria e levantou a seguinte hipótese: é uma região de plantação de abacaxi, com muito agrotóxico, e isto de alguma forma afetou o ciclo da borboleta. De Veríssimo até Caldas Novas: pessoas nunca viram, não vi vestígios. Em Água Limpa foi vistoriado o único manacá da cidade, segundo a dona. Ipameri: muito abundante, mais de 30 imaturos coletados no primeiro manacá vistoriado (cuja dona, uma senhora idosa, falou que era um favor a retirada dos mandruvás). Em Urutaí e Pires do Rio poucos imaturos foram encontrados; em Pires do Rio, na saída da cidade, foi visitada uma casa com muitas pupas e casquinhas (exúvias) num muro, num pequeno alambrado, formando uma fileira com dezenas, e a moradora falou que eles enfeitavam o muro. Orizona: muito abundante, foram coletados 42 imaturos nos dois manacás (adjacentes, num mesmo quintal) vistoriados.

24/02-04/03/97: João Pessoa (PB). Oito manacás vistoriados, um deles na residência de Jorge Kesselring (conhecido borboletólogo não acadêmico), que doou exemplares de *M. singularis*, *Thyridia psidii pallida* (de João Pessoa) e *Methona megisto* (de Óbidos, PA).

20-21/04/97: Nordeste de Goiás: Formosa, Povoado Bezerra, Povoado JK, Vila Boa, Povoado Santa Maria, Alvorada do Norte, Simolândia, Posse, Povoado Trombas, Cabeceiras. Dez cidades, 55 manacás vistoriados, 860 km percorridos. Do Povoado de Bezerra (Município de Formosa, provavelmente) em diante talvez não ocorra *Methona*; pois não foram encontrados imaturos e nem vestígios (fezes, exúvias de pupas) e as pessoas não conheciam nem nunca viram a lagarta. Em Bezerra e JK foi encontrado gafanhoto em manacá, verde e preto, vistoso, que quando tocado abre as asas e expõe o vermelho

delas, ficando ainda mais aposemático, e solta um líquido quando capturado. Em locais próximos de Formosa (povoado de Bezerra ou JK), duas pessoas afirmaram já ter visto as lagartas, e uma delas explicou como matava: colocava água e detergente num balde e "batia" com uma vassoura na planta.

26-27/04/97 - Oeste/Noroeste de Goiás: Edilândia, Cocalzinho de Goiás, Corumbá de Goiás, Pirenópolis, Geranópolis, São Francisco de Goiás, Jaraguá, Arturlândia, Goianésia, Barro Alto. Dez cidades, 605 Km percorridos, 76 plantas vistoriadas. Em Pirenópolis, Geranópolis e São Francisco de Goiás poucos imaturos. Em Arturlândia (povoado muito pequeno, município de Jaraguá) foram vistoriados 3 manacás (talvez os únicos do local), sem imaturos, sem vestígios, sem registro popular; no 4º manacá, numa chácara a beira da estrada na saída do povoado, a dona afirmou que nunca tinha visto lagartas, que a planta estava a dois metros da porta da sala e que morava ali a quatro anos, mas foi encontrada uma exúvia embaixo de uma caixa de luz em um poste próximo a planta; *Methona* é muito rara neste local. Goianésia: não foram encontrados imaturos, não ocorrem ou são extremamente raros. Barro Alto: apenas uma planta, sem vestígios; a dona, estranhando o interesse e principalmente o veículo com "logotipo" do Governo Federal (única viagem realizada com a Kombi do Depto. de Zoologia da UnB), perguntou se a planta era maconha.

25-29/08/97 - Norte do Brasil, cidades de São Luis (MA, 25 e 26/08) e Belém (PA, 27-29/08). São Luis, bairros: São Cristovão, Tirirical, Itapiracó (reserva do IBAMA), Cohab, Fátima, Centro, Campus UFMA, Bacanga, Anjo da Guarda, Anil, Vila Palmeira, Rio Anil, Coroadinho, Vinhais, Cohama, Turu, Olhos D'água. Foram percorridos 244 km em 19 bairros, 10 plantas vistoriadas, mais 9 mudas de floricultura (mas ao ar livre). Manacás extremamente raros, encontrados por indicação e não por encontro casual. Não foram encontrados imaturos e nem vestígios, e as pessoas nunca viram a lagarta (inclusive uma moradora que tinha a planta a mais de 5 anos). Belém, bairros: Bosque Rodrigues Alves, Embrapa (CPATU), UFPA, Parque do Museu Goeldi, Campus de Pesquisa do Museu Goeldi (onde foram visitados a coleção entomológica e o herbário), Nazaré, Jurunas, Guamá, Souza, Marambaia, Marco, Utinga e Mocambo (matas fechadas, próximas a CEASA). Total de 48 plantas vistoriadas, não foram encontrados imaturos e nem vestígios (fezes, exúvias de pupas) e as pessoas não conheciam e nem nunca viram a lagarta.