

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA



NYMPHALIDAE (LEPIDOPTERA): FILOGENIA INCLUINDO CARACTERES DE
IMATUROS, COM TESTES DE TROCA DE PLANTA HOSPEDEIRA

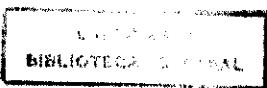
ANDRÉ VICTOR LUCCI FREITAS

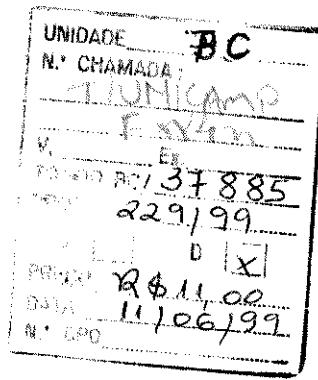
ORIENTADOR: PROF. DR. KEITH SPALDING BROWN JR.

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo (a) candidato (a)
André Victor Lucca Freitas
e aprovada pela Comissão Julgadora.
26/4/99

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas, área de Ecologia

Campinas, 1999





CM-00123995-1

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

Freitas, André Victor Lucci

F884n Nymphalidae (*Lepidoptera*): filogenia incluindo caracteres de imaturos, com testes de troca de planta hospedeira/André Victor Lucci Freitas. -- Campinas, SP:[s.n.],1999.
181f.:ilus.

Orientador: Keith Spalding Brown Jr.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

1. Insetos. 2. Borboletas. 3. Filogenia. I. Brown Jr., Keith Spalding. II. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia. III.Titulo.

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA

BANCA EXAMINADORA

TITULARES:

Prof. Dr. Keith S. Brown Jr. (orientador)



Prof. Dr. Ronaldo Bastos Francini



Prof. Dr. Thomas Lewinsohn



Prof. Dr. José Roberto Trigo



Prof. Dr. Louis Bernard Klaczko



SUPLENTES

Prof. Dr. Paulo Cesar Motta

Prof. Dr. João Vasconcellos-Neto

LOCAL E DATA: Campinas, 26 de Abril de 1999

RESUMO

Foram estudadas 95 espécies em 94 gêneros de todos os subgrupos reconhecidos da família Nymphalidae (Lepidoptera), com escolha de caracteres de todos os estágios de desenvolvimento. Os estados foram polarizados em relação a um grupo externo formado por *Libytheana* e diversos outros Papilioidea e Hesperioidae; em alguns casos outros grupos de mariposas foram usados nas comparações. No total, foram usados 134 caracteres de imaturos (15 caracteres do ovo, 21 da larva de primeiro estádio, 79 da larva de último estádio, 19 da pupa), e 100 de adultos, resultando em 234 caracteres. As árvores obtidas mostraram que os *taxa* se distribuem em seis grupos coesos, indissociáveis na maioria das análises: G1 – Libytheinae; G2 – Danainae, Tellervinae e Ithomiinae; G3 – Charaxinae, Apaturinae, Morphinae, Brassolinae, Satyrinae, Calinaginae, e Biinae; G4 – Limenitidinae, Cyrestidinae; G5 – Eurytelinae; e G6 – Heliconiinae e Nymphalinae (incluindo Coloburini). Os testes de troca de planta hospedeira se baseiam na hipótese de que uma espécie derivada seria mais propensa a aceitar uma hospedeira em uma família vegetal usada pelos ancestrais da sua linhagem de que hospedeiras usadas pelos *taxa* de linhagens mais derivadas. Trocas de planta hospedeira foram feitas com 2099 larvas, totalizando 388 testes. Os resultados mostraram que a aceitação de plantas “ancestrais” (18,1%) foi maior do que a aceitação de plantas usadas por grupos posteriores na filogenia (7,6%), corroborando a hipótese ($\chi^2 = 4,4$; $P < 0,01$; $gl = 1$). Com base nestes mesmos testes, Urticaceae-Moraceae-Ulmaceae foi considerado grupo-hospedeiro dos ancestrais de Nymphalidae, por ser o mais largamente aceito (mesmo por larvas se alimentando em plantas de outras famílias) e por ser usado por diversas espécies de todas as linhagens de Nymphalidae. Este trabalho é um dos primeiros a utilizar um grande número de caracteres dos estágios imaturos em filogenia de Lepidoptera, associados a um número similar mas menor de caracteres de adultos. Os resultados obtidos podem ser considerados como uma boa aproximação da filogenia de fitófagos, com testes de troca de plantas hospedeiras (comportamento e bioquímica) servindo como apoio a uma hipótese filogenética obtida principalmente de caracteres morfológicos.

ABSTRACT

A phylogeny was prepared using 95 species in 94 genera of all known subgroups in the family Nymphalidae (Lepidoptera). Characters were evaluated from all developmental stages. The character states were polarized in relation to an outgroup formed by *Libytheana* and several other Papilioidea and Hesperioidae; in some cases, further groups of moths were used in comparisons. In all, 134 characters of immatures (15 characters from eggs, 21 from first instar larvae, 79 from last instar larvae, 19 from pupae) were used along with 100 from adults, resulting in 234 valid characters. The trees obtained showed that all *taxa* were distributed among six constant groups, inseparable in all analyses: G1 – Libytheinae; G2 – Danainae, Tellervinae and Ithomiinae; G3 – Charaxinae, Apaturinae, Morphinae, Brassolinae, Satyrinae, Calinaginae and Biinae; G4 – Limenitidinae and Cyrestidinae; G5 – Eurytelinae; and G6 – Heliconiinae and Nymphalinae (including Coloburini). Corroborative experiments of host plant shift were based on the hypothesis that a derived species would be more likely to accept a host in a plant family used by the ancestors of its lineage, than hosts used by *taxa* belonging to more terminal lineages. Host plant shifts were done with 2099 larvae, totalling 388 tests. The results showed that acceptance of “ancestral” hosts (18.1%) was higher than the acceptance of hosts used by later groups in the phylogeny (7.6%), supporting the hypothesis ($\chi^2 = 4.4$; $P < 0.01$; $gl = 1$). Based on these tests, Urticaceae-Moraceae-Ulmaceae was considered to be the host-group of the ancestors of the Nymphalidae, since these plant families were the most accepted (even by larvae feeding on species of different families) and are used by various species in all Nymphalidae lineages. This work is one of the first to use such a large number of characters from immature stages in Lepidoptera phylogeny, associated with a similar but lesser number of characters of adults. The results obtained may be considered as a fertile approach to herbivore phylogeny, with tests of host plant shift (behavior and biochemistry) supporting a phylogenetic hypothesis derived largely from morphological characters.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Dr. Keith S. Brown Jr, pelo apoio, incentivo e amizade, e por saber me cobrar silenciosamente me desafiando a cada nova versão escrita deste e de outros trabalhos.

Ao Dr. Ronaldo Bastos Francini, primeiro orientador e colaborador, pelo incentivo, apoio e paciência ao longo dos nossos onze anos de amizade.

Ao Dr. Paulo S. Oliveira, amigo e colaborador, pelo apoio e incentivo à minha carreira e por ter me ajudado com críticas e sugestões em diversos trabalhos.

Ao Dr. Olaf H. H. Mielke, pela ajuda no estudo de adultos, permitindo a consulta da coleção da UFPR, e ajudando a conhecer melhor a sistemática de borboletas.

Aos Drs. Lee D. Miller e Jacqueline Y. Miller, pela ajuda durante minha estadia no Allyn Museum of Entomology, disponibilizando o material de adultos e larvas do acervo do Museu, e permitindo o uso do PAUP e MacClade para as análises filogenéticas.

Ao Dr. Dale Jenkins, do Allyn Museum of Entomology, pelo incentivo e ajuda nos trabalhos de biologia e filogenia de Eurytelinae. Ao Sr. Stephen K. Hall e aos Drs. L. Daniel Otero, Timothy Friedlander, George Beccaloni, Andrew Brower, William Haber e Albert. G. Orr pelo envio de fotografias e imaturos fixados de diversas espécies de Nymphalidae paleotropicais, e pelas diversas colaborações produtivas na área de morfologia e sistemática de imaturos.

Ao Dr. Donald J. Harvey, pelas importantes discussões sobre caracteres de imaturos e ajuda na polarização de alguns caracteres de larvas de primeiro estádio.

Ao Dr. J. Mark Scriber, pelas valiosas sugestões na parte referente as trocas de planta hospedeira.

Aos amigos Drs. Alexandre Ruszczyk, Paulo Cesar Motta e José Roberto Trigo pela ajuda em diversas fases do trabalho. Ao Paulo Cesar Motta também pelas discussões filogenéticas e por me ensinar muito sobre filogenias.

Aos professores do Departamento de Zoologia da Unicamp, Drs. Ivan Sazima, João Vasconcellos-Neto e Woodruff Benson, que sempre me ajudaram em diversos trabalhos, criticando e discutindo os dados comigo sempre que foi necessário.

A Fátima Maria de Souza, do Museu de História Natural da Unicamp, que me ajudou em diversos momentos da Tese, tornando muitas vezes o trabalho mais fácil.

Aos velhos amigos Marco Aurélio Pizo, Mauro Galetti, Fábio Olmos, Isaac Simão e Luciana Coutinho Passos, que me ajudaram e acompanharam em diversas viagens, coletaram adultos e imaturos de borboletas e me apoiaram em diversos projetos. Agradeço também aqui aos amigos Gustavo Accacio, Arlindo Gomes-Filho e Rodrigo Bustos Singer que por diversas vezes me trouxeram material de vários pontos do Sudeste do Brasil.

Aos companheiros do Museu de História Natural da Unicamp, Glauco Machado, Rafael Raimundo, Vinícius Bonato e Humberto de Paula Dutra, pelas discussões e ajuda em diversas fases deste e de outros trabalhos.

Ao amigo Claudio Patto, pela ajuda com diversas fotografias de imaturos, bem como pelos auxílios em trabalhos de campo.

Ao amigo Jorge Bizarro, pela troca de experiências valiosas em criações e plantas hospedeiras de borboletas.

Ao amigo Herbert Miers, grande convededor das borboletas de Santa Catarina, por me ensinar muito sobre como achar larvas no campo, e pelo material fornecido nestes anos de trabalho. Agradeço aqui também ao Dr. Osmar Salles Figueiredo, do Borboletário de Jaguariúna, por ter cedido suas dependências no borboletário para criação de larvas e possibilidades de pesquisa com borboletas.

A Karina C. Mancini, por me ajudar em diversas fases deste trabalho, e por me manter calmo quando tudo parecia estar desmoronando.

A todos da minha família, que sempre me incentivaram e ajudaram em toda minha vida biológica, e principalmente aos meus pais pela liberdade de escolha e a meu avô Luciano F. Lucci, que sempre incentivou meus empreendimentos e loucuras culturais e científicas.

Ao Museu de História Natural da Unicamp, onde passei meu último ano trabalhando.

Ao CNPq, pela bolsa de pós-graduação, que possibilitou a conclusão deste trabalho.

ÍNDICE

1 – Introdução	
1.1 - A família Nymphalidae	1
1.2 - Estudos de imaturos em borboletas	2
1.3 - Relações com plantas hospedeiras	5
2 – Objetivos	7
3 - Material e métodos	
3.1 - Áreas de estudo	8
3.2 - Espécies estudadas	8
3.3 - Criação de larvas e obtenção de caracteres	17
3.4 - Análise filogenética	17
3.5 - Relações com plantas hospedeiras	18
4 - Resultados	
4.1 - Biologia das espécies de Nymphalidae	20
4.2 - Filogenia de Nymphalidae	20
4.2.1 - Caracteres de Nymphalidae	20
4.2.2 - Relações filogenéticas	88
4.3 - Utilização de plantas hospedeiras	111
4.3.1 – Hipóteses de uso de hospedeiras em Nymphalidae	111
4.3.2 - Testes de trocas de plantas hospedeiras	111
5 - Discussão	
5.1 - Filogenia de Nymphalidae	127
5.2 - Relações com plantas hospedeiras	131
5.3 – Conclusões	139
5.3.1 - A Filogenia obtida	139
5.3.2 – Testes de troca de planta hospedeira em apoio à filogenia	141
5.4 – Uma proposta para a classificação superior de Nymphalidae	142
6 – Bibliografia	144
Apêndice 1	166
Apêndice 2	170

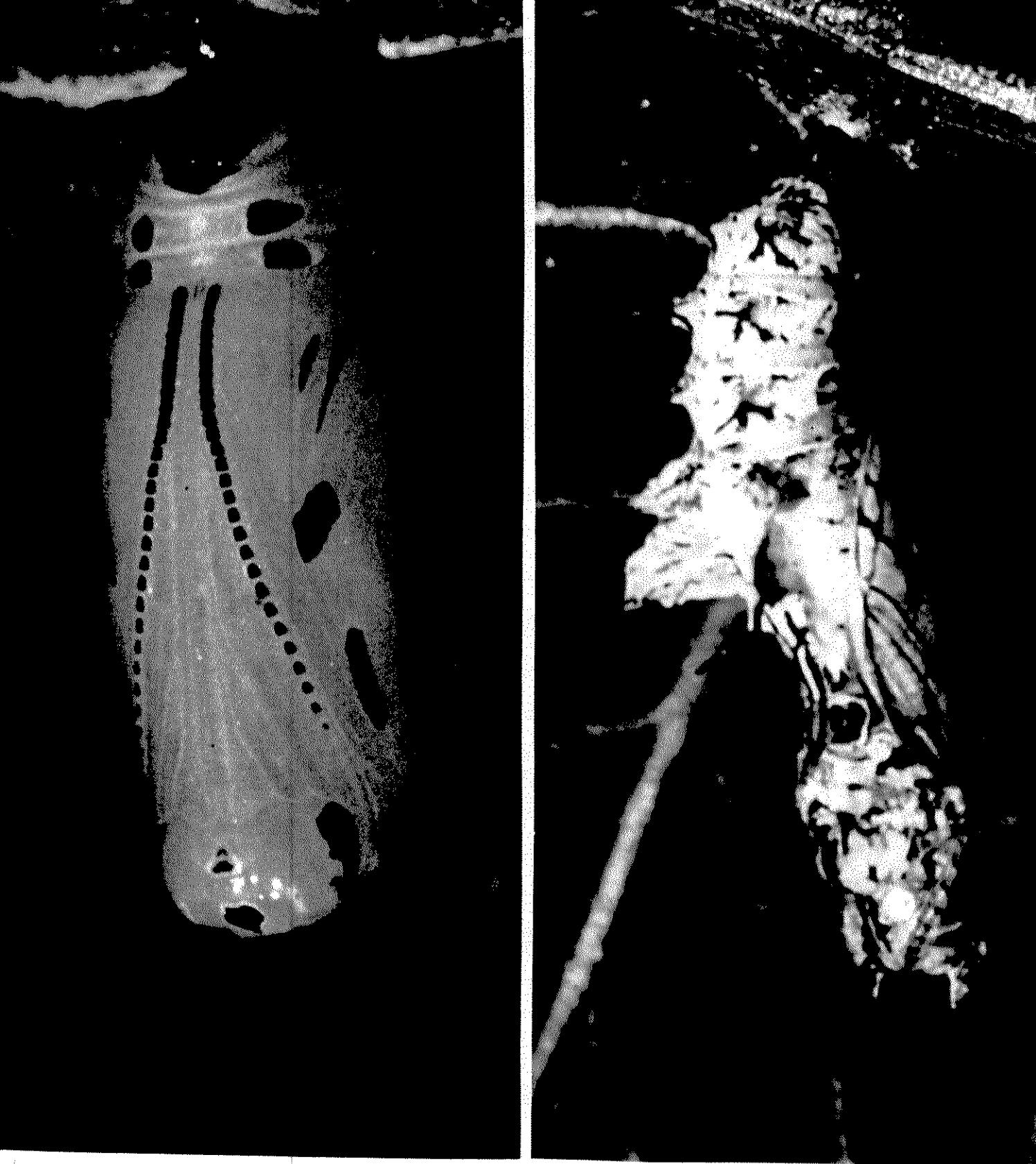
ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 - Tipos de ovos de Nymphalidae	33
Figura 2 - Esquema da larva de primeiro estádio ilustrando as cerdas	36
Figura 3 - Esquemas de larvas de primeiro estádio	38
Figura 4 - Larvas de último estádio e pupas de Nymphalidae (Grupos 1, 2, e 3)	42
Figura 5 - Larvas de último estádio e pupas de Nymphalidae (Grupos 4, 5, e 6)	44
Figura 6 - Esquema de larva de último estádio	46
Figura 7 - Distribuição das estruturas em larvas de último estádio (Grupos 2, 3, e 4)	50
Figura 8 - Distribuição das estruturas em larvas de último estádio (Grupos 4 e 5)	51
Figura 9 - Distribuição das estruturas em larvas de último estádio (Grupos 5 e 6)	52
Figura 10 - Distribuição das estruturas em larvas de último estádio (Grupo 6)	53
Figura 11 - Desenhos esquemáticos do mesotórax de Nymphalidae	68
Figura 12 - Tipos de hipândrio encontrados em Eurytelinae	72
Figura 13 - Genitália masculina e feminina de <i>Libytheana carinenta</i>	75
Figura 14 - Genitália masculina de <i>Calinaga formosana</i>	76
Figura 15 - Tipos de valva encontrados em Nymphalidae	77
Figura 16 - Tipos de unco e gnatos encontrados em Nymphalidae	78
Figura 17 - Tipos de pênis encontrados em Nymphalidae	80
Figura 18 - Vistas dorsais de uncos encontrados em Nymphalidae	81
Figura 19 - Tipos de saccus encontrados em Nymphalidae	82
Figura 20 - Tipos de papilas anais encontrados em Nymphalidae	85
Figura 21 - Tipos de bursa encontrados em Nymphalidae	87
Figura 22 - Análise do Hennig (árvore 1), comprimento = 1220, ci = 22	90

Figura 23 - Análise do Hennig (árvore 2), comprimento = 1220, ci = 22	91
Figura 24 - Análise do Hennig (árvore 5), comprimento = 1220, ci = 22	92
Figura 25 - Análise do Hennig (árvore 8), comprimento = 1220, ci = 22	93
Figura 26 - Análise do Hennig (árvore 25), comprimento = 1220, ci = 22	94
Figura 27 - Análise do Hennig (árvore 30), comprimento = 1220, ci = 22	95
Figura 28 - Análise do Hennig (árvore 31), comprimento = 1220, ci = 22	96
Figura 29 - Análise do Hennig (árvore 88), comprimento = 1220, ci = 22	97
Figura 30 - Análise do Hennig (árvore 96), comprimento = 1220, ci = 22	98
Figura 31 - Análise do Hennig (árvore 98), comprimento = 1220, ci = 22	99
Figura 32 - Árvore de consenso estrito obtida pelo Hennig	100
Figura 33 – Árvore de consenso estrito das árvores obtidas por pesagem sucessiva de caracteres pelo Hennig	101
Figura 34 - Filogenia dos Nymphalidae, mostrando os principais padrões de utilização de plantas hospedeiras pelas diferentes linhagens	112

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1 - Sistemática dos subgrupos de Nymphalidae, baseado em Harvey (1991)	3
Tabela 2 - Lista das localidades de estudo e seus respectivos códigos	9
Tabela 3 - Lista das espécies de Nymphalidae estudadas	12
Tabela 4 – Plantas hospedeiras para as espécies listadas na Tabela 3	21
Tabela 5 - Espécies adicionais de Papilioidea e Hesperioidea criadas	26
Tabela 6 - Matriz de caracteres e estados para as 95 espécies de Nymphalidae	28
Tabela 7 - Principais subgrupos de Nymphalidae baseado nos resultados das análises filogenéticas	88
Tabela 8 - Resultados possíveis dos experimentos de troca de plantas hospedeiras	114
Tabela 9 - Testes de troca de planta hospedeira com larvas de Nymphalidae	115
Tabela 10 - Resultados obtidos com os testes de troca de planta hospedeira	125
Tabela 11 - Sistemática dos subgrupos de Nymphalidae baseado no presente trabalho	143



Pupas de *Lycorea cleobaea* (Danainae) a esquerda e *Heliconius sara* (Heliconiinae) a direita; respectivamente um dos mais plesiomórficos e um dos mais apomórficos dos Nymphalidae.

1 - INTRODUÇÃO

1.1 - A família Nymphalidae

A família Nymphalidae (Lepidoptera) é cosmopolita, incluindo grande número de subfamílias, tribos, gêneros e espécies, diversas relações com plantas hospedeiras, e apreciável diversidade de formas de estágios imaturos (Ehrlich & Raven, 1965; DeVries, 1987; Ackery, 1988). Os fósseis mais antigos conhecidos são do período Terciário, do Oligoceno superior ao Mioceno inferior, o que leva as origens da família a cerca de 35 milhões de anos antes do presente segundo Hammond & Poinar (1998).

Os Nymphalidae são encontrados em todos os ambientes da terra, dos desertos às geleiras (alguns Satyrinae), exceto no continente antártico (DeVries, 1987). Os adultos têm cor, padrão e forma da asa muito variável, mas possuem alguns caracteres em comum, como o primeiro par de pernas não sendo usado para locomoção e reduzido nos dois sexos (Scott, 1985).

A filogenia da família Nymphalidae inteira é ainda discutida, com as categorias taxonômicas abaixo do nível de família mudando conforme o autor (Clark, 1949; Ehrlich, 1958b; DeVries, 1987; Harvey, 1991). Os principais estudos sistemáticos dos Nymphalidae foram baseados em caracteres de adultos, com pouca contribuição de caracteres de juvenis (Ehrlich, 1958b; Ehrlich & Ehrlich, 1967; Stekolnikov, 1967; Kristensen, 1976; Scott, 1985; de Jong *et al.*, 1996). Recentemente, trabalhos com caracteres moleculares tem se juntado a esta ainda curta lista (Martin & Pashley, 1992; Weller *et al.*, 1996). Caracteres de estágios imaturos foram bem discutidos principalmente por Müller (1886), Clark (1947), e Harvey (1991).

Nestes trabalhos, algumas relações entre subgrupos foram sugeridas (Danainae-Ithomiinae, Satyrinae-Brassolinae-Morphinae, Heliconiini-Acraeini entre outras) e a família Libytheidae foi definida como família irmã (ou subfamília mais primitiva) de Nymphalidae (Ehrlich & Ehrlich, 1967; Ackery & Vane-Wright, 1984; Scott, 1985; Harvey, 1991). Ainda assim, restam muitas dúvidas sobre o nível hierárquico de certos subgrupos (como Brassolinae, Heliconiinae, Tellervinae e Apaturinae), e as relações entre os diversos subgrupos, especialmente a posição de Calinaginae (Ehrlich, 1958c), que tem sido cada vez mais relacionada aos Satyrinae, Morphinae e Brassolinae (de Jong *et al.*, 1996).

Recentemente, Harvey (1991) propôs um rearranjo dos gêneros dentro de Nymphalidae (Tabela 1), em um estudo baseado em diversos caracteres larvais, inclusive muitos adaptados dos estudos de Müller (1886). Esta classificação tem se mostrado a mais bem fundamentada até o momento, embora ainda permaneçam muitas dúvidas sobre as relações entre os diversos subgrupos propostos pelo autor, bem como as posições de muitos gêneros. Os principais problemas encontram-se nas relações entre os gêneros de Heliconiinae, e entre as tribos de Limenitidinae.

1.2 - Estudos de imaturos em borboletas

Os estudos pioneiros de imaturos de borboletas na região neotropical foram os trabalhos clássicos de Müller (1886) com Nymphalidae, Moss (1920, 1949) com Papilionidae e Hesperiidae, e D'Almeida (1922, 1935a, b, 1936, 1938, 1939, 1944) com diversas borboletas do Brasil; de Comstock & Vazquez (1961) com borboletas do México; de Aiello (1984) com *Adelpha* do Panamá; de DeVries (1986) e Young (1973a,b,c,d, 1974a,b,c, 1975a,b,c, 1976, 1977a,b, 1978a,b, 1984, 1986; Young & Muyshondt, 1975) com dezenas de espécies de borboletas Papilioidea na Costa Rica; e da família Muyshondt (1973a,b,c, 1974a,b,c,d,e,f, 1975a,b,c, 1976a,b; Muyshondt & Muyshondt, 1975a,b,c; Muyshondt *et al.*, 1976; Muyshondt Jr. & Muyshondt, 1976, 1978, 1979) em El Salvador. Ainda somam-se a estes, diversos trabalhos de descrição de biologia de borboletas por outros grupos de pesquisadores na região Neotropical (ver citações em De Vries, 1987; Freitas & Oliveira, 1992, 1996 e Brown & Freitas, 1994), e trabalhos gerais sobre alguns grupos bem conhecidos de borboletas (Beebe *et al.*, 1960 e Brown, 1981 para Heliconiini; Singer *et al.*, 1983 para Satyrinae; Ackery & Vane-Wright, 1984 para Danainae; Francini, 1989 para Acraeini; Brown & Freitas, 1994 para Ithomiinae; Tyler *et al.*, 1994 para Papilionidae; e Freitas *et al.*, 1997 para alguns Eurytelinae).

Além destes trabalhos, diversas pesquisas de morfologia fina tem sido feitos em borboletas, especialmente com quetotaxia de larvas de 1º estádio (Hinton, 1946; Fleming, 1960; Kitching, 1985; Nakanishi, 1988; Motta, 1997) e pupas (Mosher, 1916). Recentemente, técnicas de microscopia de varredura tem sido usadas com sucesso para obtenção de bons caracteres de larvas

Tabela 1 - Sistemática dos subgrupos de Nymphalidae, baseado no trabalho de Harvey (1991).

NYMPHALIDAE	VII. CALINAGINAE*	1. Bibliditi
I. LIBYTHEINAE	VIII. MORPHINAE	2. Euryteliti
II. TELLERVINAE*	A. Morphini	3. Epicaliiti
III. DANAINAE	1. Antirrheiti	4. Ageroniiti
A. Danaini	2. Morphiti	5. Epiphiliiti
1. Amauriti*	B. Amathusiini*	6. Dynaminiti
2. Danaiti		7. Catagrammiti
B. Euploeini	X. SATYRINAE	C. Limenitidini
1. Euploeiti*	A. Haeterini	1. Limenitiditi
2. Ituniti	B. Biini	2. Neptiti*
IV. ITHOMIINAE	1. Biiti	3. Partheniti*
A. Tithoreini	2. Melanititi*	4. Euthaliiti*
B. [tribo nova]	C. Elymniini	D. Cyrestidini
C. [tribo nova]	1. Lethiti	XII. NYMPHALINAE
D. Methonini	2. Zetheriti	A. Nymphalini
E. [tribo nova]	3. Elymniiti*	B. Kallimini
F. Melinaeini	4. Mycalesiti*	C. Melitaeini
G. Mechanitini	D. Eritini	1. Euphydryiti*
H. Oleriini	E. Ragadiini*	2. Melitaeiti
I. Napeogenini	F. Satyrini	3. Phycioditi
J. Ithomiini	1. Hypocystiti*	XIII. HELICONIINAE
K. Dircennini	2. Ypthimiti*	A. Pardopsini*
L. [tribo nova]	3. Euptychiiti	B. Acraeini
M. Godyridini	4. Coenonymphiti	C. Cethosiini*
V. APATURINAE	5. Manioliti*	D. Heliconiini
VI. CHARAXINAE	6. Erebiiti*	1. Heliconiiti
A. Charaxini*	7. Diriti*	2. Argynniti
B. Euxanthini*	8. Pronophiliiti	3. Boloriiti*
C. Pallini*	9. Satyriti	
D. Prothoini*	10. Melanargiti*	
E. Preponini	XI. LIMENITIDINAE	
F. Anaeini	A. Coloburini	
1. Zaretiditi	B. Biblidini	
2. Anaeiti		

Ordem do mais “primitivo” para o mais “avançado”.

* - Grupos do velho mundo ou só de áreas temperadas.

de 1º estádio e ovos, especialmente na região micropilar (Kitching, 1985; Motta, 1989; Tyler *et al.*, 1994; Sourakov, 1996, 1997; Sourakov & Emmel, 1997a,b).

O uso dos caracteres de imaturos tem se mostrado cada vez mais importante para resolver problemas de sistemática nos grupos de borboletas (Kitching, 1985). Em DeVries *et al.* (1985) foram examinadas as relações de *Antirrhea*, *Caerois* e *Morpho* juntamente com outros quatorze gêneros de Nymphalidae usados como grupo externo ("outgroup"), utilizando-se caracteres de peças bucais e tegumento. O trabalho mostrou não apenas as estreitas relações entre estes três gêneros, como também o fato de que a classificação superior dos Nymphalidae necessitava de razoável revisão. Além disso, o trabalho de Harvey (1991) mostrou a importância que os caracteres de imaturos podem ter para a resolução de problemas de ordem sistemática.

As larvas de último estádio também têm se mostrado importantes como portadoras de caracteres para entendimento das relações entre diversos gêneros. Entre os Ithomiinae, algumas larvas foram importantes para definir os *taxa* primitivos dentro da subfamília, como o caso de *Aeria*; bem como para definir a posição de *taxa* "transicionais", que possuíam caracteres combinados de duas linhagens e cujos adultos não pareciam mostrar relações óbvias entre si, como *Callithomia*, *Talamancana* e *Velamysta* (Brown & Freitas, 1994). Na subfamília Eurytelinae, parte do problema sobre a posição sistemática do gênero *Dynamine* foi resolvido com estudo dos imaturos, mas neste caso, as larvas de último estádio são muito especializadas (pois alimentam-se dentro de flores), enquanto larvas de primeiro estádio mostraram caracteres importantes para a definição deste grupo (Freitas *et al.*, 1997 e "in prep.").

As pupas foram pouco usadas na sistemática de borboletas; os principais caracteres analisados tem sido a forma geral e o modo de se fixar ao substrato. As primeiras tentativas de usar caracteres de pupas para a sistemática foram os trabalhos de Chapman (1893, 1895) e Packard (1895), mas foi o trabalho de Mosher (1916), incluindo várias famílias de Lepidoptera, que fez maior contribuição pelo menos no nível de morfologia externa simples. Mais recentemente, Kitching (1985) usou alguns caracteres de cremáster em um estudo de sistemática de Danainae, e Brown & Freitas (1994) usaram caracteres externos da pupa na sistemática de Ithomiinae.

Como um todo, caracteres de imaturos tem sido pouco usados para ajudar na classificação superior de borboletas. Isto se deve principalmente à falta de material adequado para comparação

de imaturos, por falta de interesse dos lepidopteristas e por dificuldades de trabalho de campo, apesar do grande número de criações já feitas, inclusive em grande escala para fornecimento de material a borboletários comerciais ou amadores.

1.3 - Relações com plantas hospedeiras

A estrutura, composição e dinâmica de comunidades continuam sendo entre os aspectos menos entendidos dentro de ecologia. As interações coadaptativas entre diferentes tipos de organismos em associação obrigatória, mas entre os quais a troca gênica é ausente, podem levar à chamada "coevolução" entre dois grandes grupos de organismos com estreitas e evidentes relações ecológicas, como plantas e fitófagos (Ehrlich & Raven, 1965; Thompson, 1994). O grande número de informações disponíveis para borboletas e suas plantas hospedeiras fazem com que este sistema seja particularmente bom para estudar este tipo de interação, como já foi proposto por estes mesmos autores.

Estudos de relações herbívooro-planta hospedeira, focalizando em coevolução (ou colonização), evolução de especificidade alimentar e seu uso no método comparativo tem sido discutido por diversos autores a quase 60 anos (Dethier, 1941; Ehrlich & Raven, 1965; Strong *et al.*, 1984; Thomas *et al.*, 1987; Ackery, 1988; Farrel & Mitter, 1990; Futuyma, 1991; Farrel *et al.*, 1992; Miller, 1992). A importância deste tipo de abordagem é indiscutível, mas ainda existe muito pouco feito em relação ao potencial desta área de estudos. Mesmo trabalhos como o de Ackery (1988), focalizando o uso de planta hospedeiras, ainda são raramente realizados (Beccaloni, "in prep.").

No seu trabalho clássico sobre coevolução, Ehrlich & Raven (1965) dispunham de resultados baseados principalmente nas relações fenéticas entre os principais grupos de borboletas, e informações preliminares e às vezes erradas sobre plantas de alimento (como a associação de *Tellervo* com Aristolochiaceae). No entanto, o valor deste trabalho não deve em hipótese alguma ser contestado, pois definiu os alicerces dos estudos de coevolução entre plantas e fitófagos desde então.

Após este trabalho, pesquisadores estimulados para definir padrões de utilização de plantas de alimento por borboletas se empenharam em diversos trabalhos de compilação e publicação de

listas analisando padrões de utilização em relação à história evolutiva dos fitófagos e das suas plantas hospedeiras (Benson *et al.*, 1975; Drummond, 1986; Drummond & Brown, 1987; Brown, 1987; Miller, 1987; Ackery, 1988, 1991; Brown *et al.*, 1991; Tyler *et al.*, 1994). Em alguns grupos, como Papilionidae e Ithomiinae, um aparente padrão de colonização posterior a diversificação das plantas hospedeiras foi observado, provavelmente ligado a diferentes tolerâncias por compostos secundários de plantas hospedeiras, resultando em grupos mais "primitivos" se alimentando nas plantas mais "avançadas" e vice versa (Miller, 1987; Brown, 1987). Os processos que levam à especialização e mudança de planta hospedeira ainda são pouco compreendidos, mesmo se alguns fatores já tenham sido isolados e descritos em detalhes para alguns casos (Futuyma, 1991). Trabalhos mais recentes de filogenia de Angiospermas têm inclusive se usado de alguns conhecimentos sobre utilização de plantas hospedeiras para reforçar as relações encontradas em certos grupos (Nandi *et al.*, 1998).

O conhecimento das relações entre borboletas Nymphalidae e suas plantas hospedeiras é ainda limitado (Ackery, 1988), principalmente pela falta de uma visão geral que defina os subgrupos dentro desta família, e as relações destes subgrupos entre si e com grupos únicos de plantas. Com uma análise mais ampla das relações sistemáticas dos Nymphalidae, um quadro mais indicativo dos processos de evolução de utilização de plantas hospedeiras pode emergir.

3 - MATERIAL E MÉTODOS

3.1 - Áreas de Estudo

Estágios imaturos (ovos, larvas e pupas) e adultos das espécies estudadas foram coletados em diversos pontos do Brasil, principalmente na região sudeste, compreendendo 115 diferentes sítios em sete estados. Juvenis de algumas áreas fora do Brasil foram cedidos ou doados por outros pesquisadores. Os pontos visitados para coleta de material para o presente trabalho (não incluindo localidades visitadas por outros pesquisadores) foram representados por códigos de cinco letras (geralmente mnemônicos) para facilitar a localização posterior do material e a tabulação dos resultados (Tabela 2). Este sistema foi adaptado do usado pelo Dr. Ronaldo B. Francini (Unisantos, Santos, SP) desde a década de 70. A escolha das áreas a serem visitadas seguiu o critério simples de presença de espécies importantes para serem incluídas nas análises, não importando o grau de perturbação antrópica ou tipo de vegetação presente.

3.2 - Espécies estudadas

As espécies de Nymphalidae escolhidas para este estudo estão listadas na Tabela 3. As espécies foram escolhidas de modo a abrangerem a maioria dos subgrupos mais importantes dentro dos Nymphalidae (quase todos com representantes na região Neotropical). Grande parte das espécies foi obtida através de coletas no campo (ver Tabela 2 para a lista das localidades). Outras espécies ou exemplares foram obtidas nas coleções do Museu de Zoologia da USP, Museu de História Natural da UNICAMP, na coleção do Allyn Museum of Entomology (Sarasota, Flórida, USA) e na coleção do Dr. K. S. Brown (depositada no Museu de História Natural da Unicamp). Material adicional de imaturos foi obtido através dos Srs. L. D. Otero, T. Friedlander, S. Hall e H. Miers. Além disso, comparações com diversas outras espécies foram feitas com base em descrições de imaturos publicadas na literatura (ver citações na introdução).

Foram estudadas 188 espécies de Nymphalidae, sendo 158 coletadas no campo e 30 obtidas em coleções ou enviadas por outros pesquisadores. Destas 188, 95 espécies em 94 gêneros

2 - OBJETIVOS

1 - Descrever sumariamente os estágios imaturos de gêneros escolhidos de Nymphalidae, abrangendo a maioria dos subgrupos (subfamílias e tribos) reconhecidos desta família de borboletas.

2 - Estudar as relações entre os subgrupos de Nymphalidae, numa aproximação cladística baseada em caracteres de adultos e imaturos, visando resolver as relações internas dentro da família.

3 - Seguindo as idéias de Futuyma (1991) e os experimentos de Motta (1989) e Trigo & Motta (1990), testar algumas hipóteses de tolerância de plantas hospedeiras de ancestrais por seus possíveis descendentes, como teste independente do esquema cladístico da família.

Tabela 2 - Lista das localidades de estudo e seus respectivos códigos (em ordem alfabética).

Nome e descrição resumida	Estado	Município	Códigos
Rodovia Anhangüera, Km 34	SP	Cajamar	ACAJA
Fazenda Sta. Elisa, Mata dos Amarais	SP	Campinas	AMARA
Mata da Usina Amália	SP	Cajuru	AMLIA
Serra de Mongaguá, Poco das Antas	SP	Mongaguá	ANTAS
Fragmento M7 da Arcruz Celulose	ES	Aracruz	ARAM7
Fazenda Pinhal (Eduardo N. Ramires)	SP	Avaré	AVARE
Illa de São Sebastião, Pico do Baepí	SP	Ilhabela	BAEPI
Entrada a 2km do acesso à Biliings, caminho para Floresta de Curucutu	SP	São Bernardo do Campo	BAMBU
Distrito de Barão Geraldo, área urbana	SP	Campinas	BARAO
Illa de São Vicente, Morro dos Barbosa	SP	São Vicente	BARBO
Residencial Paineiras e arredores	SP	Bauru	BAJRU
Fazenda Intervales, Saibadela, Morro do Betão, Sete Barras, SP	SP	Sete Barras	BETAO
Carininho para Agulhas Negras, divisa SP/MG/RJ (vários locais, a maioria em MG)	SP	Campinas	BJEQU
Bosque dos Jequitibás, área urbana	SP	---	BLACK
Rodovia Mogi-Bertioga, vários locais	SP	Mogi das Cruzes	BMOGI
Cachoeira do Cascalho, Praia de Boissucanga	SP	São Sebastião	BOICA
Rodovia BR 354 (Estrada para Itamonte) Km s11 e 13	SP	---	BRITA
Praia de Bertioga	SP	Bertioga	BSBER
Reserva Extrativista do Alto Juruá, Boca do Tejo	AC	Marechal Thaumaturgo	BTREJO
Estrada de apoio da Rod. Imigrantes, SP, vários locais	SP	São Vicente/Cubatão	BURAC
Centro de Campinas, Praça Carlos Gomes e arredores	SP	Campinas	CAMBU
Mata do Cebimbar, USP, São Sebastião, SP	SP	São Sebastião	CEMAR
Illa de São Vicente, Centro de São Vicente, Av. Capitão Mor Aguiar	SP	São Vicente	CENTR
Estação Experimental de Mogi Mirim (IF) "Campininha", Cerrado	SP	Mogi Mirim	CERRO
Caminho para a Pedra do Baú	SP	Campos do Jordão	CJABV
Rodovia SP 132, Km. 29	SP	Campos do Jordão	CJORD
Mata ciliar próximo ao "Pantanal do Zeca"	SP	Cajuru	CJURU
Illa de São Sebastião, Cachoeira da Lage	SP	Ilhabela	CLAGE
Morro do "Matadouro", Fazenda do Sr. Cortelete	ES	Santa Tereza	CLETE
Illa de Santa Catarina, Praia do Campeche	SC	Florianópolis	CPCHE
Serra do Cristo, matas da encosta até o topo	MG	Poços de Caldas	CRIST
Campus da UFPR, fragmento de mata	PR	Curitiba	CRTBA
Mata da Fazenda Três Lagoas	SP	Castilho	CTBAR
Floresta de Curucutú	SP	São Bernardo do Campo	CURUC
Fazenda Sta. Elisa, Mata do Monjolinho	SP	Campinas	ELISA
Estação Experimental de Mogi Mirim (IF) "Campininha", Mata Ciliar	SP	Mogi Mirim	EXMGM
Rodovia BR 381, Km 890, divisas de estado MG/SP	SP	Extrema/Joanópolis	EXTRM

Nome e descrição resumida

Nome e descrição resumida	Estado	Município	Códigos
Reserva Extrativista do Alto Juruá, Foz do Acuriá	AC	Marechal Thaumaturgo	FACUR
Reserva Extrativista do Alto Juruá, Varágão do São João	AC	Marechal Thaumaturgo	FARIA
Reserva Extrativista do Alto Juruá, Foz do Breu	AC	Marechal Thaumaturgo	FBREU
Reserva Extrativista do Alto Juruá, Foz do Caipora	AC	Marechal Thaumaturgo	FCAIP
Mata da Santa Genebra	SP	Campinas	GENEB
Cerrado da Graíma	SP	Itirapina	GRUNA
Reserva Extrativista do Alto Juruá, Alegria	AC	Marechal Thaumaturgo	HAPPY
Illa de São Vicente, Morro do Voturuá	SP	São Vicente	HORTO
Illa de São sebastião, Praia do Sino	SP	Illabela	IBEAS
Illa de São Sebastião, Caminho para Castelhanos	SP	Ilhabela	IBECC
Illa do Cardoso, caminho da captação	SP	Cananéia	ICACA
Illa do Cardoso, Morro das Almas	SP	Cananéia	ICAMA
Rodovia Imigrantes, Trevo na baixada	SP	Cubatão	IMITR
Rodovia SP 43, 1 Km após passar tubulações ao ar livre	SP	Mogi das Cruzes	INDIO
Illa de Santo Amaro, Forte dos Andradas	SP	Guarujá	ISAAN
Illa de Santo Amaro, Morro do Sorocutuba	SP	Sete Barras	ISAIB
Illa de Santo Amaro, Caminho para Praia Branca	SP	Capão Bonito/Guapiara	ISDEM
Fazenda Intervales, Saibadela, Trilha do Rio Saibadela	SP	Praia Grande	ITAIP
Fazenda Intervales, proximidades da Sede	SP	Campos do Jordão	ITAPIV
Morro do Itaipú, Área Militar da Fortaleza de Itaipú	SP	Itariri	ITARI
Pico do Itapeva	SP	Itirapina	ITIRI
Cachoeira Fortaleza	SP	Mongaguá	ITOCA
Estação Experimental de Itirapina, cerradão adjacente à estrada Balneário Itaóca, Morro do Milico, Mongaguá	SC	Joinville	ITORO
Morro do Itororó	SP	Atibaia	ITPTG
Parque Itapetinga	SP	Itatiba	TUGDE
Usina Grande, Km 90-100 da Rodovia D. Pedro I	SP	Jundiaí	JAPIB
Serra do Japi, Base	SP	São Vicente	JAPUI
Morro do Mirante, Joinville	SC	Joinville	JVILE
Caiubura, Bairro na borda a Rio-Santos	SP	Bertioga	LAMAC
Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce	ES	Linhares	LINHA
Mata da Caixa D'água, atrás da AABB de Santa Tereza	ES	Santa Tereza	MAABB
Rodovia Fernão Dias, entrada de Mairiporã	SP	Mairiporã	MAIRI
Rodovia Fernão Dias, Mata Fria, entrada após o túnel São Paulo/Mairiporã	SP	Mairiporã	MFRIA
Serra do Japi, Morungaba	SP	Jundiaí	MGABA
Bairro Sto. Antônio, mata atrás da casa do Sr. Herbert Miers	SC	Joinville	MIERS
Bosque, Águas da Prata	SP	Águas da Prata	MORIO
Reserva de Miraporanga	SP	Surzano	MRPGA
Serra Negra, vários locais	SP	Serra Negra	NEGRA

Nome e descrição resumida	Estado	Município	Códigos
Reserva de Nova Lombardia	ES	Santa Tereza	NLOMB
Ilha de São Vicente, Orquídário Municipal de Santos	SP	Santos	ORQID
Caminho para Parelheiros, Rod. Imigrantes	SP	São Bernardo do Campo	PAREL
Núcleo Picinguaba, Trilha do Corisco	SP	Ubatuba	PCGCO
Núcleo Picinguaba, Restinga da Praia da Fazenda	SP	Ubatuba	PCGFZ
Núcleo Picinguaba, Trilha do Picadão	SP	Ubatuba	PCGPI
Núcleo Picinguaba, Trilha da Sede	SP	Ubatuba	PCGSD
Mata da Pedra, Est. Exp. "Campilininha"	SP	Pádua Sales	PEDRA
Ilha de Santo Amaro, Residencial Park Lane, Praia de Pernambuco	SP	Guarujá	PLANE
Reserva Extrativista do Alto Juruá, Pedra Pintada	AC	Marechal Thaumaturgo	PPINT
Vale do Rio Cubatão, Estrada de acesso à ferrovia para Pai Mattias	SP	Cubatão	PPNEU
Paranapiacaba, caminho para Taquarussú	SP	Santo André	PPCBA
Reserva Extrativista do Alto Juruá, Alto Paraíso	AC	Marechal Thaumaturgo	PRISO
Vale do Rio Quilombo, vários locais	SP	Santos	QUITO
Reserva Extrativista do Alto Juruá, Base de Pesquisa - Restauração	AC	Marechal Thaumaturgo	RBASE
Alto da Serra, Rod. Anchieta antes da Represa	SP	São Bernardo do Campo	RBPED
Rodovia Parati-Cunha, vários locais	RJ	Parati	RPACU
Rodovia Pedro Taques, 3 Km após o trevo, Vila Caiçara	SP	Praia Grande	RPTTR
Reservatório do Rio das Pedras	SP	Praia Grande	RPTVC
Alto da Serra próximo à descida da Rodovia Anchieta (acesso à SERRA)	SP	São Bernardo do Campo	RSPED
Rodovia Taubaté/Ubatuba, vários locais	SP	Cubatão/Santo André	RSREV
Alto da Serra, borda próxima ao Caminho do Mar	SP	Ubatuba	RUBAT
Serra do Cipó, vários locais	SP	Cubatão/Santo André	SERRA
Rodovia BR 459, topo da Serra a esquerda do Posto Fiscal	MG	Jaboticatubas	SCIPO
Serra do Japí, represa do DAE	SP	Piquete	SFRAN
Usina de Álcool SOBAR, Mata ciliar degradada	SP	Jundiaí	SJAPI
Rodovia SP 43, 1 Km após a entrada de Suzano	SP	Esírito Santo do Turvo	SOBAR
Mata do Camping Tibum, borda da Rio-Santos	RJ	Suzano	SUZAN
Paranapiacaba, caminho das Torres de Transmissão	SP	Parati	TIBUM
Mata do Museu de Biologia Mello-Leitão	ES	Santo André	TORRE
Ilha de São Vicente, Vila Belmiro, Santa Casa e arredores do Túnel	ES	Santa Tereza	TREZA
Campus da UNICAMP, Barão Geraldo	SP	Santos	TUNEL
Usina do Fojo e proximidades	SP	Campinas	UCAMP
Vale do Rio Branco	SP	Campos do Jordão	UFOJO
Vale do Rio Cubatão, vários locais nas margens direita e esquerda	SP	São Vicente	VRBCO
		Cubatão	VRCUB

Total – 115 localidades

7 estados

Tabela 3 - Lista das 188 espécies de Nymphalidae estudadas. Espécies usadas na matriz estão marcadas com um asterisco; as demais foram usadas para comparações diversas e testes com plantas hospedeiras. Em negrito estão estágios em que apenas desenhos ou fotos foram vistos.

Espécie	origem do material	estágios: O	1 ^a	L	P
Libytheinae					
<i>Libytheana carinenta</i> (Cramer, 1777)*	JAPUI, CTBAR	X	X	X	X
<i>Libytheana bachmani</i> Kirtland, 1852	material enviado por T. Friedlander	X	X	X	X
<i>Libythea celis formosana</i> Frühstorfer, 1908	Lee & Chang, 1989	-	-	X	X
Tellervinae/Danainae/Ithomiinae					
<i>Tellervo zoilus</i> (Fabricius, 1775)*	Cairns, Queensland, Australia, recebido de A. G. Orr	X	X	X	X
<i>Danaus plexippus erippus</i> (Cramer, 1775)*	JAPUI, CENTR, HORTO, QUILO, VRCUB	X	X	X	X
<i>Danaus plexippus megalippe</i> (Hübner, 1826)	B TEJO	X	X	X	X
<i>Danaus gilippus gilippus</i> (Cramer, 1775)	JAPUI, SUZAN	X	X	X	X
<i>Lycorea cleobaea haitia</i> (Hübner, 1823)*	JAPUI, HORTO, QUILO, SJAPI, CEMAR	X	X	X	X
<i>Lycorea cleobaea pales</i> Felder & Felder, 1862	B TEJO, FCAIP	X	X	X	X
<i>Iuna ilione ilione</i> (Cramer, 1775)	SJAPI	X	X	X	X
<i>Anetia briareea</i> (Godart, 1819)*	Material coletado por K. Brown, Brower <i>et al.</i> , 1993	X	X	X	X
<i>Amauris ochlea</i> (Boisduval, 1847)*	Ackery & Vane-Wright, 1984	X	X	X	X
<i>Tithorea harmonia</i> (Cramer, 1777)*	GENEB, NEGRA, UCAMP, BTEJO, PEDRA	X	X	X	X
<i>Aeria olena olena</i> Weymer, 1875	GENEB, SJAPI, MORIO	X	X	X	X
<i>Melinaea ludoviciana</i> (Cramer, 1780)*	JAPUI, HORTO, PCGCO, ITAIP	X	X	X	X
<i>Melinaea ethra</i> (Godart, 1819)	JAPUI	X	-	X	X
<i>Melinaea menophilus</i> (Hewitson, 1855)	B TEJO	X	-	X	X
<i>Paiititia neglecta</i> Lamas, 1979	B TEJO	X	-	-	-
<i>Methona themisto</i> (Hübner, 1818)*	CENTR, ORQID, CAMBU	X	X	X	X
<i>Methona confusa psamathe</i> (Godman & Salvin, 1898)	B TEJO	X	X	-	-
<i>Placidula euryanassa</i> (Felder & Felder, 1860)	JAPUI, HORTO, SJAPI, RBPED, QUILO, VRCUB	X	X	X	X
<i>Thyridia psidii cetooides</i> (Rosenberg & Talbot, 1914)	GENEB, SJAPI	X	X	X	X
<i>Scada karschiana karschiana</i> (Herbst, 1792)	BOICA, TREZA, MAABB	X	X	X	X
<i>Sais rosalia</i> (Cramer, 1779)	B TEJO	X	X	-	-
<i>Forbesstra olivencia aeneola</i> Fox, 1967	B TEJO	X	X	-	-
<i>Mechanitis lysimnia</i> (Fabricius, 1793)*	JAPUI, HORTO, VRCUB, GENEB, BTEJO, TORRE	X	X	X	X
<i>Mechanitis polymnia</i> (Linnaeus, 1758)	JAPUI, HORTO, VRCUB, GENEB, BTEJO	X	X	X	X
<i>Callithomia lenea</i> (Cramer, 1782)	PEDRA, HAPPY	X	X	X	X
<i>Epityches enopome</i> (Geyer, 1832)	RBPED, JAPUI, SJAPI, HORTO	X	X	X	X
<i>Hypothyris ninonia daeta</i> (Boisduval, 1836)*	GENEB, JAPUI, LINHA	X	X	X	X
<i>Oleria aquata</i> (Weymer, 1875)	JAPUI	X	X	X	X
<i>Ithomia drymo</i> Hübner, 1816*	JAPUI, HORTO, SJAPI	X	X	X	X
<i>Ithomia lichyi lichyi</i> D'Almeida, 1939	JAPUI, HORTO	X	X	X	X
<i>Ithomia a. agnoscia</i> Hewitson, 1852	SJAPI	X	X	X	X

Espécie	origem do material	estágios:	O	I ^º	L	P
<i>Dirceina deno celtina</i> (Burmeister, 1878)*	JAPUI, HORTO		X	X	X	X
<i>Hyalenna paescua</i> (Schaus, 1902)	EXTRM		X	X	X	X
<i>Ceratnia neso</i> (Cramer, 1782)	FACUR		X	X	X	X
<i>Ceratnia tutia</i> (Hewitson, 1852)	BTEJO, FACUR		X	X	X	-
<i>Pterivitzia hymenaea</i> (Prittowitz, 1865)	NEGRA, SJAPI		X	X	X	X
<i>Pteronymia carita carita</i> Schaus, 1902	RBPE, JAPUI		X	X	X	X
<i>Pteronymia euritea</i> (Cramer, 1780)	LINHA		X	X	X	X
<i>Episicada clausina</i> (Hewitson, 1876)	SJAPI		X	X	X	X
<i>Episicada philoclea</i> (Hewitson, 1854)	EXTRM		X	X	X	X
<i>Hypoleria adasa</i> (Hewitson, 1854)	JAPUI		X	X	X	X
<i>Pseudoscada genetylialis</i> D'Almeida, 1922	MAABB		X	X	X	-
<i>Pseudoscada quadrifaciata</i> ssp. nov.	JAPUI, IBECC		X	X	X	X
<i>Pseudoscada erruca</i> (Hewitson, 1855)	JAPUI, HORTO, SJAPI		X	X	X	X
<i>Heterosais edessa</i> Hewitson, 1854*	JAPUI, HORTO		X	X	X	X
Apaturinae/Charaxinae						
<i>Doxocopa agathina vacuna</i> (Godart, 1824)*	JAPUI, HORTO		X	X	X	X
<i>Doxocopa laurentia</i> (Godart, 1824)	GENEB		X	X	X	X
<i>Doxocopa kallina</i> (Staudinger, 1888)	GENEB		-	X	X	X
<i>Asteroocampa celitis</i> (Boisduval & Le Conte, 1835)*	material enviado por T. Friedlander, Friedlander, 1988		X	X	X	X
<i>Asteroocampa argus</i> (Bates, 1864)	material enviado por T. Friedlander, Friedlander, 1986, 1988		X	X	X	X
<i>Charaxes varanes</i> Cramer, 1764*	Van Son, 1979		X	X	X	X
<i>Prepona chahchiope</i> (Hübner, 1825)*	SJAPI, GENE		X	X	X	X
<i>Prepona demophon</i> (Linnaeus, 1758)	CERRO, GENE		-	X	X	X
<i>Zaretis itys strigosus</i> (Gmelin, 1788)*	GENEB, MIERs, SJAPI, BTEJO, FACUR		X	X	X	X
<i>Siderone marthesia</i> Cramer, 1777*	MIERs, QUILo		X	X	X	X
<i>Hymna clytemnestra huebneri</i> Butler, 1866*	GENEB, AMLIA		X	X	X	X
<i>Consul fabius drurii</i> (Butler, 1873)*	JAPUI, QUILo, HORTO, MIERs, BTEJO		X	X	X	X
<i>Memphis rhyphea phidile</i> (Geyer, 1834)*	GENEB, SJAPI, MGABA		X	X	X	X
<i>Memphis morvus stheno</i> (Prittowitz, 1865)	SJAPI, GENE, HORTO		X	X	X	X
<i>Memphis appias</i> (Hübner, 1825)	SJAPI		X	X	X	X
<i>Memphis ottrei</i> (Hübner, 1825)	SJAPI		X	X	X	X
Satyrinae/Morphinae/Brassolinae						
<i>Catimaga buddha formosana</i> Fruhstorfer, 1908*	Ashizawa & Muroya, 1967; Lee & Chang, 1989; M. Teshirogi, não publicado		X	X	X	X
<i>Bia actorion</i> Linnaeus, 1763*	BTEJO, RBASE		X	X	X	-
<i>Taenaris ondatus</i> Kirsch, 1944*	material enviado por Stephen Hall, Parsons, 1984		X	X	X	X
<i>Anirrhea archaea</i> Hübner, 1822*	JAPUI, LINHA, GENE		X	X	X	X
<i>Caerois chorinaeus</i> Fabricius, 1775*	RBASE, BEJO		X	X	X	X
<i>Morpho achilles achillaena</i> (Hübner, 1819)*	JAPUI, HORTO, MIERs		X	X	X	X
<i>Morpho catenaria</i> Perry, 1811	ISDEM, FELPO, MIERs, CRTBA		-	X	X	X
<i>Morpho aega</i> Hübner, 1819	MIERs, ITAPV		X	X	X	X
<i>Brassolis asyra</i> (= <i>sophorae</i>) (Linnaeus, 1758)*	CAMBu, UCAMP, HORTO, BTEJO		X	X	X	X
<i>Dynastor napoleon</i> Doubleday, 1849*	LINHA, São Bento do Sul, SC, recebido de H. Miers		X	X	X	X

Espécie	origem do material	estágios: O 1º L P				
		O	1º	L	P	
<i>Opsiphantes invirae</i> (Hubner, 1818)*	JAPUI, UCAMP, SIAPI	X	X	X	X	X
<i>Dasyophthalma creusa</i> (Hubner, 1812)*	QUILO, SIAPI	X	X	X	X	X
<i>Catobleptia amphirhoe</i> (Hübner, 1822)	SIAPI, BARAO	-	-	X	X	X
<i>Eryphanis reevesi</i> Doubleday, 1849*	ARAM7, SIAPI	X	X	X	X	X
<i>Caligo eurilochus brasiliensis</i> Felder, 1862	CEMAR	-	-	X	X	X
<i>Caligo beltrao</i> (Illiger, 1801)*	Joinville, SC, criado por H. Miers	X	X	X	X	X
<i>Haetera diaphana</i> Lucas, 1857*	LINHA, ARAM7, material criado por Luis S. Otero	X	X	X	X	X
<i>Pierella lamia</i> (Sulzer, 1776)*	RPTVC, ARAM7, LINHA	X	X	X	X	X
<i>Melanitis leda</i> (Linnaeus, 1758)*	Shirozu & Hara, 1974	X	X	X	X	X
<i>Penthema formosana</i> (Rothschild, 1898)*	Lee & Chang, 1988; Lee & Wang, 1995; Wolfe, 1996	X	X	X	X	X
<i>Eleona tisiphone</i> (Boisduval, 1836)*	TORRE, SIAPI, GENEB	X	X	X	X	X
<i>Parapadalioides parepa</i> (Hewitson, 1861)*	Pelz, 1997	X	X	X	X	X
<i>Muscopedaliooides amussis</i> (Thieme, 1905)	TORRE	X	X	X	X	X
<i>Harjesia blanda</i> (Möschler, 1876)	BTEJO	X	X	-	X	X
<i>Taygetis laches</i> (Fabricius, 1793)*	GENEB, ELISA	X	X	X	X	X
<i>Capronnieria abretia</i> (Cappronnier, 1874)	GENEB	X	X	X	X	X
<i>Hermeuptychia hermes</i> (Fabricius, 1775)	JAPUI, UCAMP, ELISA	X	X	X	X	X
<i>Cepheuptychia cephus</i> (Fabricius, 1775)	BTEJO	X	X	X	X	X
<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, 1823)*	JAPUI	X	X	X	X	X
<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittwitz, 1865)	GENEB	X	X	X	X	X
<i>Carminda paeon</i> (Godart, 1823)	GENEB	X	X	X	X	X
<i>Yphthimoides castrensis</i> (Schaus, 1902)	CLAGE	X	X	-	X	X
<i>Yphthimoides erigone</i> (Butler, 1865)	CERRO, GENEB	X	X	X	X	X
<i>Pareuptychia ocellhoe</i> (Fabricius, 1776)*	JAPUI, GENEB	X	X	X	X	X
<i>Godartiana muscosa</i> (Butler, 1870)*	SIAPI, MGABA, TORRE	X	X	X	X	X
Cyrestidinae/Limenitidinae						
<i>Cyrestis thyodamas</i> Boisduval, 1846*	Lee & Chang, 1988; Fukuda <i>et al.</i> , 1972; Shirôzu & Hara, 1974	X	X	X	X	X
<i>Marpesia petreus</i> (Cramer, 1778)*	JAPUI, HORTO	X	X	X	X	X
<i>Neptis laeta</i> Overlaet, 1955*	material enviado por Stephen Hall; Van Son, 1963	X	X	X	X	X
<i>Hamanumida daedalus</i> Fabricius, 1775*	Van Son, 1979	X	X	X	X	X
<i>Adelpha syma</i> (Godart, 1823)*	RBPED, SIAPI, TORRE	X	X	X	X	X
<i>Adelpha isis</i> (Drury, 1782)	CEMAR, ISAAN, ISAB	X	X	X	X	X
<i>Adelpha delphicola</i> (Fruhstorfer, 1910)	CEMAR, GENEB	X	X	-	X	X
<i>Adelpha iphiclus ephesa</i> (Méntriés, 1857)	SIAPI	X	X	X	X	X
<i>Adelpha serpa</i> (Boisduval, 1836)	HORTO	X	X	X	X	X
<i>Adelpha cocula riola</i> (Fruhstorfer, 1915)	BTEJO	X	X	X	X	X
Coloburini						
<i>Historis odious</i> (Fabricius, 1775)*	JAPUI, CAMBU	X	-	X	X	X
<i>Snyrna blomfieldia</i> (Fabricius, 1781)*	GENEB, MORIO, QUILLO	X	X	X	X	X
<i>Colobura dirce</i> (Linnaeus, 1758)*	JAPUI, QUILLO, HORTO, CENTR, GENEB	X	X	X	X	X

Espécie	origem do material	estágios: O	Iº	L	P
Eurytelinae (Biblidini)					
<i>Biblis hyperia</i> (Cramer, 1779)*	AMARA, GENEBA, BTEJO material enviado por Stephen Hall	X	X	X	X
<i>Biblia lithya</i> Drury, 1773	BTEJO	X	X	X	X
<i>Vila azeca</i> Doubleday, 1848	-	X	-	-	-
<i>Eurytela dryope angulata</i> Aurivillius, 1898*	-	X	X	X	X
<i>Neridopsis fulgorata</i> (Boisduval, 1833)	material enviado por Stephen Hall	X	X	X	X
<i>Mestra hypermestra</i> Staudinger, 1888*	material enviado por Scott Armbruster Horto da RFFSA, Avelar, RJ, K. S. Brown	-	-	X	X
<i>Dynamine mylitta mylitta</i> (Cramer, 1782)*	GENEB, HORTO, SJAPI	X	X	X	X
<i>Dynamine titthia</i> (Hübner, 1823)	GENEB	X	X	X	X
<i>Dynamine artemisia</i> (Fabricius, 1793)	SAPI, GENEBA, AMARA	X	X	X	X
<i>Dynamine agacles</i> Dalmat, 1823	GENEB	X	X	X	X
<i>Dynamine anubis</i> Hewitson, 1861	FBREU	X	X	X	X
<i>Cybdelis phaezyla</i> Hübner, 1827*	SJAPI, GENEBA	X	X	X	X
<i>Sea sophronia</i> (Godart, 1824)	material enviado por L. D. Otero Van Son, 1963	X	X	X	X
<i>Salbya natalensis</i> Boisduval, 1847	GRUNA	X	X	X	X
<i>Eunica bechiana</i> (Hewitson, 1852)*	material do Allyn Museum (Florida, Dade Co. Perrine)	-	X	-	-
<i>Eunica monima</i> (Cramer, 1782)	material do Allyn Museum (Florida, North Key Largo)	FACUR	-	-	-
<i>Eunica tatila</i> (Herrich-Schäffer, 1855)	GENEB	X	X	X	X
<i>Eunica</i> sp.	ICACA	-	X	X	X
<i>Eunica maja maja</i> (Fabricius, 1775)	ARAM7, GENEBA, SJAPI	X	X	X	X
<i>Eunica volumina volumina</i> (Godart, 1824)	HAPPY	X	X	-	X
<i>Myrsella orsis</i> (Drury, 1782)*	MIERS, ITORO, QUILO, BTEJO, JAPUI	X	X	X	X
<i>Myrsella capena octomaculata</i> (Butler, 1873)	MIERS, ITORO, BTEJO, JAPUI	X	X	X	X
<i>Catonephele numilia penitia</i> (Hewitson, 1852)*	MGABA, HORTO, JAPUI, GENEBA	X	X	X	X
<i>Catonephele acontius caeruleus</i> Jenkins, 1985	FCAIP	X	X	X	X
<i>Ectima thecla thecla</i> (Fabricius, 1769)*	MGABA, SJAPI	-	X	X	X
<i>Panacea prola</i> (Fabricius, 1796)	GENEB, SJAPI	X	X	X	X
<i>Hamadryas epinome</i> (Felder & Felder, 1867)*	JAPUI, GENEBA, LINHA	X	X	X	X
<i>Hamadryas a. amphinome</i> (Linnaeus, 1767)	MGABA, SJAPI	X	X	X	X
<i>Hamadryas feronia feronia</i> (Linnaeus, 1758)	GENEB, LINHA	X	X	X	X
<i>Hamadryas fornax fornax</i> (Hübner, 1823)	QUILO	X	X	X	X
<i>Hamadryas arete</i> (Doubleday, 1847)	BTEJO, PPINT	X	X	X	X
<i>Pyrhogyra ophini</i> Butler, 1870*	AMLIA, JAPUI, HORTO, BTEJO	X	X	X	X
<i>Pyrhogyra crameri</i> Aurivillius, 1882	CTBAR, LINHA, BTEJO	X	X	X	X
<i>Tenemos laothoe meridionalis</i> Ebert, 1961*	GENEB, SJAPI	X	X	X	X
<i>Nica flavilla</i> (Hübner, 1826)*	GENEB, SJAPI	X	X	X	X
<i>Epiphile oreo oreo</i> Hübner, 1823*	GENEB, JAPUI, HORTO, QUILO, BTEJO, FCAIP	X	X	X	X
<i>Haematera pyrame</i> (Fabricius, 1781)	GENEB, SJAPI	X	X	X	X
<i>Diaeuthria clymena meridionalis</i> Bates, 1864*	GENEB, JAPUI, HORTO, QUILO, BTEJO, FCAIP	X	X	X	X
<i>Callicore hydaspes</i> (Drury, 1782)*	GENEB	X	X	X	X
<i>Callicore sorana</i> (Godart, 1823)*	GRUNA, AMARA, CERRO	X	X	X	X

Espécie	origem do material	estágios: O 1º L P			
		O	1º	L	P
Nymphalini/Melittaeini/Kallimini					
<i>Vanessa myrina</i> (Doubleday, 1849)*	SJAPI, HORTO, ITAPV	X	X	X	X
<i>Hypanartia lethe</i> (Fabricius, 1793)*	MGABA, HORTO, JAPUI	X	X	X	X
<i>Hypanartia bella</i> (Fabricius, 1793)	HORTO, JAPUI, GENEB	X	X	X	X
<i>Anartia amathea roeselia</i> (Eschscholtz, 1821)*	HORTO, JAPUI, ISAIIB, material do Allyn Museum	X	X	X	X
<i>Siproeta stelenes meridionalis</i> (Fruhstorfer, 1909)*	JAPUI, HORTO	X	X	X	X
<i>Siproeta stroya</i> (Hübner, 1823)	GENEB	X	X	X	X
<i>Junonia evarete</i> (Cramer, 1779)*	HORTO, GENEB, material do Allyn Museum	X	X	X	X
<i>Chlosyne lacinia</i> Doubleday, 1847*	UCAMP, QUILLO, GENEB	X	X	X	X
<i>Tegosa claudina</i> (Eschscholtz, 1821)*	JAPUI, HORTO, UCAMP, VRCUB, QUILLO, GENE	X	X	X	X
<i>Ortilia ithra</i> (Kirby, 1871)	BARAO	X	X	X	X
<i>Eresia lansdorfi</i> (Godart, 1819)*	JAPUI, ITORO, CEMAR, BARAO	X	X	X	X
<i>Anameca ehrenbergii</i> (Geyer, 1833)	material do Allyn Museum	-	X	X	X
Heliconiinae					
<i>Phalaena phalantha</i> (Drury, 1773)*	Van Son, 1979; Lee & Wang, 1995	X	X	X	X
<i>Argynnis paphia</i> (Linnaeus, 1758)*	material do Allyn Museum, Shitôzu & Hara, 1974	X	X	X	X
<i>Euptoieta hegesia</i> (Cramer, 1779)*	UCAMP, GENEB	X	X	X	X
<i>Pardopsis punctatissima</i> Boisduval, 1833*	Van Son, 1963	X	X	X	X
<i>Bemantis aganice</i> Hewitson, 1852*	Van Son, 1963	X	X	X	X
<i>Acraea encedon</i> Linnaeus, 1758*	Van Son, 1963	X	X	X	X
<i>Actinote pellenea</i> Hübner, 1821*	JAPUI, HORTO, BARBO, BTEJO, GENE	X	X	X	X
<i>Actinote paraphetes</i> Jordan, 1913	SERRA, RBPED, RSREV	X	X	X	X
<i>Actinote mamita</i> (Burmeister, 1861)	UCAMP	X	X	X	X
<i>Actinote canutia</i> (Höpffer, 1874)	VRCUB, QUILLO	X	X	X	X
<i>Dione juno junio</i> (Cramer, 1779)*	CENTR, HORTO, JAPUI, UCAMP	X	X	X	X
<i>Dryadula phaetusa</i> (Linnaeus, 1758)*	QUILLO, GENEB	X	X	X	X
<i>Dryas iulia alcionea</i> (Cramer, 1779)*	VRCUB, QUILLO, JAPUI	X	X	X	X
<i>Agraulis vanillae maculosa</i> (Stichel, 1907)*	CENTR, HORTO, JAPUI, VRCUB, BTEJO	X	X	X	X
<i>Philaethria wernickei</i> (Röber, 1906)*	JAPUI, HORTO, VRCUB, QUILLO	X	X	X	X
<i>Philaethria dido</i> Linnaeus, 1763	LINHA	X	X	X	X
<i>Eueides isabella dianasa</i> (Hübner, 1806)*	CENTR, JAPUI, HORTO	X	X	X	X
<i>Eueides aliphera</i> (Godart, 1819)	HORTO, GENEB	X	X	X	X
<i>Heliconius erato phyllis</i> (Fabricius, 1775)*	HORTO, JAPUI, QUILLO, GENE, SJAPI	X	X	X	X
<i>Heliconius ethilla narcea</i> (Godart, 1819)*	HORTO, VRCUB, JAPUI	X	X	X	X
<i>Heliconius sara apseudes</i> (Hübner, 1806)	RBPED, LINHA	-	X	X	X
<i>Cethosia hypsea</i> Doubleday, 1847*	material enviado por Stephen Hall	X	-	X	X
<i>Vindula erota</i> (Fabricius, 1793)*	material enviado por Stephen Hall	X	-	X	X
Total - 188 espécies					

foram incluídas na matriz final para análise filogenética. Nos cladogramas, apenas o nome do gênero foi usado para representar cada *taxa* (exceção do gênero *Callicore*, representado por duas espécies), para facilitar a visualização.

3.3-Criação de larvas e obtenção de caracteres

A metodologia básica empregada para criação de larvas já é bem testada, e mostrou-se bastante eficiente para a maioria das espécies estudadas (ver em Freitas, 1991, 1993; Freitas & Oliveira, 1992; Brown & Freitas, 1994).

Os ovos foram obtidos no campo, embora algumas vezes tenham sido obtidos em laboratório, com as fêmeas confinadas em recipientes contendo partes da planta hospedeira (Freitas, 1991, 1993). No caso das espécies que mostravam dificuldade em ovipositar quando confinadas, alguns ovos férteis puderam ser obtidos espremendo-se o final do abdômen de fêmeas fecundadas (este procedimento em geral resultava em um ou raramente dois ovos férteis).

As larvas foram criadas em frascos plásticos com pedaços de suas plantas de alimentação (com troca de alimento e limpeza dos recipientes feitas diariamente), ou em plantas pequenas isoladas em vasos. Os dados de cada estágio de desenvolvimento foram anotados detalhadamente em um caderno de criações. Um esquema básico foi criado para facilitar a anotação de dados de escolhos e quetotaxia de larvas, e para agilizar o resgate das informações obtidas para cada espécie. Para cada espécie foi criada uma ficha com o esquema e um resumo dos caracteres mais importantes. O número de indivíduos examinados de cada espécie está no apêndice 1.

Os caracteres são em sua maioria originais; no caso dos poucos copiados ou adaptados de outros autores, isto é citado após a descrição do caráter e dos seus estados.

3.4-Análise filogenética

Os estados dos caracteres foram polarizados em relação a um grupo externo formado por *Libytheana carinenta*, da subfamília Libytheinae, a mais primitiva de Nymphalidae (ver na introdução), com uso de outros grupos de borboletas como Pieridae, Papilionidae e Lycaenidae para definir as apomorfias que possam estar presentes em *Libytheana*. O método do grupo

externo (outgroup) é o mais usado e o único considerado satisfatório para polarização de séries de transformação (ver também Maddison *et al.*, 1984; Stevens, 1980; Watrous & Wheeler, 1981; Nixon & Carpenter, 1993). Em alguns poucos casos, outros grupos de Lepidoptera foram usados para comparação de caracteres de distribuição mais ampla. Em casos onde o caráter só existe no grupo interno, os estados foram polarizados em relação aos membros considerados mais primitivos deste grupo, considerando-os como grupo externo funcional (Watrous & Wheeler 1981) (já foi usado para alguns caracteres em Brown & Freitas 1994). Ainda que os estados de caracteres possam ser mantidos não polarizados nesses casos, este tipo de procedimento não influenciou na topologia geral das árvores (como constatado em análises preliminares da matriz), mas apenas diminuiu o número de diferentes topologias dentro de grupos monofiléticos menores, principalmente Ithomiinae e Eurytelinae, grupos para os quais já existem estudos em separado (Brown & Freitas, 1994; Freitas *et al.* em preparação). Após as análises iniciais, *Libytheana* foi considerada como parte de Nymphalidae, e assim, para enraizamento das árvores, um ancestral hipotético com todos caracteres em estado 0 (zero), exceto os não comparáveis, foi adicionado à matriz nas análises (como em deJong *et al.* 1996).

Caracteres e estados “não comparáveis” (para os quais não existem estruturas homólogas identificadas) foram indicados com o código [-], e caracteres sem informação disponível foram indicados por um [?] na matriz.

As análises cladísticas foram feitas usando-se o programa Hennig-86 (Farris, 1988), manipuladas no Tree Gardener 2.2.1 (Marques e DePinna, no prelo).

As análises do Hennig 86 seguiram a seqüência mhennig*, bb (aplica “branch swapping” nas árvores obtidas, guardando até 100 árvores), e Nelsen (para obtenção do consenso). Além disso, foi feita uma análise adicional usando o comando xsteps (que faz pesagem sucessiva dos caracteres) até a estabilização dos resultados, seguindo Motta (1997).

3.5-Relações com plantas hospedeiras

Após a obtenção dos primeiros cladogramas gerais, foi feita uma comparação da seqüência evolutiva dos diversos gêneros de Nymphalidae com um esquema compatível (Ackery, 1998; Chase *et al.*, 1993; Nandi *et al.*, 1998) existente para as plantas hospedeiras. O objetivo desta

comparação foi tentar decifrar os possíveis caminhos de utilização de recursos larvais dentro e entre os diversos grupos monofiléticos de Nymphalidae. Para isso, os temas principais de utilização de plantas hospedeiras nos grupos terminais foram mapeados após a obtenção dos cladogramas, e a definição dos grupos de hospedeiras ancestrais em cada clado foi obtida pelo método de parcimônia.

Foram feitos também experimentos de troca de plantas hospedeiras em diversas espécies Nymphalidae para se determinar possíveis graus de tolerância e rejeição, que poderiam refletir de que modo alguns grupos de plantas foram colonizados a partir de espécies que se alimentavam em outros grupos distintos de plantas. Estes experimentos seguem as idéias propostas por Futuyma (1991), onde uma espécie derivada seria mais propensa a aceitar um grupo-hospedeiro usado pelos ancestrais diretos da sua linhagem (clado), e as espécies "ancestrais" seriam menos propensas a aceitar grupos de hospedeiras usadas pelos *taxa* de linhagens mais derivadas ou não ancestrais diretos deste clado. É razoável admitir que parte, senão todas as espécies de plantas usadas pelos ancestrais das linhagens atuais de Nymphalidae não existem mais, assim a comparação se dá por grupos de hospedeiras, com probabilidade de parte das respostas negativas (não aceite) seja pelo fato de que espécies atuais são diferenciadas o bastante das usadas pelos ancestrais do grupo. Um sistema parcimonioso de utilização de grupos de hospedeiras deve identificar as plantas ancestrais nos principais nodos de Nymphalidae, e o aceite das plantas "presentes" nos nodos basais por espécies mais terminais deve ser considerada como uma resposta de apoio a hipótese filogenética obtida.

Os experimentos foram feitos isolando-se as larvas em copos descartáveis de papel tampados com filme de PVC ou em potes plásticos laváveis (lavados com álcool e água com sabão antes de serem reutilizados). As larvas foram colocadas nos copos com um ramo ou folha da planta escolhida para o experimento. Após 24 horas neste sistema o experimento foi considerado terminado (algumas larvas que comiam bem certas plantas foram deixadas por mais tempo para se observar possíveis efeitos da troca de planta hospedeira em seu desenvolvimento posterior). As categorias de rejeição/aceitação anotadas foram: 1 - larva não come, 2 - larva come e morre, 3 - larva come e não se desenvolve e 4 - larva come e se desenvolve. Larvas que morreram de causas suspeitas de ser externas aos experimentos (víroses, fungos e parasitóides em alguns casos) não foram incluídas nos resultados.

4 - RESULTADOS.

4.1 - Biologia das espécies de Nymphalidae

Foram criadas 158 espécies em 102 gêneros de Nymphalidae, com o ciclo quase todo ou completamente documentado (Tabela 3). As plantas hospedeiras naturais observadas ou usadas neste trabalho estão compiladas na Tabela 4. As descrições de todas as biologias dos juvenis estão em um caderno de criação, e o material testemunho de cada espécie criada encontra-se na coleção particular do autor. Algumas espécies relativamente mal conhecidas tiveram sua biologia publicada (Freitas, 1991, 1993; Oliveira e Freitas, 1991; Freitas e Oliveira, 1992; Freitas *et al.* 1997). Além destas, 7 espécies de Pieridae, 7 de Papilionidae, 15 de Lycaenidae e 12 de Hesperiidae (outras famílias de borboletas consideradas mais basais) foram criados e usados em comparações de diversos caracteres (Tabela 5).

4.2 - Filogenia de Nymphalidae

4.2.1 – Caracteres de Nymphalidae

A lista a seguir é o resultado da avaliação e polarização dos caracteres obtidos em todas as espécies de Nymphalidae estudadas (Tabela 3). Esta lista foi usada posteriormente na construção da matriz (Tabela 6). A polarização dos caracteres seguiu a seção 3.4. No total, foram avaliados 134 caracteres de imaturos, sendo 15 caracteres dos ovos, 21 da larva de primeiro estádio, 79 da larva de último estádio (27 de morfologia geral, 26 de posições de escolhos, 7 de cerdas filiformes, 13 da cápsula cefálica e 6 de comportamento larval), 19 de pupas; e 100 caracteres de adultos (12 da asa anterior, 15 da asa posterior, 5 do tórax, 7 comportamentais e químicos, 4 da cabeça, 5 de pernas, 14 do abdômen, 25 da genitalia masculina e 13 da genitalia feminina), resultando em 234 caracteres válidos. Muitos outros caracteres foram avaliados no decorrer do trabalho, mas foram descartados por se mostrarem ambíguos, pouco informativos, com muita variação intraespecífica, ou de difícil definição ou consistência muito baixa.

Tabela 4 – Plantas hospedeiras para as espécies listadas na Tabela 3.

Especie	planta hospedreira observada
Libytheinae	
<i>Libytheana carinenta</i>	<i>Celtis iguanae</i> , <i>C. spinosa</i> (Ulmaceae)
<i>Libytheana bachmannii</i>	<i>Celtis</i> sp. (Ulmaceae)
<i>Libythea celia formosana</i>	<i>Celtis formosana</i> (Ulmaceae)
Tellervinae/Damainae/Ithoniinae	
<i>Tellervo zoilus</i>	<i>Parsonia velutina</i> (Apocynaceae) <i>Asclepias curassavica</i> (Asclepiadaceae) <i>Asclepias curassavica</i> (Asclepiadaceae) <i>Asclepias curassavica</i> (Asclepiadaceae) <i>Ficus glabra</i> (Moraceae), <i>Carica</i> sp. (Caricaceae), <i>Asclepias curassavica</i> (oviposição) (Asclepiadaceae)
<i>Danaus plexippus erippus</i>	<i>Carica</i> sp. (Caricaceae)
<i>Danaus plexippus megalippe</i>	
<i>Danaus gilippus gilippus</i>	
<i>Lycorea cleobaea halia</i>	
<i>Lycorea cleobaea pales</i>	
<i>Ituna ilione ilione</i>	<i>Ficus glabra</i> <i>Metasemia</i> sp. (Apocynaceae) diversas Asclepiadaceae
<i>Anetia briareea</i>	
<i>Amauris ochlea</i>	<i>Prestonia acutifolia</i> (Apocynaceae) <i>Prestonia coalita</i> (Apocynaceae)
<i>Tithorea harmonia</i>	<i>Markea viridiflora</i> (Solanaceae)
<i>Aeria olena olena</i>	<i>Markea viridiflora</i> (Solanaceae)
<i>Melinaea luddoviciana</i>	
<i>Melinaea ethra</i>	<i>Juanulloa ulei</i> (Solanaceae) ovo espremido, hospedeira desconhecida (provavelmente uma Solanaceae)
<i>Melinaea menophilus</i>	<i>Brunfelsia</i> sp. (Solanaceae) <i>Brunfelsia</i> sp. (Solanaceae)
<i>Papittha neglecta</i>	<i>Brugmansia suaveolens</i> (Solanaceae) <i>Cyphomandra</i> sp. (Solanaceae)
<i>Methona themisto</i>	Solanaceae sp. (aceitu Solanum pseudoquina em laboratório) ovo espremido, hospedeira desconhecida (provavelmente uma Solanaceae)
<i>Methona confusa psamathe</i>	<i>Solanum</i> (Bassovia) sp. (Solanaceae)
<i>Placidula euryanassa</i>	<i>Solanum variabile</i> , <i>S. capricornoides</i> , <i>Lycopersicum esculentum</i> (Solanaceae)
<i>Thyridia psidii cetooides</i>	<i>Solanum variabile</i> , <i>S. capsicoides</i> , <i>Lycopersicum esculentum</i> (Solanaceae)
<i>Scada karschiana karschiana</i>	<i>Solanum mauritanum</i> sp.
<i>Sais rosalia</i>	<i>Acanthus arborescens</i> (Solanaceae)
<i>Forbestra olivencia aeneola</i>	<i>Solanum concinnum</i> , <i>S. citrifolium</i> (Solanaceae)
<i>Mechanitis lysimnia</i>	<i>Solanum mauritanum</i> (Solanaceae)
<i>Mechanitis polymnia</i>	
<i>Callithomia lenea</i>	<i>Solanum</i> sp.
<i>Epityches eupompe</i>	<i>Aureliana</i> sp. (Solanaceae)
<i>Hypoathyris ninonia daeta</i>	<i>Aureliana</i> sp. (Solanaceae)
<i>Hypoathyris euclia laphria</i>	<i>Aureliana</i> sp. (Solanaceae)
<i>Oleria aquata</i>	<i>Aureliana</i> sp. (Solanaceae)
<i>Ithomia drymo</i>	<i>Ithomia lichyi lichyi</i>
<i>Ithomia a. agnoscia</i>	<i>Ithomia a. agnoscia</i>
<i>Dirceina deo celtina</i>	
<i>Hyalema paucua</i>	

Espécie	planta hospedeira observada
<i>Ceratinia neso</i>	<i>Solanum</i> sp. (Solanaceae)
<i>Ceratinia tuia</i>	<i>Solanum</i> sp. (Solanaceae)
<i>Prittwitzia hymenaea</i>	<i>Solanum pseudoquina</i> (Solanaceae)
<i>Pteronymia carita carita</i>	<i>Solanum pseudoquina, Markea viridiflora</i> (Solanaceae).
<i>Pteronymia euritea</i>	<i>Solanum</i> sp. (Solanaceae)
<i>Episcada clausina</i>	<i>Solanum pseudoquina, S. intermedium</i> (Solanaceae)
<i>Episcada philoclea</i>	<i>Solanum</i> sp. (Solanaceae)
<i>Hypoteria adasa</i>	<i>Cestrum</i> sp., <i>Sessea</i> sp. (Solanaceae)
<i>Pseudoscadra generyllis</i>	ovo espremidão, hospedeira desconhecida (provavelmente uma Solanaceae)
<i>Pseudoscadra quadrifasciata</i>	<i>Cestrum</i> sp. (Solanaceae)
<i>Pseudoscadra erruca</i>	<i>Cestrum laevigatum, Cestrum amictum, Sessea</i> sp. (Solanaceae)
<i>Heterosais edessa</i>	<i>Cestrum laevigatum, Cestrum amictum</i> (Solanaceae)
Apaturinae/Charaxinae	
<i>Doxocopa agathina vacuna</i>	<i>Celtis spinosa</i> (Ulmaceae)
<i>Doxocopa laurentia</i>	<i>Celtis spinosa</i> (Ulmaceae)
<i>Doxocopa kallima</i>	<i>Celtis spinosa</i> (Ulmaceae)
<i>Asterocampa celitis</i>	<i>Celtis laevigata</i> (Ulmaceae)
<i>Asterocampa argus</i>	<i>Celtis caudata</i> (Ulmaceae)
<i>Charaxes varanes</i>	Anacardiaceae e Sapindaceae
<i>Prepona chalciope</i>	<i>Hybanthus atropurpureus</i> (Violaceae)
<i>Prepona demophon</i>	<i>Guaera</i> sp. (Meliaceae), <i>Brosimum gaudichaudii</i> (Moraceae), <i>Triplaris</i> sp. (Polygonaceae)
<i>Zaretis its strigosus</i>	<i>Casearia</i> sp. (Flacourtiaceae)
<i>Siderone marthesia</i>	<i>Craton floribundus</i> (Euphorbiaceae)
<i>Hypna cyathimnestra huebneri</i>	<i>Casearia</i> sp. (Flacourtiaceae)
<i>Consul fabius druryi</i>	<i>Piper gaudichaudianum, Piper tuberculatum, Piper</i> sp. (Piperaceae)
<i>Memphis ryphea phidile</i>	<i>Craton floribundus, C. priscus</i> (Euphorbiaceae)
<i>Memphis morvus stheno</i>	<i>Piper amalgao, P. gaudichaudianum, P. tuberculatum</i> (Piperaceae)
<i>Memphis appias</i>	<i>Craton floribundus</i> (Euphorbiaceae)
<i>Memphis ottere</i>	<i>Craton floribundus</i> (Euphorbiaceae)
Satyrinae/Morphinae/Brassolinae	
<i>Catilaga buddha formosana</i>	<i>Morus acidosa, M. australis</i> (Moraceae)
<i>Bia actorion</i>	Arecales sp.
<i>Taenaris onolaus</i>	<i>Cycas circinalis</i> (Gymnospermae, Cycadales)
<i>Antirrhea archaea</i>	<i>Euterpe edulis</i> (Arecaceae)
<i>Caerois chorinaeus</i>	Arecales sp.
<i>Morpho achilles achillaena</i>	Fabaceae sp.
<i>Morpho catenaria</i>	<i>Inga</i> sp. (Fabaceae)
<i>Morpho aega</i>	“Bambu” (Poaceae)
<i>Brassolis astyra (= sophorae)</i>	<i>Euterpe edulis</i> (Arecaceae)
<i>Dynastor napoleon</i>	Bromeliaceae sp.
<i>Opisiphanes invirae</i>	<i>Euterpe edulis</i> (Arecaceae)

Especie	planta hospedeira observada
<i>Dasyophthalma creusa</i>	<i>Bactris</i> sp. (Arecaceae)
<i>Catoblepia amphirhoe</i>	<i>Musa paradisiaca</i> (Musaceae)
<i>Eryphanis reevesi</i>	“Bambu” (Poaceae)
<i>Caligo eurilochus brasiliensis</i>	<i>Maranta</i> sp. (Marantaceae)
<i>Caligo beltrao</i>	<i>Musa paradisiaca</i> , <i>Heliconia</i> sp. (Musaceae)
<i>Haetera diaphana</i>	Araceae sp.
<i>Pierella lama Sulzer</i>	Marantaceae sp.
<i>Melanitis leda</i>	Poaceae
<i>Penthema formosana</i>	“Bambu” (Poaceae)
<i>Eteona tisiphone</i>	“Bambu” (Poaceae)
<i>Parapedalioides parepa</i>	Poaceae
<i>Muscopedaliooides annassis</i>	<i>Chusquea</i> sp. (Poaceae)
<i>Harijina blanda</i>	“Bambu” (Poaceae)
<i>Taygetis laches</i>	<i>Cerdaria</i> sp. (Poaceae).
<i>Capronnieria abreita</i>	Poaceae sp. (aceitou <i>Eleusine indica</i> em laboratório)
<i>Hemeuptychia hermes</i>	<i>Paspalum notatum</i> (Poaceae)
<i>Cepheuptychia cephus</i>	Poaceae sp.
<i>Paraphthimooides phronius</i>	Poaceae sp. (aceitou <i>Eleusine indica</i> em laboratório)
<i>Paraphthimooides politus</i>	Poaceae sp. (aceitou <i>Paspalum</i> sp. em laboratório)
<i>Carminda paeon</i>	“Bambu” (Poaceae)
<i>Yphthimooides castrensis</i>	ovo espremido, hospedeira desconhecida (provavelmente uma Poaceae)
<i>Yphthimooides erigone</i>	ovo espremido (aceitou <i>Paspalum</i> sp. em laboratório)
<i>Pareuptychia ocrirhoe</i>	<i>Cerdaria</i> sp. (Poaceae)
<i>Godartianna muscosa</i>	<i>Cerdaria poiretiana</i> (Poaceae)
Cyrestidinae/Limenitidinae	<i>Ficus</i> (diversas espécies registradas)
<i>Cyrestis thyodamas</i>	<i>Ficus</i> sp. (Moraceae)
<i>Marpesia petreus</i>	<i>Acalypha</i> sp. (Euphorbiaceae), <i>Dalbergia</i> (Fabaceae)
<i>Erynnis laeta</i>	<i>Terminalia</i> (Combretaceae)
<i>Hamanumida daedalus</i>	<i>Rubus rosaefolius</i> (Rosaceae)
<i>Adelpha syma</i>	<i>Cecropia</i> sp. (Moraceae)
<i>Adelpha isis</i>	<i>Cecropia</i> sp. (Moraceae)
<i>Adelpha delphicola</i>	<i>Bathysa meridionalis</i> (Rubiaceae)
<i>Adelpha iphiclus ephesa</i>	(Melastomataceae)
<i>Adelpha serpa</i>	Rubiaceae sp.
<i>Adelpha cocala riola</i>	Rubiaceae sp.
<i>Adelpha fugela</i>	<i>Coloburini</i>
	<i>Historis odious</i>
	<i>Synyna blorfiflida</i>
	<i>Colobura dirce</i>

Espécie

planta hospedeira observada

Eurytelinae (Biblidini)

<i>Biblis hyperia</i>	<i>Tragia volubilis</i> (Euphorbiaceae)
<i>Biblia iliithyia</i>	<i>Tragia volubilis</i> (Euphorbiaceae) (não é planta hospedeira na natureza)
<i>Vila azeca</i>	<i>Tragia sp.</i> (Euphorbiaceae)
<i>Eurytela dryope angulata</i>	<i>Ricinus communis</i> (Euphorbiaceae)
<i>Neptidopsis fulgorata</i>	<i>Dalechampia</i> sp. (Euphorbiaceae)
<i>Mestra hypernestra</i>	<i>Tragia volubilis</i> (Euphorbiaceae)
<i>Dynamine mylitta mylitta</i>	<i>Dalechampia pentaphylla</i> , <i>D. triphylla</i> , <i>D. leandrii</i> (Euphorbiaceae)
<i>Dynamine tititia</i>	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (Euphorbiaceae)
<i>Dynamine artemisia</i>	<i>Tragia volubilis</i> (Euphorbiaceae)
<i>Dynamine agaces</i>	<i>Dalechampia triphylla</i> (Euphorbiaceae)
<i>Dynamine anubis</i>	<i>Dalechampia scandens</i> (Euphorbiaceae)
<i>Cybdelis phaesyla</i>	<i>Tragia volubilis</i> (Euphorbiaceae)
<i>Sea sophronia</i>	<i>Plukkenetia</i> sp. (Euphorbiaceae)
<i>Sallya natalensis</i>	<i>Sapium integrifolium</i> (Euphorbiaceae)
<i>Eunica bechina</i>	<i>Caryocar brasiliense</i> (Caryocaraceae)
<i>Eunica monima</i>	<i>Bursera simarouba</i> (Burseraceae)
<i>Eunica tatila</i>	<i>Aterramus lucidus</i> (Euphorbiaceae)
<i>Eunica</i> sp.	Euphorbiaceae sp.
<i>Eunica maja maja</i>	<i>Actinostemon communis</i> (Euphorbiaceae)
<i>Eunica volumna volumna</i>	<i>Calophyllum brasiliensis</i> (Clusiaceae)
<i>Myscelia orsis</i>	<i>Datechampia triphylla</i> , <i>D. pentaphylla</i> , <i>D. ficifolia</i> (Euphorbiaceae)
<i>Myscelia capena octomaculata</i>	Euphorbiaceae sp.
<i>Catonephele numilia penthea</i>	<i>Alchornea triplinervia</i> (Euphorbiaceae)
<i>Catonephele aconitius caeruleus</i>	<i>Alchornea stipulacea</i> (Euphorbiaceae)
<i>Ectima thecla thecla</i>	<i>Datechampia stipulacea</i> (Euphorbiaceae)
<i>Panacea prola</i>	larva coletada como pré-pupa, planta hospedeira desconhecida, provavelmente Euphorbiaceae
<i>Hamadryas epinome</i>	<i>Datechampia triphylla</i> , <i>D. pentaphylla</i> (Euphorbiaceae)
<i>Hamadryas a. amphinome</i>	<i>Datechampia stipulacea</i> , <i>D. leandrii</i> (Euphorbiaceae)
<i>Hamadryas feronia feronia</i>	<i>Datechampia triphylla</i> , <i>D. pentaphylla</i> (Euphorbiaceae)
<i>Hamadryas fornax fornax</i>	<i>Datechampia triphylla</i> (Euphorbiaceae)
<i>Hamadryas arete</i>	<i>Datechampia pentaphylla</i> (Euphorbiaceae)
<i>Pyrrhogoya ophini</i>	Sapindaceae sp.
<i>Temenis laothoe meridionalis</i>	Sapindaceae sp.
<i>Nica flavilla</i>	Sapindaceae sp.
<i>Epiphile oreo oreo</i>	Sapindaceae sp.
<i>Haematera pyrame</i>	Sapindaceae sp.
<i>Diaeuthia chymena meridionalis</i>	Sapindaceae sp.
<i>Callicore hydaspes</i>	Sapindaceae sp.
<i>Callicore sorana sorana</i>	Sapindaceae sp.

Espécie	planta hospedeira observada
Nymphalini/Melitaeini/Kallimini	
<i>Vanessa myrinna</i>	<i>Achyrocline satureoides</i> (Asteraceae)
<i>Hypanartia lethe</i>	<i>Trema micrantha</i> (Ulmaceae), <i>Boehmeria caudata</i> (Urticaceae)
<i>Hypanartia bella</i>	<i>Trema micrantha</i> (Ulmaceae), <i>Boehmeria caudata</i> (Urticaceae)
<i>Anartia amathea roeselia</i>	Acanthaceae sp.
<i>Siproeta stelenes meridionalis</i>	<i>Ruellia breviflora</i> (Acanthaceae)
<i>Siproeta trayana</i>	<i>Ruellia breviflora</i> (Acanthaceae)
<i>Junonia evarete</i>	<i>Plantago</i> sp. (Plantaginaceae)
<i>Chlosyne lacinia</i>	<i>Tithonia speciosa</i> , <i>Helianthus annuus</i> (Asteraceae)
<i>Tegosa claudina</i>	<i>Mikania micrantha</i> , <i>M. cordifolia</i> (Asteraceae)
<i>Ortilia ithra</i>	<i>Asystasia gangetica</i> (Acanthaceae)
<i>Eresia lansdorfi</i>	<i>Pilea microphylla</i> (Urticaceae), <i>Asystasia gangetica</i> (Acanthaceae)
<i>Anameca ehrenbergii</i>	Acanthaceae sp.
Heliconiinae	
<i>Argynnis paphia</i>	diversas Violaceae
<i>Phalantha phalantha</i>	<i>Salix babylonica</i> (Salicaceae)
<i>Euploea hegesia</i>	<i>Turnera ulmifolia</i> (Turneraceae)
<i>Pardopsis punctatissima</i>	<i>Hybanthus capensis</i> (Violaceae)
<i>Bemaisistes aganice</i>	<i>Adenia gummifera</i> , <i>Passiflora coerulea</i> (Passifloraceae)
<i>Acraea phaeon</i>	<i>Commelinia nudiflora</i> (Commelinaceae)
<i>Actinote pellenea pellenea</i>	<i>Eupatorium laevigatum</i> , <i>Mikania micrantha</i> (Asteraceae)
<i>Actinote paraphelles</i>	<i>Mikania</i> (Asteraceae)
<i>Actinote manita</i>	<i>Eupatorium</i> sp. (Asteraceae)
<i>Actinote canutia</i>	<i>Mikania micrantha</i> (Asteraceae)
<i>Dione juno juno</i>	<i>Passiflora edulis</i> (Passifloraceae)
<i>Dryadula phaetusa</i>	<i>Passiflora</i> sp. (Passifloraceae)
<i>Dryas iulia aicionea</i>	<i>Passiflora capsularis</i> (Passifloraceae)
<i>Agraulis vanillae maculosa</i>	<i>Passiflora deidamoides</i> , <i>P. edulis</i> , <i>P. violacea</i> , <i>P. pohli</i> (Passifloraceae)
<i>Philaethria wernickei</i>	<i>Passiflora</i> sp. (Passifloraceae)
<i>Philaethria dido</i>	<i>Passiflora edulis</i> (Passifloraceae)
<i>Eniedes isabella dianasa</i>	<i>Passiflora violacea</i> (Passifloraceae)
<i>Eueides aliphera</i>	<i>Passiflora jilekii</i> , <i>P. capsularis</i> , <i>P. suberosa</i> , <i>P. misera</i> , <i>P. edulis</i> , <i>P. violacea</i> (Passifloraceae)
<i>Heliconius erato phyllis</i>	<i>Passiflora jilekii</i> , <i>P. edulis</i> , <i>P. violacea</i> (Passifloraceae)
<i>Heliconius ethilla nancaea</i>	<i>Passiflora</i> (<i>Astrophea</i>) sp. (Passifloraceae)
<i>Heliconius sara apseneus</i>	<i>Adenia</i> sp. (Passifloraceae)
<i>Cethosia hypsea</i>	Passifloraceae
<i>Vindula erota</i>	

Tabela 5 - Espécies adicionais de Papilionoidea e Hesperioidea criadas e usadas em diversas comparações.

Espécie	Origem do material	Planta hospedeira	O	1º	L	P
Papilionidae¹						
<i>Battus p. polydamas</i> (Linnaeus, 1758)	JAPI, JAPUI	<i>Aristolochia macroura</i> (Aristolochiaceae)	X	X	X	X
<i>Parides anchises nephelion</i> (Godart, 1819)	JAPUI, HORTO, QUILO, GENEB	<i>Aristolochia triangularis</i> (Aristolochiaceae)	X	X	X	X
<i>Parides neophilus</i> Geyer, 1837	GENEB, AMARA	<i>Aristolochia arcuata</i> (Aristolochiaceae)	X	X	X	X
<i>Heracides thoas brasiliensis</i> (Rothsch. & Jordam, 1906)	JAPI, JAPUI	<i>Piper</i> sp. (Piperaceae)	X	X	X	X
<i>Heracides torquatus</i> (Cramer, 1777)	GENEB	<i>Esenbeckia leiocarpa</i> (Rutaceae)	X	X	X	X
<i>Pterourus scamander grayi</i> (Boisduval, 1836)	UCAMP, GENEB, CENTR	<i>Persea gratissima</i> (Lauraceae)	X	X	X	X
<i>Protesilaus protesilaus nigricornis</i> (Staudinger, 1884)	QUILO, SJAPI	<i>Cryptocaria aschersoniana</i> (Lauraceae)	X	X	X	X
Pieridae						
<i>Eurema dina leuce</i> (Boisduval, 1836)	JAPUI	<i>Mimosa pudica</i> (Fabaceae)	X	X	-	X
<i>Eurema albula</i> (Cramer, 1775)	GENEB, LINHA, JAPUI	Fabaceae	X	X	X	X
<i>Eurema elathea</i> (Cramer, 1777)	UCAMP	<i>Stylosanthes guyanensis</i> (Fabaceae)	X	X	X	X
<i>Phoebe argante argante</i> (Fabricius, 1775)	HORTO, QUILO, CENTR	<i>Inga</i> sp. (Fabaceae)	X	-	X	X
<i>Phoebe philea philea</i> (Linnaeus, 1763)	HORTO	<i>Senna</i> sp. (Fabaceae)	X	-	X	X
<i>Ascia monuste orseis</i> (Godart, 1819)	UCAMP, CENTR, CAMBU	Brassicaceae	X	X	X	X
<i>Perrhybris pamela</i> Stoll, 1780	LINHA	Provavelmente uma Capparidaceae	-	-	-	X
Lycaenidae						
<i>Arawacus meliboeus</i> (Fabricius, 1793)	RBPED	Solanaceae	-	-	X	X
<i>Paiwarria venulus</i> (Cramer, 1779)	GENEB	Bignoniaceae	-	-	X	X
<i>Atides cosa</i> (Hewitson, 1867)	GENEB	Loranthaceae	-	-	X	X
<i>Panthiades phatros</i> (Linnaeus, 1767)	BTEJO	<i>Sema</i> sp. (Fabaceae)	X	-	X	X
<i>Parhasius polibetes</i> (Cramer, 1781)	GRUNA	flores de <i>Dydimopanax vinosum</i> (Araliaceae)	X	X	X	X
<i>Ocaria ocrisia</i> (Hewitson, 1868)	GRUNA	<i>Ouratea</i> sp. (Ochnaceae)	-	X	X	X
<i>Leucochimonaa malatha</i> (Hewitson, 1873)	JAPUL, BTEJO	Rubiaceae	X	X	X	X
<i>Synargis calyce</i> (felder & Felder, 1861)	BTEJO, JAPUI (<i>S. c. brennus</i>)	<i>Sema</i> sp. (Fabaceae)	X	-	X	X
<i>Nymphidium minuta</i> Druce, 1904	BTEJO	<i>Inga</i> sp. (Fabaceae)	-	-	X	X
<i>Nymphidium manutus</i> (Cramer, 1775)	BTEJO	<i>Sema</i> sp. (Fabaceae)	-	-	X	X
<i>Emesis diogenia</i> Prittwitz, 1865	GRUNA	Desconhecida	-	-	-	X
<i>Eurybia</i> sp.	BTEJO	<i>Costus</i> sp. (Zingiberaceae)	-	-	X	-
<i>Audre epilus signata</i> (Stichel, 1910)	UCAMP	<i>Turnera ulmifolia</i> (Turneraceae)	-	-	X	X
<i>Theope</i> sp.	BTEJO	Coletado como pupa em Solanaceae	-	-	X	X
<i>Thisbe irenea</i> (Stoll, 1780)	GENEB	<i>Croton priscus</i> (Euphorbiaceae)	X	X	X	X

Espécie		Origem do material	Planta hospedeira	O	1°	L	P
Hesperiidae							
<i>Urhanus proteus</i> (Linnaeus, 1758)	JAPUI		diversas Fabaceae	X	X	X	X
<i>Astraptes fulgerator</i> (Walch, 1775)	GENEB		<i>Celtis spinosa</i> (Ulmaceae)	X	X	X	X
<i>Polythrix caurus</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	GENEB		<i>Bignoniaceae</i>	-	-	X	X
<i>Talides srgestus</i> Cramer, 1775	JAPUI, BTEJO		<i>Heliconia</i> sp. (Musaceae)	-	-	X	X
<i>Cogia calchas</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	UCAMP		<i>Mimosa pudica</i> (Fabaceae)	-	-	X	X
<i>Sosstrata festiva</i> Erichson, 1848	BTEJO		<i>Piper</i> sp. (Piperaceae)	-	-	X	X
<i>Quadrus cerealis</i> (Stoll, 1782)	JAPUI		<i>Piper</i> sp. (Piperaceae)	X	X	X	X
<i>Celaenorhinus similis</i> Hayward, 1933	GENEB		<i>Ruellia breviflora</i> (Acanthaceae)	-	-	X	X
<i>Saturnus tiberius conspicuus</i> (Bell, 1941)	GENEB		<i>Cerdaria poiretiana</i> (Poaceae)	-	-	X	X
<i>Cymaenes gisca</i> Evans, 1955	UCAMP		<i>Panicum maximum</i> (Poaceae)	X	X	X	X
<i>Velilius stictomenes</i> (Butler, 1877)	UCAMP		<i>Paspalum notatum</i> (Poaceae)	-	-	X	X
<i>Perichares philetas aurina</i> Evans, 1955	UCAMP		<i>Panicum maximum</i> (Poaceae)	X	X	X	X

1- grande parte confirmada em Tyler *et al.*, 1994, e do material do Prof. K. Brown Jr.

Tabela 6 - distribuição dos estados de caracteres nas 96 espécies de Nymphalidae estudadas.

chia	2000000000 0010000000 0010001000 000-000010 00010000-00 1001000000 -01011110 0000000101 0000110101 1100000000 -00 00000000-00
tgcl	2000000000 0010000000 0010001000 -001-00-1- 000001---0 0102110010 1000100000 11100000---0 001011010 1000100000 -00 000000-00
eria	2000000000 0010000000 0010001000 000-00001-0 000001---0 0102110010 0000100000 11100000---0 001011010 1000100000 -00 000000-00
phph	2001000000 0010000000 0010001000 000-000010 0000000000 0000000100 0000000101 0000110100 1100000000 -00 000000-00
atpp	2001000100 0001000000 0010010000 000-000010 0000000000 0000000100 0000000101 0000110100 1000100000 -00 000000-00
ethg	2001000100 0001000000 0010010000 10110000-1- 000001---0 0102110010 0000100000 11100000---0 001011010 1000100000 -00 000000-00
acpl	2000000000 0010000000 0010010000 000-000010 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
aeen	2000000000 0010000000 0010010000 000-000010 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
lomag	0000000000 0010000000 0010010000 000-000010 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
pdpc	2000000000 0010000000 0010010000 000-000010 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
vier	2000000000 0010000000 0010010000 000-000010 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
cthy	2000000000 001-000000 0010010000 000-000011 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
dijn	2000000000 0010000000 0010010000 000-000011 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
ddph	2000000000 001-000000 0010010000 000-000011 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
driu	2000000000 0000000000 0010010000 000-000011 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
agvn	2000000000 0000000000 0010010000 000-000011 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
ptwk	2000000000 0000000000 0010010000 000-000011 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
euih	2000000000 0000000000 0010010000 000-000011 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
hler	2000000000 0000000000 0010010000 000-000011 0000000000 0000000100 0000000101 0000110000 0000000000 00 000000-00
	0000211021 2000100011 1011000-00 0010010000 0102110010 1010200000 0110010-00 ---101000 0000000010 0000100000 01001-00 ---0 0000
lbn	<i>Libytheana carinenta</i> , tizo – <i>Tellervo zoilus</i> , dipl – <i>Danaus plexippus</i> , lycl – <i>Lycorea cleobaea</i> , abr – <i>Anetia briarea</i> , auoc – <i>Anetia ochrea</i> , thua – <i>Tithorea harmonia</i> , mild – <i>Melinaea ludoviciana</i> , mith – <i>Methona themisto</i> , mnly – <i>Mechanitis lysimnia</i> , hini – <i>Hypothiris ninonia</i> , idtr – <i>Ithomia drymo</i> , diide – <i>Dirceina dero</i> , hted – <i>Heitronia agathina</i> , crv – <i>Charaxes varanes</i> , zait – <i>Zaretis yitis</i> , sdmt – <i>Siderone marthesia</i> , hycl – <i>Hypna clytenestra</i> , csfa – <i>Consul fabius</i> , mery – <i>Memphis ryphea</i> , dxag – <i>Doxocopa agathina</i> , atar – <i>Asterocampa argus</i> , cabu – <i>Catinaga buddha</i> , biac – <i>Bia actorion</i> , ahar – <i>Antirhea archaea</i> , moac – <i>Morpho achilles</i> , inon – <i>Taenaris onoia</i> , eoch – <i>Caerols chorineus</i> , bras – <i>Brasolis asyra</i> , dmna – <i>Dynastor napolpon</i> , opin – <i>Opsiphanes invrais</i> , dmcn – <i>Dasyophthalma creusa</i> , eury – <i>Eryphanis reevesi</i> , cgb1 – <i>Coligo beltrao</i> , mild – <i>Melanitis leda</i> , pmfo – <i>Penthema formosana</i> , hdi – <i>Haetera diaphana</i> , pila – <i>Pierella lantana</i> , eoty – <i>Ereona tisiphone</i> , popa – <i>Parapaeoniales parepa</i> , talc – <i>Taygetis laches</i> , paph – <i>Paryphthimoides phronius</i> , peoc – <i>Pareupterychia ocirhoe</i> , gdmu – <i>Gordariana muscosa</i> , npfa – <i>Nepitis laeta</i> , adsy – <i>Adelpha syrus</i> , hmdn – <i>Hammanumida daedalus</i> , cyth – <i>Cyrestis thyodamas</i> , mape – <i>Marpesia petreus</i> , hsod – <i>Histrio odius</i> , smbl – <i>Smyrna blomfieldia</i> , codi – <i>Colobura dire</i> , eadl – <i>Eurytela dryope</i> , bbhy – <i>Biblis hyperia</i> , mshy – <i>Mestra hyperma</i> , cintu – <i>Catonephele numilia</i> , caph – <i>Cydella phaeyla</i> , shi – <i>Saitya natlensis</i> , ebe – <i>Enica bechiana</i> , emth – <i>Ectima thecla</i> , help – <i>Hamadryas laothoe</i> , nifl – <i>Nice flavilla</i> , epor – <i>Epiphile oreia</i> , dcl – <i>Diachria clymena</i> , chly – <i>Callicore hydaspe</i> , clso – <i>C. sorana</i> , dymp – <i>Dynamine myrma</i> , vny – <i>Vanessa myrina</i> , hale – <i>Hypanartia lethe</i> , anam – <i>Anartia amathea</i> , stst – <i>Siproeta stelenes</i> , jnev – <i>Junonia evarete</i> , cha – <i>Chirosyne lacinia</i> , tglc – <i>Tegosa claudina</i> , etla – <i>Erestia lansdorffii</i> , phph – <i>Phalaena phalantha</i> , arpp – <i>Argynnis paphia</i> , ethg – <i>Euploea hegesia</i> , acpn – <i>Actinote pellexa</i> , aeen – <i>Acraea encedon</i> , bmag – <i>Bemaitistes aganice</i> , pdpc – <i>Pardopsis punctatissima</i> , vieri – <i>Vindula erota</i> , chly – <i>Cethosia hypsea</i> , diju – <i>Dione jutta</i> , agyn – <i>Agraulis vanillae</i> , pwk – <i>Philactinia vermickei</i> , euib – <i>Eueides isabellae</i> , hler – <i>Heliconius erato</i>

Caracteres de Nymphalidae

OVOS

Os ovos de borboletas foram pouco usados em sistemática exceto por alguns caracteres mais evidentes (DeVries *et al.*, 1985; Tyler *et al.*, 1994; Freitas *et al.*, 1997), com exceção aos trabalhos de Motta (1989) com Ithomiinae. No trabalho de Motta (1989), diversos caracteres de micrópila e topografia coriônica foram usados com êxito. Os ovos são comumente reconhecidos como o primeiro estágio de desenvolvimento de um inseto, mas são mais corretamente interpretados como refletindo caracteres das fêmeas, com muitas pressões ambientais dependendo do substrato onde são colocados, microclima e potenciais predadores (Motta, 1989; K. S. Brown, com. pess.).

1–Cor do ovo: [branco=0] [verde=1] [amarelo/vermelho=2] – Ovos brancos são encontrados em *Libytheana*, e em diversos Pieridae.

2–Ovo com pelos no corion: [ausente=0] [presente=1] – Ovos sem projeções ou prolongamentos são os primitivos em todos os grupos de borboletas; a presença de quaisquer estruturas no córion foi considerado como apomorfia. Pelos no córion são encontrados apenas em uns poucos Eurytelinae da tribo Biblidini.

3–Razão comprimento/diâmetro: [maior que 1,0=0] [entre 0,6 e 1,0=1] [menor ou igual a 0,6 (hemisféricos)=2] – Este caráter foi adaptado de Motta (1989). Ovos nem longos nem achataados são primitivamente encontrados em Nymphalidae. Um achatamento gradual parece ter ocorrido em diversos grupos, culminando com os ovos hemisféricos de Morphini (Fig. 1C).

4–Forma: [esferóide (ovoide, alongado ou hemisférico)=0] [trapezóide/truncado=1] [com coroa=2] – O formato ovóide ou arredondado é o considerado primitivo para os Papilionoidea; qualquer formato que se distancie deste é considerado como apomórfico (Fig. 1D).

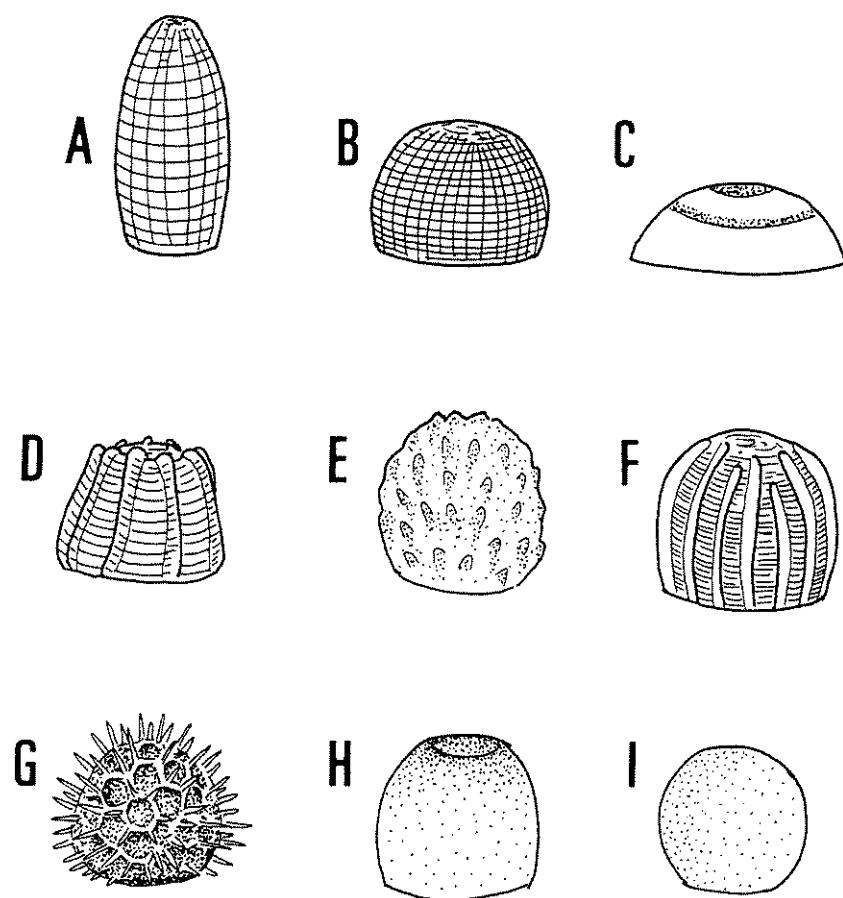


Figura 1 - Tipos de ovos de Nymphalidae. A - *Mechanitis*, B - *Heterosais*, C - *Morpho*, D - *Myscelia*, E - *Ectima*, F - *Doxocopa*, G - *Adelpha*, H - *Memphis*, I - *Pareuptychia*. As figuras não estão em escala.

5–Estrias longitudinais: [normais/reduzidas=0] [ausentes=1] – Este caráter foi adaptado de Motta (1989). A perda e ganho de estrias ocorreu diversas vezes em Lepidoptera, no entanto, a presença de estrias transversais e longitudinais pode ser considerado estado primitivo em Nymphalidae. Neste caráter, o estado apomórfico é o de ovos sem estrias longitudinais visíveis (Fig. 1H, I).

6–Estrias longitudinais: [normais/reduzidas=0] [muito marcadas em relevo=1] – Na maioria dos Nymphalidae, incluindo *Libytheana*, as estrias transversais e longitudinais possuem o mesmo grau de destaque em relação ao cório. Em alguns poucos subgrupos as estrias longitudinais são em relevo, como carenas finas bem destacadas (Fig. 1F).

7–Número de estrias longitudinais: [menos de 30=0] [mais de 30=1] – Este caráter foi adaptado de Motta (1989). O número de estrias longitudinais em quase todos os Nymphalidae (incluindo *Libytheana*) varia entre 8 e 25. Alguns representantes de Nymphalidae (principalmente os Brassolinae) possuem número muito superior a este (de 30 a 50), considerado o estado apomórfico.

8–Estrias longitudinais: [a maioria chega ate o topo=0] [muitas acabam perto a metade da altura=1] – Em *Libytheana* e em vários outros Pieridae, as estrias longitudinais são contínuas desde a base do ovo até próximo ao topo. Em algumas espécies (principalmente os Argynnini sensu Harvey, 1991), várias estrias se anastomosam próximo à metade da altura.

9–Forma das células: [quadrangulares=0] [outras=1] – Como no caráter nº2, células quadrangulares (quadradas ou retangulares) são encontradas em quase todos os Nymphalidae, incluindo Libytheinae. Algumas espécies possuem células hexagonais ou com formatos outros que quadrangulares, considerado apomórfico para este caráter (Fig. 1G).

10–Estrias transversais: [normais/reduzidas=0] [ausentes=1] – A presença de estrias transversais no córion pode ser considerado estado primitivo em Nymphalidae (como explicado para o caráter nº 5).

11–Encontro das estrias com espinhos se projetando: [ausente=0] [presente=1] – Este tipo de escultura do córion é conhecido apenas em *Historis* (ver figura em Muyshondt & Muyshondt, 1979) e nos Limenitidinae, como *Neptis* e *Adelpha* (Fig. 1G), e sua presença foi considerado apomorfia.

12-Concavidade no topo do ovo: [ausente=0] [presente=1] – Em grande parte dos Nymphalidae, incluindo Libytheinae, o topo do ovo é convexo, pontiagudo ou achatado; poucas vezes é côncavo formando uma depressão pronunciada (Fig. 1H).

13-Oviposição: [ovos isolados=0] [agrupados=1] – Tipicamente um caráter de comportamento de fêmeas. Ovos isolados são considerados primitivos em quase todos os grupos de Papilioidea (ver discussão sobre Ithomiinae em Brown & Freitas, 1994).

14-Posição do ovo na folha: [sob a folha=0] [sobre a folha=1] – Caráter ecológico-comportamental de fêmeas. Ovos na superfície inferior das folhas são o caráter primitivo para Nymphalidae.

15-Ovo fecundado com marcas circulares no topo: [ausente=0] [presente=1] – Este é um caráter de embriologia. Nos Brassolinae, Morphinae e em *Bia*, o ovo fecundado apresenta um ou mais círculos concêntricos (em geral avermelhados) visíveis no topo do ovo, envolvendo a região micropilar. Estas marcas aparecem poucas horas após a oviposição, sendo um bom indício de que o ovo é fecundado. A presença deste caráter foi considerado estado apomórfico (Fig. 1C).

PRIMEIRO ESTÁDIO

O primeiro estádio tem sido considerado como entre os mais conservadores em termos de morfologia básica, com todas as cerdas e tubérculos ocorrendo em números pares e em simetria. Esta simetria indica que a larva de primeiro estádio é o resultado final da divisão celular embrionária progredindo em termos de enésima potência de 2 (Igarashi, 1984). A nomenclatura das cerdas do corpo seguiu Hinton (1946) (Fig. 2), que reconheceu dois tipos de cerdas primárias nas larvas, as cerdas microscópicas ou propioreceptoras e as cerdas longas ou táteis. O primeiro tipo tem pouca variação dentro de toda a ordem Lepidoptera e não foi considerado nas análises, enquanto o segundo tipo é mais variável em número e posição e tem sido muito útil na sistemática de borboletas (Nakanishi, 1988; Motta, 1998). Caracteres gerais de cor e presença de estruturas especiais como os usados por Brown & Freitas (1994), foram extendidos também para todos os Nymphalidae.

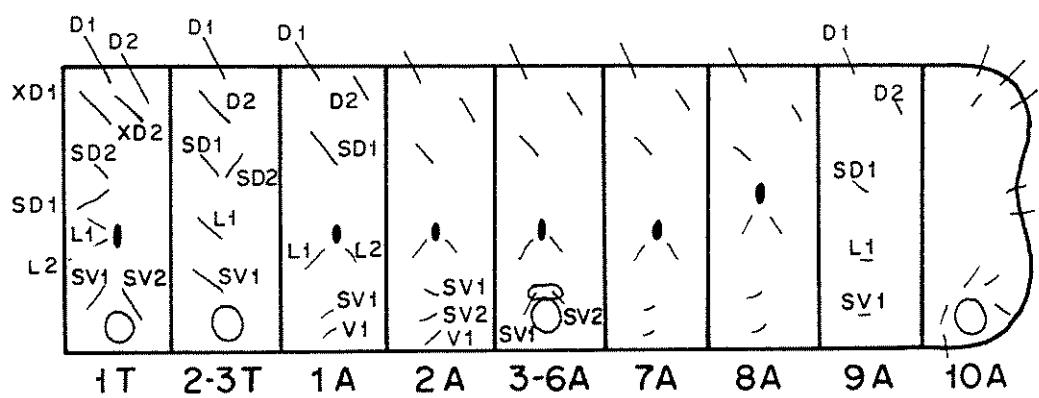


Figura 2 - Esquema de larva de primeiro estádio ilustrando as cerdas e seus nomes (segundo Nakanishi 1988).

16–"Cauda bífida" no último (10º) segmento abdominal: [ausente=0] [presente=1] – Essa estrutura aparece em larvas satiróides, como um par de projeções (de tamanho variável) no último segmento do abdômen. Larvas sem cauda bífida são encontradas em Libytheinae (*Libytheana* e *Libythea*), em todos os Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, e em diversos outros grupos de Lepidoptera (Fig. 3). Por isso, a presença de cauda bífida foi considerado estado apomórfico.

17–Pernas: [escuras=0] [claras=1] – Uma tendência para a perda de pigmentos escuros nas estruturas larvais já havia sido notada em Ithomiinae (Brown & Freitas, 1994). Em Nymphalidae, pernas escuras foram consideradas primitivas, uma vez que são presentes em Libytheinae e em outras famílias de borboletas.

18–Propernas: [com lateral escura=0] [com lateral clara=1] – mesma explicação que para o caráter anterior (embora *Libytheana carinenta* seja apomórfica para este caráter).

19– “Crochets” das propernas: [até 25=0] [25 a 50=1] – Este caráter e o próximo foram adaptados de Motta (1998). Em quase todos os Nymphalidae estudados, incluindo *Libytheana*, o número de crochets nas propernas de larvas de 1º estádio varia entre 7 e 20. Um número superior a 25 foi considerado apomorfia dentro de Nymphalidae.

20– “Crochets” das propernas: [8 ou mais=0] [menos de 8=1] – Apenas duas espécies estudadas apresentaram número de crochets nas propernas inferior a 8; este foi considerado como estado apomórfico.

21–Botões de filamentos: [ausentes=0] [presentes=1] [perda secundária=2] – Este caráter é exclusivo do ramo Tellervinae/Danainae/Ithomiinae, e foi definido como plesiomorfia deste grupo (Ackery & Vane-Wright, 1984; Brown & Freitas, 1994). Em Nymphalidae como um todo, a presença de tubérculos é uma sinapomorfia da linhagem danaóide, sendo o estado "1" considerado apomórfico deste ramo; a ausência de tubérculos em alguns Ithomiinae foi considerada como uma perda secundária neste grupo (Brown & Freitas, 1994).

22–Padrão de anéis: [ausente=0] [presente=1] [modificado em outros padrões=2] – Como no caráter anterior, o padrão de coloração de anéis contrastantes é apomórfico na linhagem danaóide (Danainae/Tellervinae/Ithomiinae); a sua modificação nos gêneros “avançados” de Ithomiinae pode ser considerado como mais um passo nesta série de transformação (Figuras em Brown & Freitas, 1994).

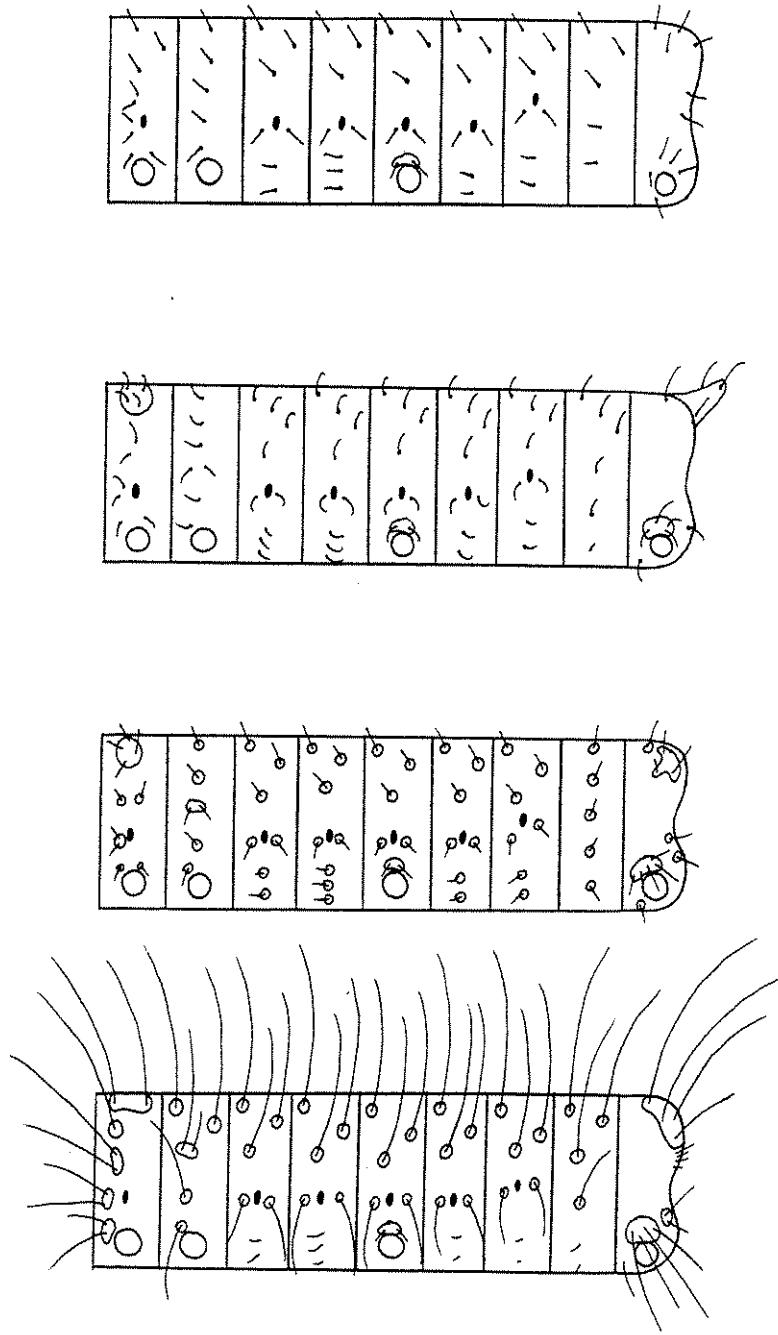


Figura 3 - Esquemas de larvas de primeiro estádio mostrando os principais tipos de cerdas e quetotaxia encontrados. De cima para baixo, *Libytheana*, *Prepona*, *Myscelia* e *Euptoieta*.

23–Tamanho relativo das cerdas: [curtas (< altura do segmento)=0] [médias a longas (\geq altura do segmento)=1] – Em *Libytheana* e em muitos Pieridae, as cerdas das larvas de 1º estádio são muito curtas. Apenas em alguns grupos de Nymphalidae (Nymphalinae e Morphinae) as cerdas primárias são iguais ou mais longas que a altura do segmento (Fig. 3).

24–Cerdas: [escuras=0] [claras=1] – Em grande parte dos Nymphalidae e em *Libytheana* as cerdas são escuras ou pretas; esse foi considerado estado plesiomórfico do caráter.

25–Cerdas: [com base esclerosada=0] [sem base esclerosada=1] – Larvas de 1º estádio de *Libytheana* e de vários outros Nymphalidae possuem as cerdas inseridas em soquetes esclerosados (Fig. 3), considerado estado plesiomórfico.

26–Número de cerdas SD no T2 e T3: [uma=0] [duas a cinco=1] – Uma única cerda SD nos segmentos T2 e T3 é encontrado em *Libytheana* e em alguns Satyrinae; foi considerado estado plesiomórfico em Nymphalidae.

27–Cerda SD adicional nos segmentos abdominais: [ausente=0] [presente=1] – A presença desta cerda adicional já havia sido notada por Motta (1998) nos Ithomiinae e Danainae, sendo considerada apomorfia da linhagem danaóide. Esta cerda também foi encontrada em *Prepona chalciope* (Fig. 3). Todos os outros Nymphalidae não possuem esta cerda adicional.

28–Protórax com cerda XD adicional (total 4): [ausente=0] [presente=1] – *Libytheana* possui apenas três cerdas XD, o que foi considerado o estado plesiomórfico deste caráter (Fig. 3). Uma XD adicional aparece em diversos grupos de Nymphalidae; foi considerado o estado apomórfico.

29–Placa protorácica: [presente=0] [ausente=1] – Uma placa protorácica esclerosada é encontrada em vários gêneros de Nymphalidae, incluindo *Libytheana*. Em alguns gêneros de algumas linhagens a placa é dividida em duas ou mais, ou mesmo ausente (Fig. 3).

30–Cápsulacefálica: [escura=0] [clara=1] – Cápsulas escuras são as mais comuns em grupos primitivos de borboletas; a perda de pigmentos foi aqui considerada apomórfica (ver também Brown & Freitas, 1994)

31–Manchas claras na capsulacefálica: [ausentes=0] [presentes=1] – Em cápsulas pigmentadas, a presença de áreas claras (sem pigmento) pode ser considerado o estado apomórfico em diversos grupos de borboletas.

32–Cápsulacefálica: [sem protuberâncias=0] [com um par de protuberâncias=1] – A ausência de escolos cefálicos é o estado primitivo para os Nymphalidae (*Libytheana* tem cápsula

lisa) assim como para o resto das borboletas e mesmo Lepidoptera. Nos Nymphalidae, um par de protuberâncias (“escolos”) na cápsula das larvas de primeiro estádio é exclusivo dos Satyrinae; este foi considerado o estado apomórfico.

33–Cápsulacefálica: [poucascerdas=0] [muitascerdasapilosa=1] – Cápsulas pilosas são encontradas apenas em um pequeno grupo de Nymphalidae (Morphinae e Brassolinae), definindo assim o estado apomórfico deste caráter.

34–Cápsulacefálica pilosa: [pelossimples=0] [peloespatulados=1] – Para as espécies que possuem a cápsulacefálica pilosa, os pelos largos ou espatulados podem ser considerados estado apomórfico.

35–Abertura do “pescoço”: [no mesmo plano do resto da cápsula=0] [projetando-se como umtubo=1] – O “tubo” formado pela abertura do “pescoço” da larva é ausente em *Libytheana* e em grande parte dos Nymphalidae, assim, este estado (comum na linhagem satíroide) foi considerado caráter apomórfico em Nymphalidae.

36–Terceiroocelomaiorqueosrestantes: [ausente=0] [presente=1] – O terceiroocelo mais desenvolvido que os restantes só é encontrado em alguns Satyrinae (Miller, 1968; Sourakov, 1997), sendo este considerado o estado apomórfico deste caráter.

ÚLTIMO ESTÁDIO

Larvas de último estádio são muito informativas, pois mostram diversos caracteres e estruturas morfológicas desenvolvidos até o seu máximo, em grande parte das quais sendo de razoável facilidade para identificação das homologias e definir séries de transformação. Por outro lado, o último estádio deve estar muito mais sujeito a convergências e adaptações diversas, adicionando um pouco de “ruído” no conjunto de caracteres. Caracteres de larvas de último estádio foram usados com êxito por Francini (1992), Brown & Freitas (1994), Tyler *et al.* (1994) e Freitas *et al.* (1997), em Acraeinae, Ithomiinae, Papilionidae e Eurytelinae respectivamente (há muitos exemplos adicionais na literatura, desde o trabalho clássico de Müller, 1886), evidenciando relações de parentesco não óbvias nos adultos. As Figuras 4 e 5 mostram exemplos de larvas de último estádio de diversos Nymphalidae escolhidos, ilustrando grande parte das principais estruturas morfológicas importantes, complementadas pelo esquema da Figura 6. O

caráter 102 é do segundo estádio, mas foi incluído nesta seção por ser um caráter relacionado ao último estádio mas que aparece cedo nas larvas de um pequeno grupo de Nymphalinae.

GERAL

37–Pernas: [pretas/marrons/vermelhas=0] [sem cor/claras=1] – Como no caso das cápsulascefálicas de 1º estádio, a perda de pigmentos é considerado apomorfia em Nymphalidae.

38–Propernas: [pretas=0] [sem preto=1] – Como no caráter anterior, propernas com placa lateral escura são presentes em vários grupos primitivos de borboletas; a perda dos pigmentos é considerado estado avançado em Nymphalidae.

39– “Crochets” laterais nas propernas de larvas de 5º estádio: [presentes ou reduzidos=0] [ausentes=1] – Este caráter foi adaptado a partir de Scott (1985). Apenas *Libytheana* possui os crochets (reduzidos) laterais nas propernas das larvas. Estes crochets laterais estão presentes em Hesperiidae, e reduzidos em alguns Lycaenidae e Papilionidae; a presença destes foi considerado o estado plesiomórfico do caráter (mesmo se Scott, 1985, usa a presença destes crochets em Libytheinae como estado apomórfico).

40–Faixa lateral: [presente=0] [ausente=1] – *Libytheana* e vários outros grupos de borboletas (incluindo diversos Pieridae) possuem uma faixa lateral nas larvas (Fig. 4A,H,I), definindo assim o estado plesiomórfico deste caráter.

41–Faixas longitudinais adicionais no corpo: [ausentes=0] [presentes=1] – Ainda que a faixa lateral nas larvas de Nymphalidae seja considerado estado primitivo, a presença de faixas adicionais é considerado avançado nos Nymphalidae, pois estão ausentes nos grupos externos e em *Libytheana*, sendo presentes principalmente em alguns Satyrinae e Brassolinae (Figs. 4T,U,V,W).

42–Padrão de anéis: [ausente=0] [presente=1] [perda secundária=2] – Este caráter segue os caracteres 21 e 22; o padrão de anéis contrastantes em larvas de último estádio é caráter apomórfico para Danainae/Tellervinae/Ithomiinae, ainda que também seja encontrado em algumas poucas espécies de Nymphalinae (como *Vanessa*). Como já discutido para larvas de primeiro estádio, no grupo danaóide a perda do padrão de anéis é considerado avançado segundo Brown & Freitas (1994) (Fig. 4B-F).

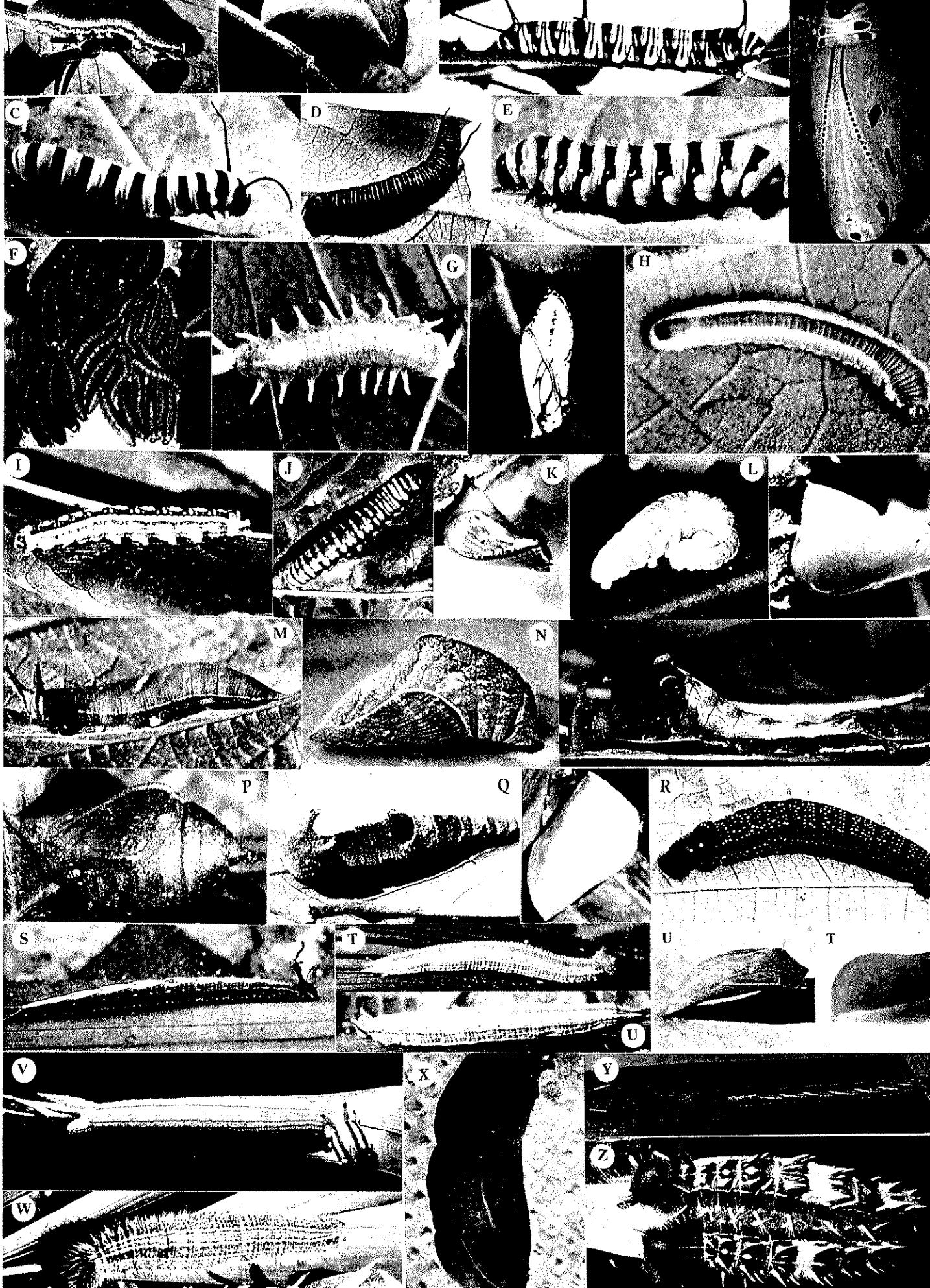


Figura 4 (página em frente) - Larvas de último estádio e pupas de Nymphalidae. Cada espécie está indicada por uma letra (fotos de K. S. Brown e do autor, exceções indicadas na legenda). **Libytheinae:** **A**, *Libytheana carinenta*, Campinas, SP, Brasil. **Danainae:** **B**, *Danaus gilippus*, Japi, SP, Brasil; **C**, *Lycorea cleobaea*, Colorado, RO, Brasil (larva) e São Sebastião, SP, Brasil (pupa). **Tellervinae:** **D**, *Tellervo zoilus* (A. B. Orr), Cairns, Queensland. **Ithomiinae:** **E**, *Methona megisto*, Theobroma, RO, Brasil; **F**, *Placidula euryanassa*, São Vicente, SP, Brasil; **G**, *Mechanitis lysimnia*, Campinas; **H**, *Hyaliris excelsa* (W. Haber), Monteverde, Costa Rica; **I**, *Pteronymia euritea*, Angelo Frechiani, ES, Brasil; **J**, *Ceratinia tutia* (W. Haber), Turrialba, Costa Rica; **K**, *Pteronymia carlia*, Japi; **L**, *Hypoleria adasa*, Japi. **Apaturinae:** **M**, *Doxocopa kallina*, Campinas; **N**, *Doxocopa agathina*, São Vicente. **Charaxinae:** **O**, *Prepona demophon*, Campinas; **P**, *Prepona chalciope*, Campinas; **Q**, *Zaretis itys*, Campinas; **R**, *Memphis morvus*, Campinas. **Biinae:** **S**, *Bia actorion*, Manaus, AM, Brasil. **Satyrinae:** **T**, *Godartiana muscosa*, Japi; **U**, *Capronnieria abretia*, Campinas. **Brassolinae:** **V**, *Dasyophthalma creusa*, Japi; **W**, *Brassolis sophorae*, Foz do Tejo, AC, Brasil; **X**, *Opsiphanes cassiae*, Campinas. **Morphinae:** **Y**, *Antirrhea archaea* (refotografado de Otero & Marigo, 1990); **Z**, *Morpho catenaria*, Capão Bonito, SP, Brasil.

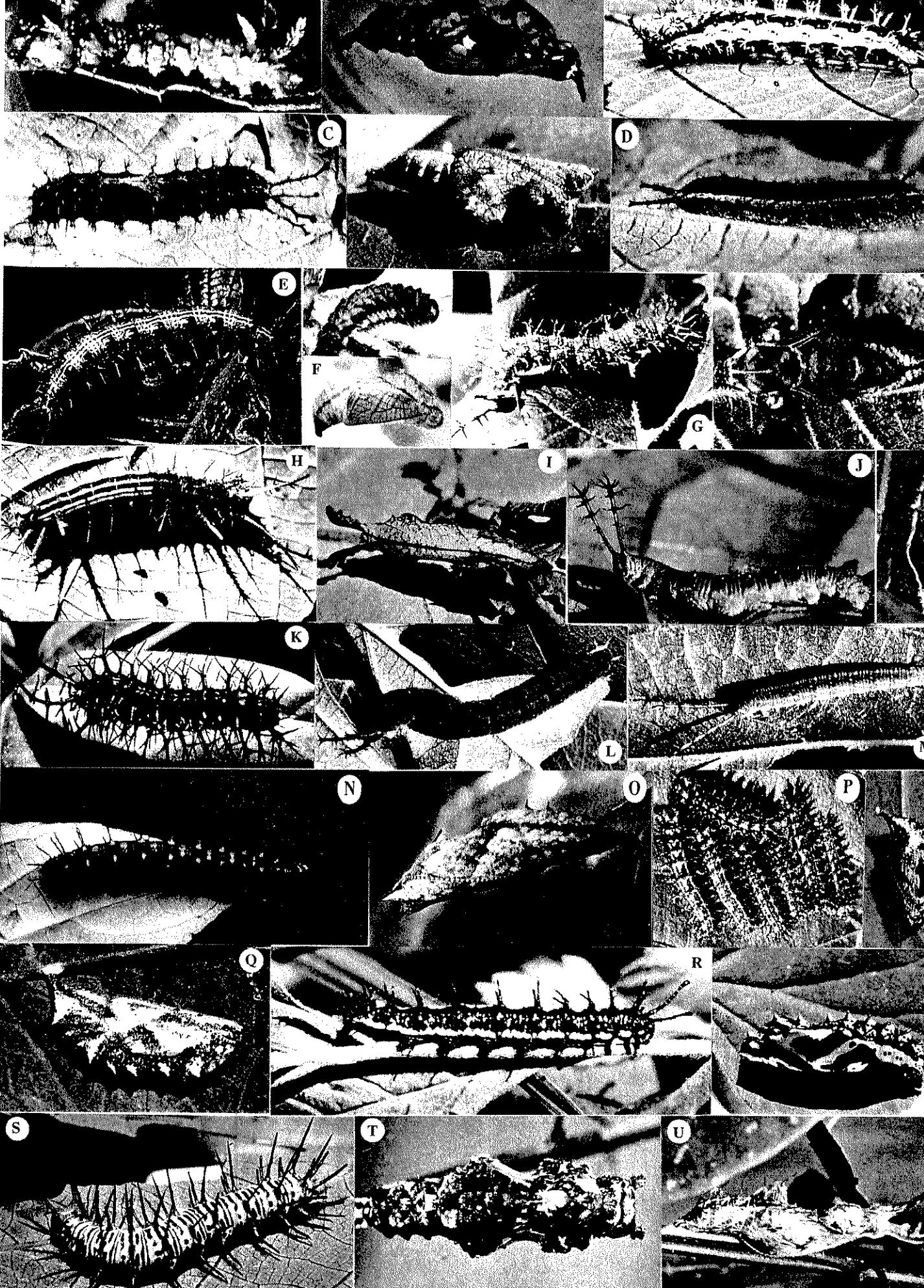


Figura 5 (página em frente) - Larvas de último estádio e pupas de Nymphalidae. Cada espécie está indicada por uma letra (fotos de K. S. Brown e do autor, exceções indicadas na legenda). **Limenitidinae:** A, *Adelpha serpa*, Japi, SP, Brasil. **Nymphalinae, Coloburini:** B, *Smyrna blomfildia*, Campinas, SP, Brasil. **Eurytelinae:** C, *Biblis hyperia*, Campinas; D, *Cybdelis phaesyla*, Japi; E, *Eunica bechina* (P. S. Oliveira), Itirapina, SP, Brasil; F, *Dynamine tithia*, Campinas; G, *Catonephele numilia*, Campinas; H, *Hamadryas arete*, Campinas; I, *Ectima thecla*, São Vicente, SP, Brasil; J, *Callicore hydaspes*, Campinas; K, *Asterope sapphira*, Faro, PA, Brasil; L, *Epiphile huebneri*, Campinas; M, *Diaethria clymena*, Campinas. **Nymphalinae:** N, *Siproeta stelenes*, Campinas; O, *Vanessa myrinna*, Japi; P, *Ortilia ithra*, Campinas; Q, *Junonia evarete*, Campinas. **Heliconiinae:** R, *Euptoieta hegesia*, Campinas; S, *Philaethria wernickei*, Petropolis, RJ, Brasil; T, *Philaethria dido*, Linhares, ES, Brasil; U, *Heliconius erato*, Campinas.

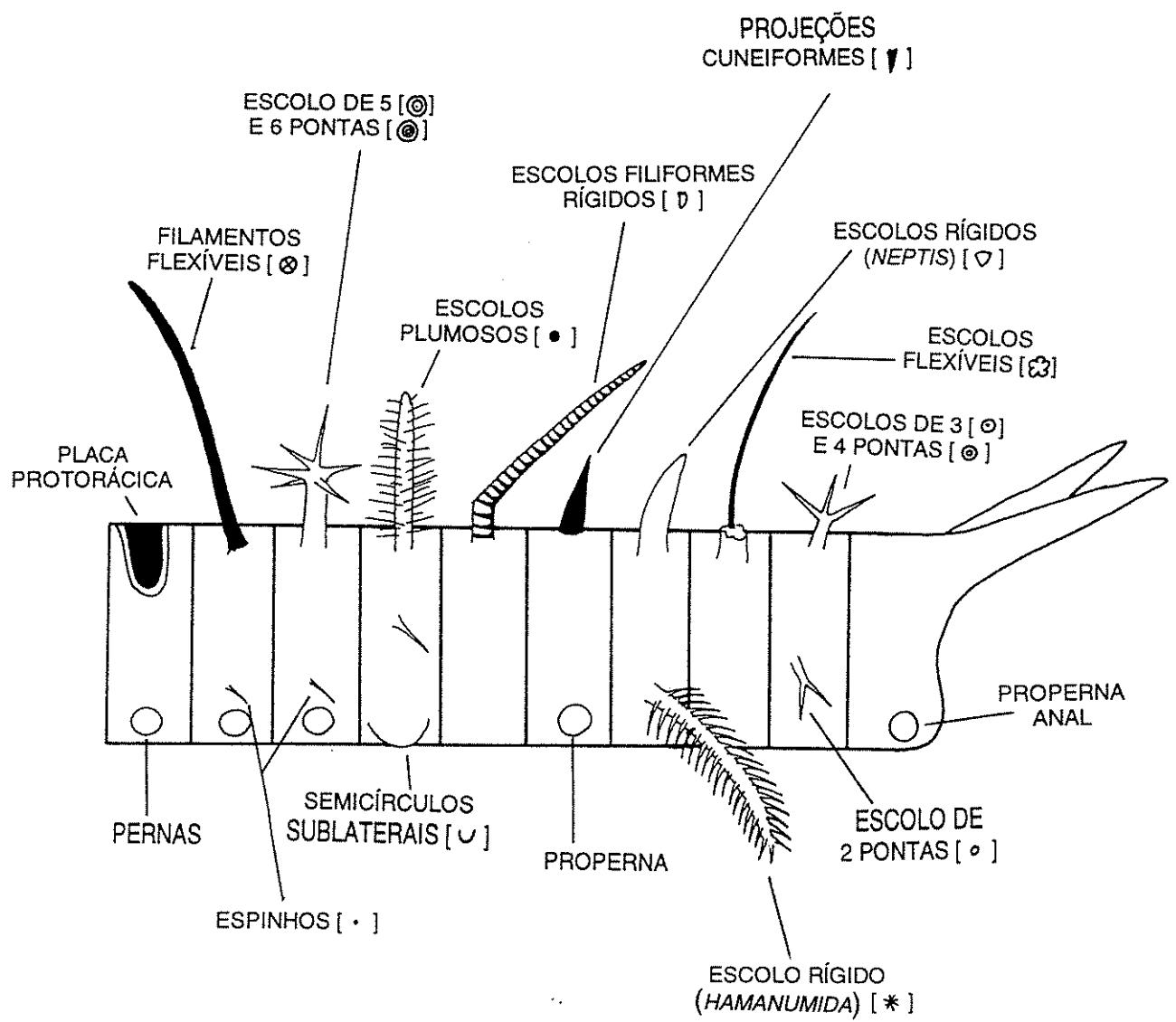


Figura 6 - Esquema de larva de último estádio ilustrando os tipos de estruturas morfológicas possíveis em Nymphalidae. Os símbolos entre colchetes referem-se àqueles usados nas figuras 7 a 10.

43–Coloração do ventre: [claro (verde, branco, amarelo)=0] [escuro (negro, marrom, vermelho)=1] – Apesar da perda de pigmentação ser considerado em outros caracteres como apomorfia, ventre claro é o estado presente em *Libytheana* (Fig. 4A) e em vários Pieridae, sendo considerado estado plesiomórfico deste caráter, e o ventre escuro como estado apomórfico (Fig. 4B-F).

44–Cor da placa anal (ou cauda bífida quando presente): [preta=0] [sem preto=1] – Como nos caracteres nº 37 e 38 de larvas de último estádio, a perda dos pigmentos aqui foi considerado como estado apomórfico.

45–Segmento 1A intumescido e protuberante: [ausente=0] [presente=1] [presente bilobado=2] – Por ser um estado presente em apenas poucos gêneros de Charaxinae (*Prepona*, *Archaeoprepona* e *Agrias*, Fig. 4O), foi considerado como apomorfia deste pequeno grupo, e a presença de projeção bilobada um estado a mais desta série de transformação (Fig. 4Q).

46–Escolos filiformes flexíveis: [ausentes=0] [presentes=1] – Estes escolos são finos, flexíveis e inseridos em estruturas diferenciadas no corpo da larva (ver distribuição na Fig. 7), sendo bem diferentes dos outros tipos de escolos ou filamentos observados em outros Nymphalidae. Este tipo de estrutura é conhecido apenas em *Hypna* até o momento, e é considerado autapomorfia deste gênero (Fig. 6).

47 - Filamentos flexíveis subdorsais no mesotórax: [ausentes=0] [presentes=1] – Este tipo de estrutura está presente apenas no grupo Danainae/Tellervinae/Ithomiinae; uma vez que a presença em qualquer caso está codificada no caráter nº 6 de larvas de 1º estádio, neste e nos dois caracteres seguintes, a presença em cada diferente segmento foi considerada como estado apomórfico (para maiores detalhes ver diferentes fórmulas de distribuição dos filamentos no corpo em Ackery & Vane-Wright, 1984) (Figs. 4B-D).

48–Filamentos flexíveis no metatórax: [ausentes=0] [presentes=1] – A presença de filamentos no metatórax é estado apomórfico (Fig. 4D)

49–Filamentos flexíveis no 8A: [ausentes=0] [presentes=1] – A presença de filamentos no segmento 8A é o estado apomórfico (Fig.4B).

50–Escolos dorsais filiformes rígidos: [ausentes=0] [presentes=1] – Este tipo de estrutura está presente apenas em *Marpesia*, *Cyrestis*, *Dycorrhagia* e alguns gêneros correlatos (incluindo o confuso gênero *Pseudergolis*). Apesar de algumas vezes serem considerados como escolos do

tipo Nymphalidae, aqui estão tratados como estruturas de origem diversa, típicos de um pequeno grupo de Nymphalidae (Cyrestidini *sensu* Harvey, 1991) (Fig. 6).

51–Escolos rígidos: [ausentes=0] [presentes=1] [todos reduzidos=2] – Estas estruturas são os escolos típicos de Nymphalidae, reconhecidos por diversos autores. São rígidas e geralmente com ramificações ou pelos (Figs. 5, 6). A ausência de escolos rígidos em *Libytheana* e nos Pieridae, Papilionidae e Lycaenidae, sugere que este tipo de estrutura seja estado apomórfico para alguns grupos de Nymphalidae. Os escolos aparecem desenvolvidos em diversas linhagens de Nymphalidae; a redução extrema destes escolos em alguns poucos gêneros (Figs. 5J,L,M) é o estado final desta série de transformação.

52–Escolos rígidos: [escuros=0] [claros=1] – Como em alguns outros caracteres ligados ao grau de pigmentação de estruturas gerais das larvas, escolos escuros (pretos ou marrons) são considerados primitivos nos Nymphalidae.

53–Escolos da série mediana e subespiracular quando subdorsais desenvolvidos: [presentes=0] [reduzidos=1] [ausentes=2] – Na grande maioria dos Nymphalidae com escolos, estes são igualmente bem desenvolvidos. Em alguns gêneros de Limenitidinae a série subdorsal é mais desenvolvida, e a mediana e subespiracular são reduzidas (Fig. 5A), podendo desaparecer em alguns gêneros, como *Neptis* e *Hamanumida* (Fig. 8).

54–Escolos rígidos plumosos: [ausentes=0] [presentes=1] – Existem duas formas básicas de escolos rígidos, as vezes um pouco difíceis de serem separadas (Fig. 5, 6). O aparecimento de cada uma destas formas é considerado como apomorfia dos gêneros que os possuem. Os escolos plumosos são típicos de Nymphalinae e Heliconiinae (Figs. 5N,P,R,S).

55–Escolos rígidos plumosos: [longos (> 1/2 do segmento)=0] [curtos (<= 1/2 do segmento)=1] – Escolos plumosos curtos foram observados apenas em *Dione*, sendo considerado autapomorfia deste gênero.

56–Escolos plumosos: [todos de igual tamanho=0] [protorácico maior que os restantes=1] – Em vários Argyniinae (*sensu* Harvey, 1991) e em *Pardopsis*, o par de escolos subdorsais protorácticos é distintamente maior que os restantes (Fig. 5R), sendo esse considerado estado apomórfico deste caráter.

57–Escolos rígidos ramificados: [ausentes=0] [presentes=1] – Esta é a outra forma com que escolos rígidos podem aparecer em Nymphalidae (Fig. 5A-H; Fig. 6), e como no caráter para

escolos plumosos, a presença de escolos ramificados é considerada apomorfia dos gêneros que os possuem.

58–Projeções cuneiformes dorsais: [ausentes=0] [presentes=1] – Este tipo de estrutura só foi visto nos gêneros *Caligo* e *Eryphanis* (Fig. 4X; Fig. 6); foi considerado estado apomórfico deste caráter.

59–Pelos abundantes macios no corpo: [ausente=0] [presentes=1] – Este tipo de cobertura no corpo só foi observada em poucos gêneros de Nymphalidae (*Morpho*, *Caerois*, *Antirrhea* e *Taenaris*) (Fig. 4Y, Z).

60–Cauda bífida: [ausente=0] [presente=1] – Este tipo de forma do último segmento abdominal é ausente em *Libytheana*, em Papilionidae, na maioria dos Pieridae e Lycaenidae (Figs. 4O-W,X,Y).

61–Cauda bífida presente: [curta (\leq 1 vez o segmento 10A)=0] [media (até 4x o segmento 10A)=1] [longa (mais de 4x o segmento 10A)=2] – Comparando-se os gêneros que possuem cauda bífida (usando o mais primitivo global como grupo externo funcional), caudas curtas foram consideradas como plesiomorfia (Fig. 4T-U), com um alongamento gradual como os passos subsequentes desta série de transformação, chegando a uma cauda bífida extremamente longa como em *Antirrhea* (Fig. 4Y).

62–Cauda bífida presente: [livre=0] [soldada=1] – Apenas algumas espécies do gênero *Doxocopa* possuem a cauda bífida soldada; este foi considerado como estado apomórfico, e aparece como autapomorfia de *Doxocopa agathina* na matriz.

63–Semicírculos sublaterais: [ausentes=0] [presentes=1] – Este tipo de estrutura é característico de alguns gêneros de Ithomiinae avançados (Brown & Freitas, 1994); sua presença foi considerada apomorfia dos gêneros que os possuem.

ESCOLOS

Os caracteres de escolos foram avaliados de maneira independente nos grupos que possuem escolos. A separação dos caracteres foi feita analisando-se grupos de escolos que variam juntos, em bloco. Para isto, a distribuição dos escolos em todos os gêneros estudados foi mapeada e comparada por região da larva. Os padrões então obtidos foram resumidos (Figs. 7-10) e os

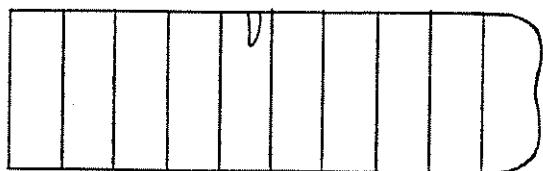
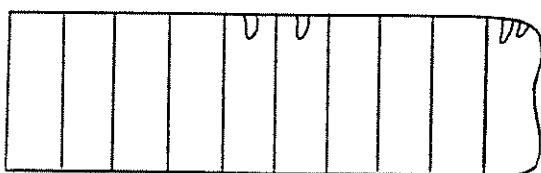
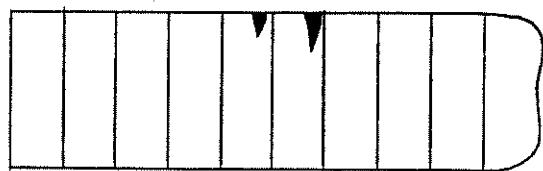
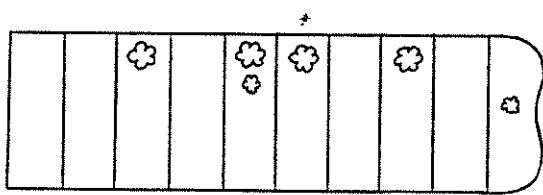
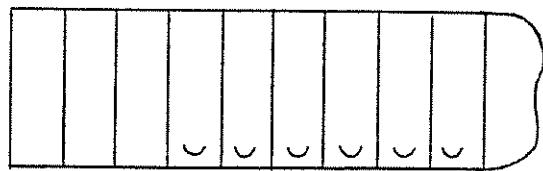
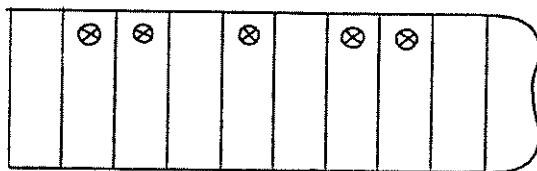
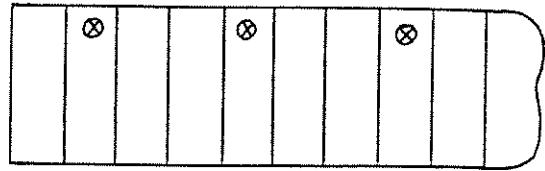
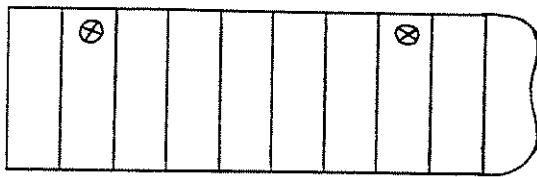
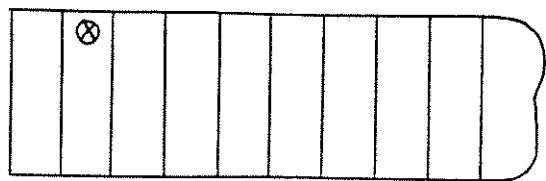
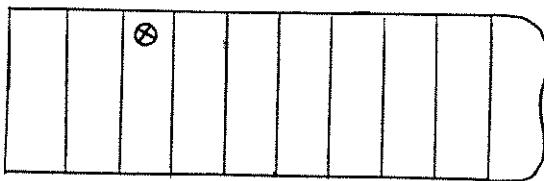


Figura 7 - Principais tipos de distribuição das estruturas (escolos, filamentos, cones, semicírculos) em larvas de último estádio de Nymphalidae. Para símbolos das estruturas ver Figura 6; da esquerda para a direita, de cima para baixo (separados por ponto e vírgula): *Tellervo*; *Lycorea*, *Tithorea* e *Melinaea*; *Danaus plexippus*; *D. gilippus*; *Amauris*; demais Ithomiinae; *Hypna*; *Eryphanis* e *Caligo*; *Marpesia*; *Cyrestis*.

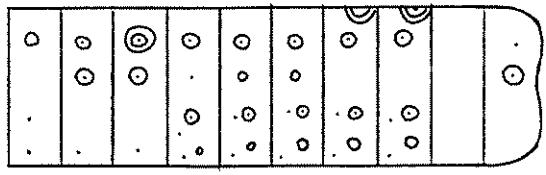
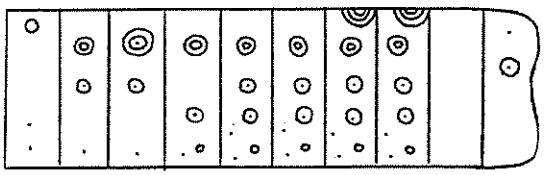
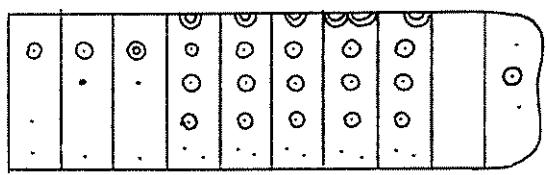
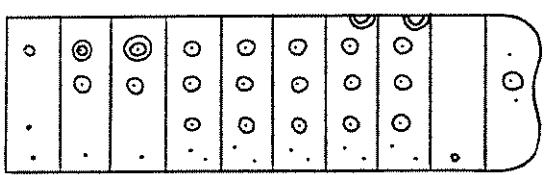
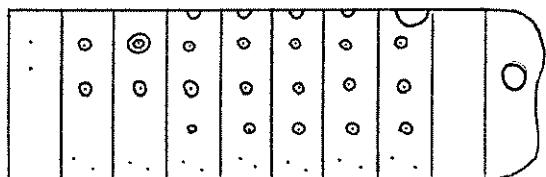
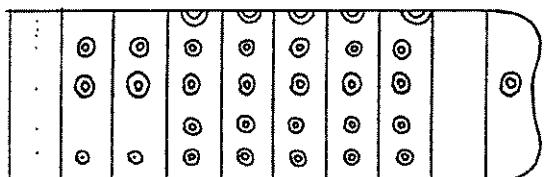
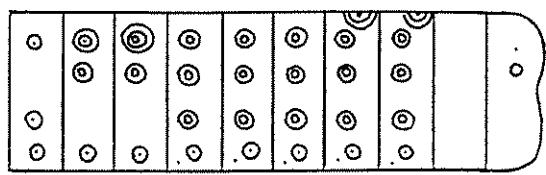
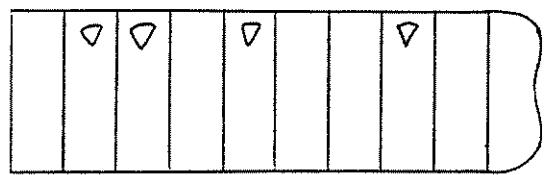
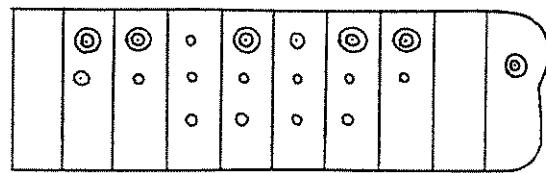
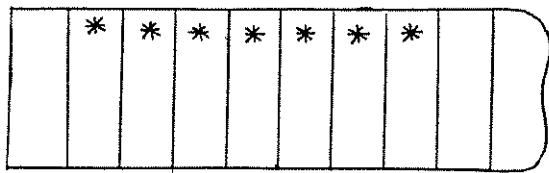


Figura 8 - Principais tipos de distribuição das estruturas (escolos, filamentos, cones, semicírculos) em larvas de último estádio de Nymphalidae. Para símbolos das estruturas ver Figura 6; da esquerda para a direita, de cima para baixo (separados por ponto e vírgula): *Hamanumida*; *Adelpha*; *Neptis*; *Biblis*, *Mestra* e *Eurytela*; *Dynamine*; *Cybdelis*; *Eunica*; *Sallya*; *Hamadryas*; *Ectima*.

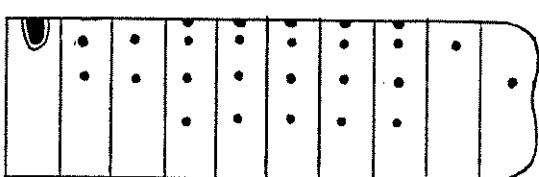
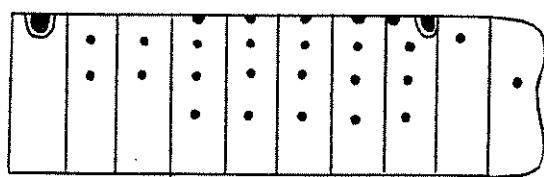
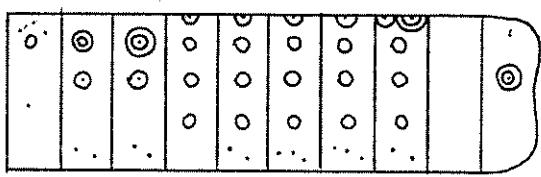
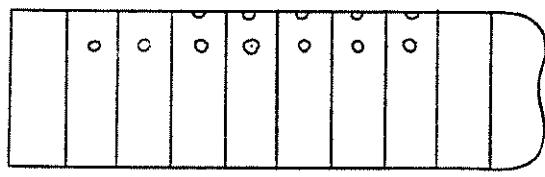
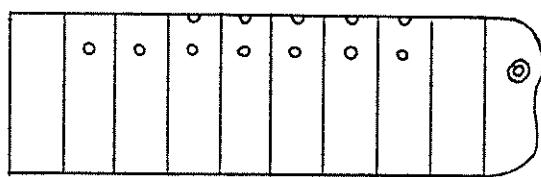
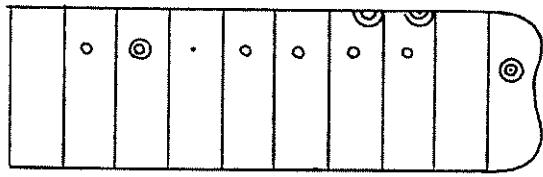
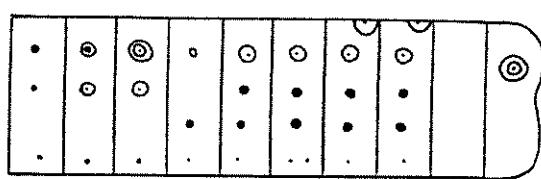
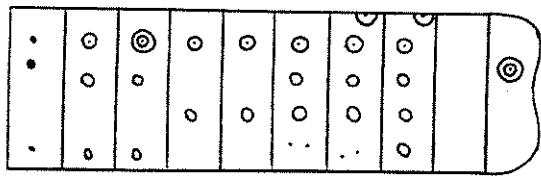
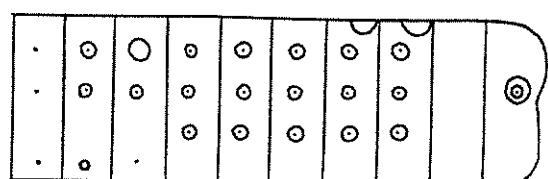
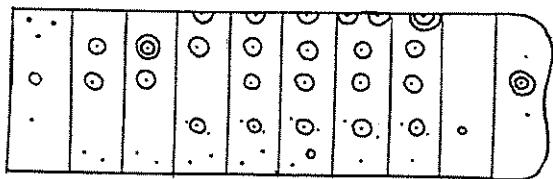


Figura 9 - Principais tipos de distribuição das estruturas (escolos, filamentos, cones, semicírculos) em larvas de último estádio de Nymphalidae. Para símbolos das estruturas ver Figura 6; da esquerda para a direita, de cima para baixo (separados por ponto e vírgula): *Myscelia* e *Catonephele*; *Temenis*; *Nica*; *Pyrrhogryra*; *Epiphile*; *Diaethria*; *Callicore hydaspes*; *C. sorana*; *Hypanartia*; *Vanessa*.

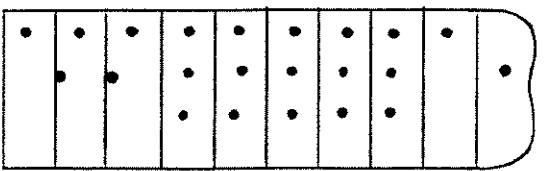
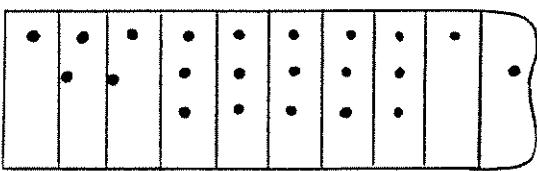
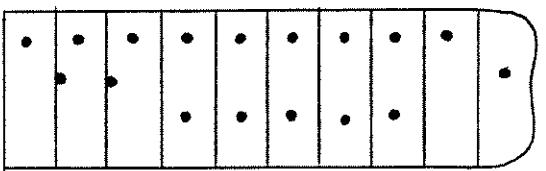
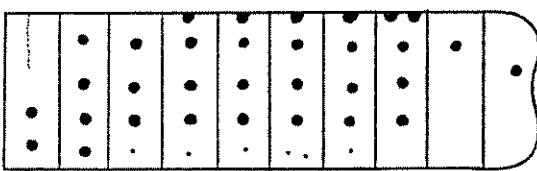
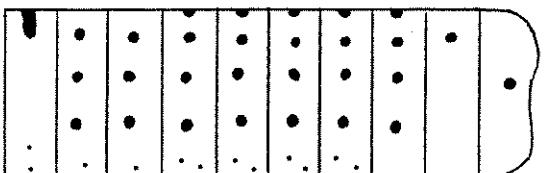
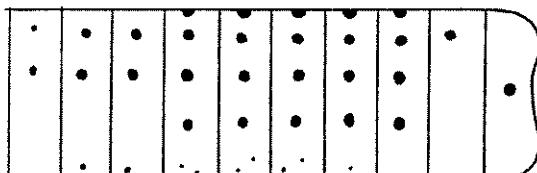
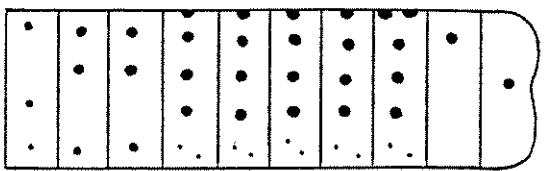
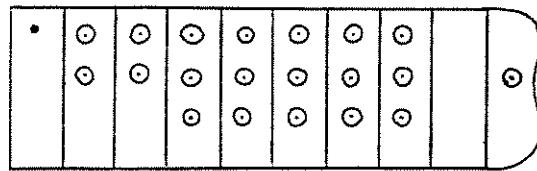
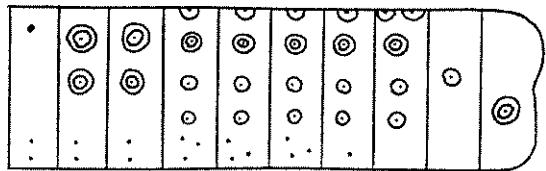
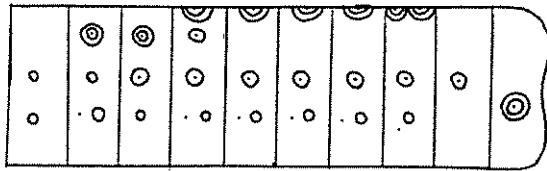


Figura 10 - Principais tipos de distribuição das estruturas (escolos, filamentos, cones, semicírculos) em larvas de último estádio de Nymphalidae. Para símbolos das estruturas ver Figura 6; da esquerda para a direita, de cima para baixo (separados por ponto e vírgula): *Historis*; *Smyrna*; *Colobura*; *Anartia* e *Junonia*; *Siproeta*; *Chlosyne*; *Tegosa* e *Eresia*; *Pardopsis*; Argynninae; Todos Acraeini e Heliconiini (com escolo subdorsas em 1T ausente em *Dryas* e *Heliconius*, e modificado em placa em *Philaethria*).

caracteres foram obtidos a partir destes padrões. Assim, a maioria dos caracteres é simples, do tipo ausente/presente, levando-se em conta que os diversos blocos podem ter surgido e desaparecido de forma independente. Alguns caracteres de perda de escolos foram considerados apomorfias quando sua distribuição foi muito restrita, em poucos gêneros formando subgrupos coesos e em posição terminal (caracteres 73-76, 81 e 88).

SÉRIE DORSAL

64–De 1A até 7A: [ausente=0] [presente=1] [presente em poucos segmentos=2] – A série dorsal de escolos é ausente em grande parte dos Nymphalidae, inclusive alguns Eurytelini (*sensu* Harvey, 1991).

65–Escolo adicional distal em 7A: [ausente=0] [presente=1] – A presença deste escolo foi considerado como apomorfia, uma vez que está ausente em grande parte dos gêneros de Nymphalidae.

66–Escolo adicional proximal em 8A: [ausente=0] [presente=1] – Como no caráter anterior, este escolo também tem distribuição restrita a alguns gêneros de Nymphalidae.

67–Escolo adicional distal em 8A: [ausente=0] [presente=1] – O escolo distal neste segmento pode existir independente da presença do escolo proximal; sua presença também foi considerada estado apomórfico.

SÉRIE SUBDORSAL

A presença da série subdorsal é quase universal no grupo de Nymphalidae com escolos. O bloco 1A-8A está presente em todos os Nymphalidae com escolos; não foi usado como caráter por este motivo. Os blocos restantes (1T, 2-3T e 10A) variam pouco nos Nymphalidae com escolos.

68–Escolo SD em 1T: [ausente=0] [presente=1] [como placa=2] – Escolos subdorsais no protórax estão presentes em alguns dos Nymphalidae com escolos; em alguns poucos gêneros um par de placas esclerosadas se encontra na mesma posição (ou uma placa contínua), o que foi considerada como estado apomórfico deste caráter.

69–Escolo SD em 1T presente: [simples=0] [vários curtos=1] – Quando presentes no protórax, o par de escolos subdorsais pode estar simples, ou na forma de vários escolos curtos. Um par simples foi considerado estado plesiomórfico em Nymphalidae.

70–Escolos SD em 2-3T: [igual em tamanho aos 3-6A=0] [maiores que os 3-6A=1] – A série subdorsal 2-3T é mais desenvolvida (maior e com maior número de subdivisões) que os restantes em todo o grupo dos Eurytelini (*sensu* Harvey, 1991), Coloburini e alguns Limenitidinae.

71–Escolo SD em 10A: [ausente=0] [presente=1] – Um par de escolos anais, considerado como ligado a série subdorsal, está presente em alguns gêneros de Nymphalidae.

SÉRIE MEDIANA

72–Escolo M em 1T: [ausente=0] [presente=1] – Um par de escolos medianos em 1T está presente em alguns gêneros de Nymphalidae com escolos, sendo considerado o estado apomórfico pelo método do grupo externo funcional.

73–Escolos M em 2T e 3T: [presentes=0] [ausentes=1] – O par de escolos medianos em 2T e 3T está presente na maioria dos Nymphalidae com escolos. Estes escolos estão ausentes em apenas 5 dos 50 *taxa* com escolos da matriz; este foi considerado estado apomórfico do caráter.

74–Escolos M em 1A até 8A e 10A: [presentes=0] [ausentes de 1A a 8A (10A presente)=1] [10A ausente=2] – Este bloco de escolos parece variar um pouco em distribuição, mas é considerado no todo como um único caráter. Seu aparecimento deve ser considerado como um evento único, e ancestral em Nymphalidae com escolos (pelo método do grupo externo funcional). A perda de partes deste bloco, resultando no desaparecimento total desta série (observada em 8 dos 50 *taxa* com escolos da matriz) define os passos adicionais desta série de transformação.

75–Escolos M em 1A até 8A e 10A: [presentes=0] [ausente em 1A=1] – Apesar de ser considerado como um grande bloco, o par de escolos medianos pode estar ausente em 1A em alguns *taxa*. Este par de escolos não foi considerado como um bloco independente, mas apenas como variação ocasional do bloco todo, e como no caráter anterior, a perda de parte deste bloco (observada em 4 dos 50 *taxa* com escolos da matriz) foi considerado como estado apomórfico.

76–Escolos M em 1A até 8A e 10A: [presentes=0] [ausente em 2A=1] – Como no caráter anterior, a ausência do par de escolos em 2A (observada em 2 dos 50 *taxa* com escolos da matriz) foi considerada como perda de parte do bloco, sendo assim o estado apomórfico.

77–Escolos M em 2T e 3T: [em posição igual aos demais=0] [deslocados para a região anterior do segmento=1] – Ainda que Harvey (1991) tenha considerado estes escolos “deslocados” como não homólogos aos escolos 2T-3T dos outros Nymphalidae, não foi encontrada evidência de que tenham origem independente da dos escolos dos demais Nymphalidae, mas apenas que apresentam um estado diferente da posição nos Heliconiinae (*sensu* Harvey 1991).

78–Escolo M adicional em 9A postero-ventral à cerda filiforme: [ausente=0] [presente=1] – A posição do escolo em relação à cerda filiforme neste segmento foi discutida como sendo importante na homologia dos escolos deste segmento. O escolo ventral à cerda filiforme foi encontrado apenas em um grupo de Nymphalinae; por isso a sua presença foi considerada uma apomorfia.

79–Escolo M adicional em 9A dorsal à cerda filiforme: [ausente=0] [presente=1] – Do mesmo modo que o caráter anterior, a presença deste escolo nos Heliconiinae (*sensu* Harvey 1991) é considerada uma apomorfia deste grupo.

SÉRIE SUBESPIRACULAR

80–Escolos SE em 2T e 3T: [ausentes=0] [presentes=1] – Escolos nestes segmentos foram encontrados apenas nos Melitaeinae e em *Historis*, sendo sua presença considerada estado apomórfico.

81–Escolos SE em 1A até 7A: [presentes=0] [ausentes=1] – Esta série está presente na grande maioria da radiação dos Nymphalidae cujas larvas tem escolos. Assim, a ausência desta série (observada em 7 dos 50 *taxa* com escolos da matriz) foi considerado o estado apomórfico.

82–Escolos SE em 1A até 7A: [isolado=0] [com duas cerdas simples laterais=1] – Em poucos casos, a série 1A-7A apresenta um par de escolos menores laterais ao escolo maior; isto foi considerado o estado apomórfico.

83–Escolo SE adicional em 8A: [presente=0] [ausente=1] – Este escolo adicional está ausente apenas em 10 dos 50 *taxa* com escolos da matriz, sendo este considerado o estado apomórfico.

84–Escolo SE adicional em 10A: [ausente=0] [presente=1] – Presente apenas em alguns Eurytelini (4 dos 50 *taxa* com escolos da matriz), foi considerado estado apomórfico.

SÉRIE BASAL

85–Escolo B em 1T: [ausente=0] [presente=1] – A grande maioria dos Nymphalidae cujas larvas possuem escolos não tem escolos basais no 1A, sendo a presença de um escolo nesta posição o estado apomórfico.

86–Escolos B em 2T até 8A: [ausente=0] [presente=1] – Como no caso anterior, a decisão foi feita em relação ao estado ocorrendo na maioria dos *taxa*, incluindo alguns basais das radiações dos Nymphalidae com larvas com escolos.

87–Escolos B em 2T até 8A: [presente um ou dois=0] [três=1] – Este caráter só é comparável nos taxa que são apomórficos em relação ao caráter anterior. Apenas *Hamadryas* e *Ectima* possuem três escolos nesta série, por isso este foi considerado o estado apomórfico.

88–Escolos B em 2T até 8A: [presentes em todos os segmentos=0] [ausência em 8A=1] – Como no caráter anterior, apenas os taxa apomórficos para o caráter 86 são comparaveis aqui. Este caráter mostra uma redução na série original completa, e a perda do escolo em um segmento pode ser considerada como estado apomórfico (ocorreu em três dos 50 *taxa* de Nymphalidae com escolos da matriz).

89–Escolo B adicional em 9A: [ausente=0] [presente=1] – O escolo adicional em 9A foi encontrado em poucos gêneros de Eurytelini; por isso sua presença define o estado apomórfico deste caráter.

CERDAS FILIFORMES

Estas cerdas foram bastante discutidas por Harvey (1991), que se baseou nos resultados de Garcia-Barros (1989). Para a complementação da matriz, larvas de último estádio de todos os Nymphalidae disponíveis foram examinadas para determinar a distribuição destas cerdas.

90–CF em 3A-8A: [no corpo=0] [na base dos escolos ou pouco acima destes=1] – Este caráter só é comparável nos taxa cujas larvas possuem escolos. Na grande maioria dos *taxa*

examinados para esta característica, a cerda filiforme nasce no corpo ao lado do escolo. Apenas nos Heliconinae (*sensu* Harvey, 1991) a cerda filiforme nasce na base do escolo, sendo este o estado apomórfico.

91–CF em 9A: [sai do corpo=0] [sai da base do escolo=1] – Como no caráter anterior, apenas poucos gêneros de Nymphalidae possuem a cerda filiforme deste segmento nascendo da base do escolo; este foi considerado o estado apomórfico.

92–CF em 1A e 2A: [ausentes=0] [presentes=1] – As cerdas filiformes nestes dois segmentos são encontradas em poucos representantes de Nymphalinae (nas tribos Melitaeini e Nymphalini *sensu* Harvey 1991), por isso sua presença foi considerada como estado apomórfico.

93–CF em 1T anterior: [presente=0] [ausente=1] – O segmento 1T possui quase sempre um par de cerdas filiformes, uma anterior e outra de posição um pouco mais posterior. Em alguns Satyrinae *sensu latu* a cerda filiforme anterior foi perdida, sendo considerado o estado apomórfico deste caráter.

94–CF em 2T e 3T: [presentes=0] [ausentes=1] – Cerdas filiformes no 2T e 3T estão ausentes apenas na linhagem Tellervinae/Danainae/Ithomiinae, sendo este considerado como estado apomórfico.

95–CF em 8A: [presente=0] [ausente=1] – A cerda filiforme nesta posição é presente na grande maioria dos Nymphalidae, sendo a ausência considerada apomorfia.

96–CF em 3A e 7A: [presentes=0] [ausentes=1] – Como no caráter anterior, apenas uns poucos Satyrinae não possuem cerdas nestes segmentos, sendo este considerado o estado apomórfico.

CÁPSULA CEFÁLICA

97–Cápsulacefálica: [escura=0] [clara=1] – Uma cápsulacefálica escura (mais pigmentada) é bastante difundida entre os Papilionoidea e Hesperioidea, e foi considerado estado plesiomórfico.

98–Cápsulacefálica: [inteira pigmentada=0] [áreas claras=1] – Este caráter foi baseado nas conclusões obtidas com Ithomiinae (Brown & Freitas, 1994); cápsulas sem manchas claras são mais difundidas nos Papilionoidea e Hesperioidea, sendo considerado estado plesiomórfico.

99–Cápsulacefálica pilosa: [ausente=0] [presente=1] – Cápsulas pilosas são presentes apenas entre os Morphinae, sendo considerado estado apomórfico (Fig. 4Y-Z).

100–Cápsulacefálica: [arredondada=0] [triangular=1] – Cápsulas triangulares são presentes apenas em poucos Charaxinae e Satyrinae (Fig. 4O,Q). *Libytheana* e a maioria dos Papilionoidea e Hesperioidae tem cápsula arredondada, que foi considerado estado plesiomórfico.

101–Escoloscefálicos (par básico central): [ausentes=0] [curtos (até 1/3 da cabeça)=1] [médios (até 1,5x a cabeça)=2] [longos (até 3x a cabeça)=3] [muito longos (mais de 3x a cabeça)=4] – *Libytheana* e todos os Papilionoidea e Hesperioidae estudados não tem escoloscefálicos, e o aumento no tamanho foi considerado como uma série de transformação a partir da cápsula lisa (estado plesiomórfico). A maioria das mariposas também têm cápsulacefálica sem escolos, com exceção dos Hedyliidae, cuja posição entre as borboletas tem sido discutida recentemente (Scoble, 1986).

102–Escoloscefálicos (par básico central): [curtos (1/2 da cabeça) no segundo estádio=0] [longos (2x a cabeça) no segundo estádio=1] – Dentre as espécies de Nymphalidae com escoloscefálicos, a grande maioria apresenta estes escolos curtos na larva de segundo estádio. Apenas em alguns Kallimini os escolos da larva de segundo estádio já são do tamanho definitivo em relação à capsulacefálica, e este foi considerado estado apomórfico do caráter.

103–Escoloscefálicos (par básico central): [escuros=0] [claros=1] – Segundo o caráter 97, o escolo pigmentado foi considerado como estado apomórfico deste caráter.

104–Escoloscefálicos (par básico central): [sem ornamentos=0] [com ornamentos=1] – Para este caráter foi usado o método do grupo externo funcional. Dentre as espécies com escolos, os mais basais (baseado em análise prévia da matriz) possuem os escolos sem ornamentação, que foi considerado estado plesiomórfico.

105–Escoloscefálicos (par básico central): [sem coroa terminal=0] [com coroa de ornamentos terminal=1] – Para este caráter foi usado o método do grupo externo funcional. Dentre os taxa com escolos, os mais primitivos (baseado em análise prévia da matriz, com todos os caracteres menos este) possuem os escolos sem coroa terminal; assim sua presença foi considerado estado apomórfico.

106–Escoloscefálicos (par básico central): [simples=0] [ponta bifurcada=1] – Para este caráter foi usado o método do grupo externo funcional. Dentre as espécies com escolos, os mais primitivos (baseado em análise prévia das matriz) possuem os escolos sem ponta bifurcada; assim a presença de bifurcação foi considerado estado apomórfico.

107–Escolos cefálicos curvados para trás (*Morpho*): [ausente=0] [presente=1] – estes escolos foram considerados como o par basico central, mas podem ter tido origem independente. De qualquer forma, esta disposição só existe em Morphinae; a presença desta condição foi considerado o estado apomórfico.

108–Três pares laterais adicionais de escolos cefálicos: [ausentes=0] [presentes=1] – Dentre as larvas de Nymphalidae com escolos, estes pares adicionais só estão presentes em Brassolinae e Charaxinae (Fig. 4V); sua presença foi considerado estado apomórfico. Existem discussões sobre a possível homologia destes caracteres nos dois grupos, mas DeVries *et. al.*, (1985) os consideraram como homólogos.

109–Par frontal curto de escolos cefálicos: [ausente=0] [presente=1] – Este par de escolos só existe em alguns Charaxinae, e está localizado em posição frontal ao par básico central. Sua presença foi considerado estado apomórfico.

COMPORTAMENTO LARVAL

110–Refúgio em tubo de folhas: [ausente=0] [presente=1] – Este comportamento, só encontrado em alguns Charaxinae e Ithomiinae, foi considerado estado apomórfico. É encontrado também em pierídeos, papilionídeos e diversas mariposas (o dobrar de folhas dos Hesperiidae é bem distinto), e pode ser interpretado como uma tendência antiga de larvas de Lepidoptera. De qualquer modo, para Nymphalidae sua presença foi considerada apomorfia.

111–Refúgio em "ilhas" de borda de lâmina foliar: [ausente=0] [presente=1] – Apenas alguns Heliconiini apresentam este comportamento (Brown, 1981), que foi considerado como apomorfia.

112–Quando atacada, encolhe e mostra padrão de "cabeça de réptil": [ausente=0] [presente=1] – Este é um comportamento presente em diversas mariposas e Papilionidae, mas dentre os Nymphalidae, apenas *Prepona* e *Agrias* possuem este comportamento, considerado como apomorfia.

113–Constrói abrigo em forma de casulo com folhas(s): [ausente=0] [presente=1] – Apenas alguns Nymphalinae apresentam este comportamento, que foi considerado apomórfico. Como

mencionado no caráter 110, diversos outros Lepidoptera também constróem estruturas similares, de homologia discutível.

114–Descansa em posição de "J": [não=0] [sim=1] – Este é um comportamento típico da linhagem danaóide (Ackery, 1987; Ackery & Vane-Wright, 1984; Brown & Freitas, 1994); sua presença foi considerada apomorfia desta linhagem.

115–Construção de trampolim de fezes: [ausente=0] [presente=1] – Este comportamento aparece nos Charaxinae, Limenitidinae, Eurytelinae e Coloburini (DeVries, 1987; Freitas & Oliveira, 1992, 1996), sendo ausente no grupo externo e em todos os outros Papilionoidea e Hesperioidae; assim sua presença foi considerada apomorfia.

PUPAS

116–Perfil geral: [alongado=0] [curto=1] – Uma pupa alongada (Figs. 5I,O,U) tem em geral o comprimento cerca de três vezes sua largura, enquanto as curtas tem menos de duas vezes (Figs. 4A,M,N,Q,T). Vários Pieridae e Papilionidae possuem pupas alongadas; um perfil curto foi assim considerado estado apomórfico.

117–Áreas refletivas: [ausentes=0] [presentes=1] – Pupas refletivas ou com áreas brilhantes aparecem em diversos grupos de Nymphalidae, e são especialmente comuns na linhagem danaóide; sua presença foi considerado estado apomórfico (Figs. 4M,N).

118–Áreas refletivas presentes: [restritas=0] [espalhadas/toda pupa=1] [espalhadas mas fracas ou reduzidas=2] – Este caráter só é comparável nos taxa que possuem o estado 1 para o caráter anterior. Pequenas áreas refletivas são encontradas em diversos Danainae e Heliconiinae, e este foi considerado estado plesiomórfico; a expansão da área refletiva foi considerado estado apomórfico, e sua redução (faixas refletivas ao longo das capas alares, abdomen e outras partes do corpo), o estado seguinte desta serie de transformação (ver exemplos em Brown & Freitas, 1994).

119–Cor geral: [verde/amarela=0] [outras cores=1] – Pupas verdes (Fig. 4A) ou amareladas (Fig. 4G) são mais difundidas entre os Nymphalidae e no grupo externo (*Libytheana* e *Libythea*); assim pupas de outras cores (brancas, avermelhadas, marrons; Fig.5I,O,Q) foram consideradas apomórficas (Fig. 4).

120–Segmentos abdominais: [móveis=0] [imóveis=1] – *Libytheana* e muitos outros Papilioidea e Hesperioidea estudados possuem os segmentos abdominais móveis; assim um abdômen imóvel foi considerado como estado apomórfico.

121–Posicionamento da pupa: [pendentes=0] [sobre a folha=1] – A grande maioria das borboletas possue pupas pendentes, o qual foi considerado estado plesiomórfico.

122–Papas pendentes: [perpendicular ao substrato=0] [paralela ao substrato =1] – Apenas *Eueides* e *Neruda* possuem pupa pendente com curvatura acentuada no final do abdômen (Emsley, 1965; Brown, 1981), considerado como estado apomórfico.

123–Chanfradura no 3º segmento abdominal: [ausente=0] [presente=1] [muito reduzida=2] – esta chanfradura está presente apenas na linhagem danaóide, e sua presença foi considerada como apomorfia nesta linhagem. A chanfradura reduzida ou ausente em alguns representantes deste grupo foi considerado mais derivado baseado nos resultados de Brown & Freitas (1994).

124–Chanfradura no 4º segmento abdominal: [ausente=0] [presente=1] – Esta chanfradura (muito semelhante àquela da linhagem danaóide) existe apenas em alguns Charaxinae; assim sua presença foi considerada como estado apomórfico (Fig. 4Q).

125–Capas oculares: [ausentes ou curtas=0] [médias=1] [longas=2] – Capas oculares curtas (Fig. 4A) são mais difundidas entre os Nymphalidae, incluindo o grupo externo, foi considerado como estado plesiomórfico; seu aumento progressivo para médias e longas (Fig. 5I, U) define esta série de transformação.

126–Cremáster: [fino/destacado=0] [largo/pouco destacado=1] – Um cremáster largo existe nos Eurytelinae e em alguns outros Nymphalidae (Fig. 5G), considerado como estado apomórfico.

127–Mesotórax: [simples=0] [pouco pronunciado=1] [projetando=2] – *Libytheana* e a maioria dos Papilioidea e Hesperioidea possuem pupas com mesotórax simples, que foi considerado estado plesiomórfico; o aumento progressivo na projeção foi definido como uma série de transformação.

128–Segmento 2A: [normal=0] [projetando=1] – O segmento projetando é um caráter comum apenas nos Limenitidinae (Fig. 5A), sendo considerado como estado apomórfico.

129–Espinhas no abdômen: [ausentes=0] [presentes curtos=1] [presentes longos=2] – A ausência de espinhas no abdômen (estado encontrado em *Libytheana*) foi considerado como

estado plesiomórfico; o aumento relativo dos espinhos define os dois estados apomórficos subseqüentes (Figs. 5O,Q,R).

130–Dorso do abdômen: [arredondado=0] [plano, com arestas laterais=1] – Este tipo de aresta está presente apenas nos Heliconiini (Figs. 5T,U), cujo dorso do abdômen é plano, com as laterais variando em expansão; assim sua presença foi considerada apomorfia.

131–Arestas laterais do abdômen: [simples=0] [par de projeções curtas entre 2A a 3A=1] [projeções longas com espinhos=2] – O aumento da complexidade desta estrutura define uma série de transformação baseada no critério do grupo externo funcional.

132–Ângulo da pupa (entre torax e abdômen): [mais de 120°=0] [120° a 90°=1] – Pupas dobradas são encontradas em poucos Nymphalidae, e são especialmente comuns entre os Ithomiinae avançados (Brown & Freitas, 1994), sendo considerado como estado apomórfico (Figs. 4M,N).

133–Número de saliências torácicas: [quatro=0] [duas ou nenhuma=1] – Este caráter foi usado nos Ithomiinae por Brown & Freitas (1994), mas sua polaridade está invertida nos Nymphalidae baseado no grupo externo.

134–Capas alares: [normais=0] [projetando lateralmente=1] – Em *Libytheana* e em várias outras borboletas, as capas alares das pupas são pouco projetadas, de modo que a presença destas expansões (Fig. 5C) foi considerado estado apomórfico.

ADULTOS

Caracteres de adultos sempre foram os mais usados na sistemática de borboletas, e diferentes conjuntos de caracteres podem ser obtidos da literatura com facilidade (Ehrlich, 1958a,b, 1962; Ehrlich & Ehrlich, 1967; DeVries *et al.*, 1985; deJong *et al.*, 1996). De maneira geral, os caracteres aqui utilizados foram obtidos de maneira independente, e sua polarização foi deduzida sem influência do que já havia sido publicado, o que muitas vezes resultou em caracteres ligeiramente ou muito diferentes dos já encontrados por outros autores. Quando os caracteres foram obtidos primariamente da literatura, após as primeiras análises, isto é indicado na explicação do caráter.

ASA ANTERIOR

135–Comprimento/largura: [$< 1,9$ (normal)=0] [$\geq 1,9$ (longa)=1] – Este caráter indica o perfil da asa. Asas curtas estão presentes em *Libytheana*, de modo que este foi considerado estado plesiomórfico.

136–Comprimento/largura: [$> 1,5$ (normal)=0] [$\leq 1,5$ (curta)=1] – Ainda que asas curtas sejam consideradas como plesiomórficas, alguns *taxa* possuem asas extremamente curtas, definindo uma outra rota de modificação.

137–Veias costais infladas: [ausentes=0] [presentes=1] – Veias infladas, presumivelmente servindo de caixas de ressonância para comunicação sonora, estão presentes em diversos Satyrinae e Eurytelinae, e sua presença foi considerada como apomorfia pois está ausente em todos os outros Nymphalidae, incluindo *Libytheana*.

138–CD: [fechada=0] [aberta=1] – Fox (1956) considera a perda de veias como tendência evolutiva nos Lepidoptera, e a célula discal aberta foi considerado estado apomórfico para os Nymphalidae. Os caracteres 139, 141 e 145 só são comparáveis nos taxa que possuam o estado plesiomórfico deste caráter.

139–CD fechada; posição da recorrente: [alta/ausente (acima de M2)=0] [oposta a M2=1] [baixa=2] – A polarização deste caráter levou em conta o critério do grupo externo funcional, pois não pode ser avaliado em *Libytheana* (que tem CD aberta). Como a recorrente alta ou ausente é a mais comum nos Nymphalidae, este foi considerado estado plesiomórfico deste caráter.

140–Veia curta na base da CD: [ausente=0] [presente=1] – Esta veia curta aparece em diversos Nymphalidae, mas está ausente em *Libytheana*, Lycaenidae e Pieridae; sua presença foi considerada como apomorfia.

141–Ramificação de R2 (células fechadas): [proximal a m1-m2=0] [distal a m1-m2=1] – Este caráter foi definido pelo método do grupo externo funcional, pois não pode ser avaliado em *Libytheana*. Sua polarização foi dificultada pelo fato de aparecer em um grupo primitivo (Ithomiinae), um muito avançado (Heliconiini/Acraeini) e em diversos gêneros de Nymphalidae. Mas levando em conta o critério de simplificação de veias, a veia R2 ainda livre, antes do início da célula discal, foi considerada como estado plesiomórfico.

142–Tufo de pelos na face ventral basal da AA: [ausente=0] [presente=1] – Apenas *Antirrhea* e *Caerois* possuem este tufo de pelos, que foi considerado estado apomórfico.

143–Razão entre asa posterior (AP) e asa anterior (AA): [$\geq 0,7$ (AP normal)=0] [$< 0,7$ (AP curta)=1] – Uma asa posterior curta em relação à anterior (nem sempre relacionado a uma asa anterior alongada) foi considerado estado apomórfico entre os Nymphalidae.

144–Veia 3A livre na base da asa: [presente=0] [ausente=1] – Este caráter já foi discutido por Fox (1949, 1956) e por Ackery (1984) que reconheceram a presença desta veia como caráter primitivo dos Ithomiinae e Danainae. O caráter foi polarizado em relação à *Libytheana* e ao grupo externo, e seguiu a mesma polarização usada por Fox (1949).

145–Veia transversal m2-m3: [distal a M3=0] [proximal ou na raiz de M3=1] – Este caráter só vale para as espécies que possuem a CD fechada. Esta veia está em posição distal em quase todos os Nymphalidae e em *Libytheana*. O fechamento desta veia só é proximal a M3 nos Eurytelinae e em alguns Argynnini.

146–Órgão de Vogel: [ausente=0] [presente=1] – Primeiramente descrito por Vogel (1912), este órgão está provavelmente associado à audição; sua importância taxonômica foi discutida por Otero (1990). Esta estrutura está ausente em *Libytheana*, nos Papilionidae, Pieridae e Lycaenidae; sua presença foi considerado estado apomórfico.

ASA POSTERIOR

147–Pincel de pelos na costa em machos: [ausente=0] [presente=1] – Esta estrutura é encontrada apenas nos Ithomiinae (mas não em *Tellervo*); sua presença foi considerada apomorfia desse grupo. O caráter seguinte só é comparável nos taxa que possuem o estado apomórfico deste caráter.

148–Pincel de pelos: [simples=0] [dividido=1] – Este caráter é de difícil polarização, pois entre os Ithomiinae, os pincéis de pelos aparecem divididos em diversas linhagens e muitas vezes podem variar até dentro do mesmo gênero (Fox, 1949 e obs. pess.). A ordem estabelecida foi baseada em Fox (1949) e no critério do grupo externo funcional, pois com freqüência os *taxa* mais primitivos das linhagens de Ithomiinae (segundo Brown & Freitas, 1994) possuem pincel simples.

149–CD: [fechada=0] [aberta=1] – como no caráter 138 de asa anterior, a célula discal aberta foi considerado estado apomórfico para os Nymphalidae. O próximo caráter e os caracteres 156 a 158 só são comparáveis nos taxa que possuam o estado plesiomórfico deste caráter.

150–CD fechada: [sem recorrente=0] [com recorrente=1] – Este caráter foi polarizado com relação a um grupo externo funcional, pois é de distribuição confusa em todos os Lepidoptera, com diversas reversões em vários grupos (ver exemplos em Fox, 1940 para os Ithomiinae).

151–Célula precostal: [ausente=0] [presente=1] – Esta célula está presente em todos os Brassolinae e em alguns Satyrinae (Miller, 1968), e está ausente no grupo externo e em todos os outros Nymphalidae; assim sua presença foi considerada apomórfica.

152–Veia humeral: [simples=0] [bifurcada=1] – Este é um outro caráter de distribuição confusa dentro dos Nymphalidae. Fox (1940) já havia reconhecido este problema e separado seis diferentes formas desta veia apenas entre os Ithomiinae, considerando o tipo bifurcado como primitivo, e a perda de "braços" desta veia como passos mais avançados (Fox 1940, 1949). Aqui a veia simples foi considerada o estado plesiomórfico deste caráter, por ser mais comum nos grupos externos (procedimento seguindo o método original de Hennig, 1966), contrariando a lógica evolutiva proposta por Fox (1940).

153–Veia humeral simples: [curvada distalmente=0] [curvada basalmente=1] – Em *Libytheana*, a veia humeral é simples e curva-se distalmente, sendo este considerado o estado primitivo deste caráter.

154–Veia anal adicional vestigial: [ausente=0] [presente=1] – Esta veia só foi encontrada em *Actinote* e em *Calinaga*, e apesar da perda de veias ser considerada como apomorfia em Lepidoptera, sua presença nestes dois gêneros foi considerado como estado apomórfico.

155–Ângulo entre 1D e R: [aberto=0] [fechado ($\leq 100^\circ$)=1] – Com exceção de alguns Ithomiinae, na grande maioria dos Nymphalidae, incluindo *Libytheana*, este ângulo é aberto, sendo este considerado estado plesiomórfico deste caráter.

156–Ângulo entre 1D e 2D: [reto/fechado=0] [aberto=1] – Apesar da grande maioria dos Nymphalidae possuir este ângulo aberto, o tipo fechado foi considerado plesiomórfico, pois é encontrado em *Libytheana* e em diversos Pieridae e Papilionidae.

157–Ângulo entre 2D e 3D: [aberto=0] [fechado (< 100°)=1] – Em *Libytheana* e em grande parte dos Nymphalidae este ângulo é aberto; o tipo fechado foi considerado como estado apomórfico.

158–Ângulo entre 3D e 4D: [fechado=0] [aberto=1] – *Libytheana* e a grande maioria dos Nymphalidae possuem este ângulo fechado, considerado o estado plesiomórfico deste caráter.

159–Veia 4D: [presente=0] [M3 e CU2 nascem próximas, 4D ausente=1] – A perda da veia 4D foi considerado estado apomórfico deste caráter.

160–Escova de pelos na região dorsal externa da CD: [ausente=0] [presente=1] – Estes pelos androconiais só são encontrados em alguns gêneros de Nymphalidae, e podem nem ser homólogos nos diversos gêneros que os possuem; sua presença foi considerado como o estado apomórfico, provavelmente homoplásico.

161–Tufo de pelos no interior da CD: [ausente=0] [presente=1] – Entre os *taxa* estudados, este caráter é autapomorfia de *Opsiphanes*.

TÓRAX

Os caracteres seguintes foram baseados no trabalho de Scott (1985), e comparados em adultos de todos os *taxa* presentes na matriz. A Figura 11 mostra alguns exemplos destas estruturas em alguns *taxa* transicionais ou de posição incerta.

162–Patágio: [reduzido=0] [desenvolvido=1] – O patágio está reduzido em *Libytheana*, e reduzido ou ausente em diversos Papilionidae, Pieridae e Lycaenidae, sendo este considerado o estado primitivo deste caráter.

163–Parapatágio: [ausente=0] [presente=1] – Esta estrutura está presente apenas nos Charaxinae (Scott, 1985); assim sua ausência foi considerada plesiomorfia.

164–Anepisterno (mesotórax): [desenvolvido=0] [reduzido=1] [ausente=2] – Devido à sua distribuição confusa, este caráter foi polarizado em relação às borboletas como um todo. Assim, a presença de um anepisterno desenvolvido foi considerado estado plesiomórfico dos Papilionoidea (Fig. 11E), e a redução (Figs. 11B,C) e perda desta estrutura como os passos desta série de transformação.

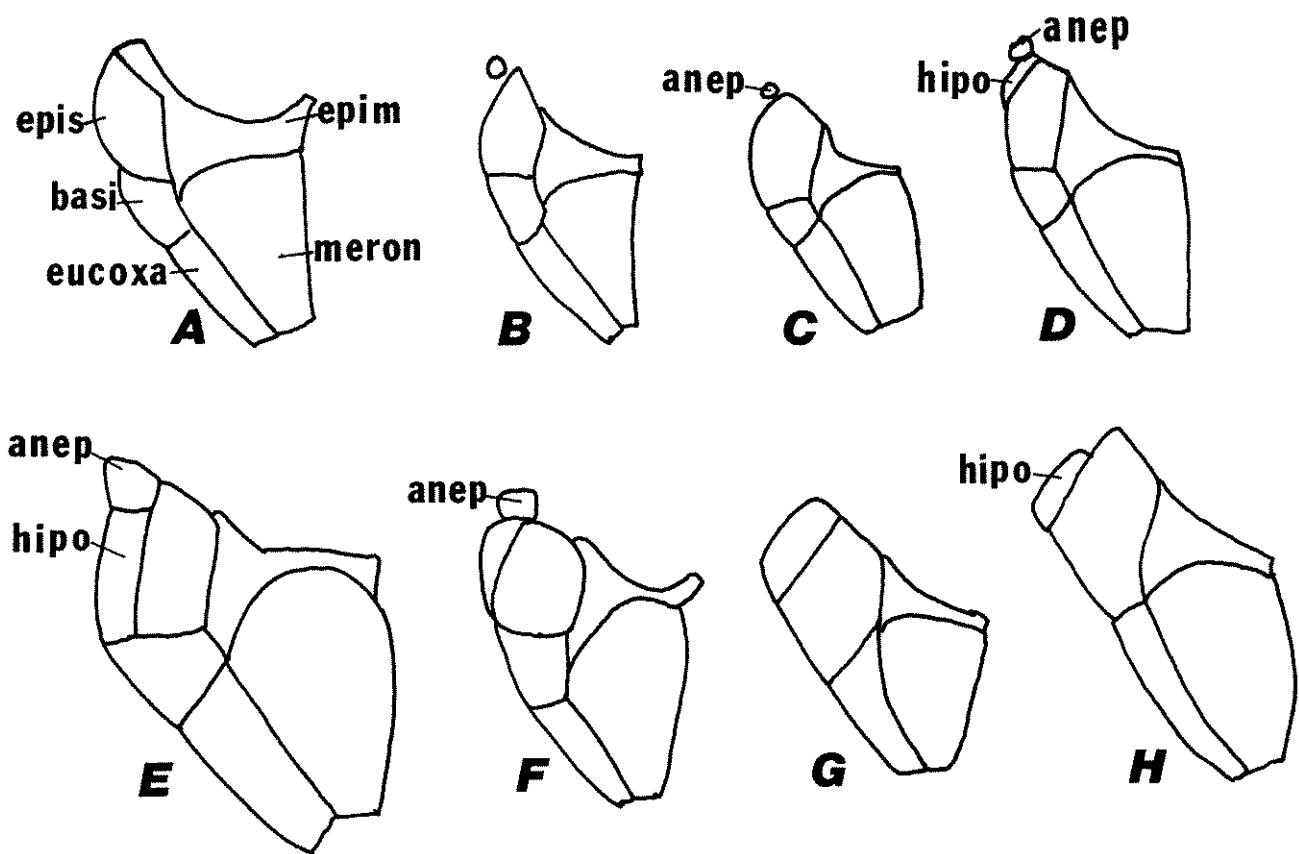


Figura 11 - Desenhos esquemáticos do mesotórax de Nymphalidae. A - *Libytheana*, B - *Tithorea*, C - *Bia*, D - *Melanitis*, E - *Morpho*, F - *Taenaris*, G - *Doxocopa*, H - *Nica*. anep = anepisterno, epis = episterno, basi = basisterno, epim = epímero, hipo = hipóptero. As figuras não estão em escala.

165–Sulco externo pleural secundário: [reduzido=0] [desenvolvido=1] – Este sulco é reduzido em *Libytheana*, e nos Papilionidae e Pieridae; assim um sulco bem desenvolvido foi considerado como estado apomórfico.

166–Hipóptero (=pré-episterno; no mesotórax): [reduzido=0] [desenvolvido=1] – *Libytheana* possui esta estrutura em forma reduzida, considerado estado plesiomórfico.

COMPORTAMENTO E QUÍMICA DE ADULTOS

167–Adultos atraídos a fontes de PAs: [ausente=0] [presente=1] – Este comportamento típico da linhagem danaóide (Pliske, 1974; Brown, 1985) foi considerado apomorfia desta linhagem.

168–Adultos em: [flores e areia enriquecida=0] [flores e frutos=1] [frutos e/ou areia enriquecida mas não em flores=2] – Visita a flores e terra enriquecida é o mais difundido entre as borboletas, considerado estado plesiomórfico, enquanto visitas a frutos apenas foi considerado como estado apomórfico. Um estado intermediário foi encontrado em Apaturinae e Limenitidinae.

169–Posição de alimentação dos adultos: [asas fechadas=0] [asas abertas=1] – *Libytheana* e diversos Pieridae e Lycaenidae fecham as asas enquanto se alimentam (embora muitos Papilionidae permaneçam de asas abertas); este foi considerado o estado plesiomórfico deste caráter.

170–Pousam com a cabeça para baixo em troncos de árvores: [ausente=0] [presente=1] – Somente alguns poucos Nymphalidae costumam pousar em troncos com a cabeça apontando para o chão, considerado o estado apomórfico deste caráter.

171–Adultos cianogênicos: [ausente=0] [presente=1] – A cianogênese é uma característica típica dos Heliconiini/Acraeini, estando presente também em alguns Melitaeinae e Argynnini; sua presença foi considerada como apomorfia.

172–Horário de atividade: [diurno=0] [crepuscular=1] – A grande maioria das borboletas tem hábitos diurnos; o hábito crepuscular (encontrado principalmente na linhagem satiróide) foi considerado como apomorfia.

173–Adultos formam "dormitórios" comunais: [ausente=0] [presente=1] – Este é um caráter ecológico, de distribuição errática dentre os Nymphalidae; sua presença foi considerada apomorfia.

CABEÇA

174–Escamas nas antenas: [presentes=0] [ausentes=1] – Este caráter foi baseado em Jordan (1898); sua polarização foi inferida em relação a *Libytheana* e aos outros Papilioidea.

175–Razão antena/corpo (abdômen excluído): [< 1,3=0] [de 1,3 a 1,99=1] [$\geq 2=2$] – Este caráter reflete o tamanho relativo das antenas. Antenas normais/curtas, encontradas em *Libytheana*, foi considerado o estado plesiomórfico deste caráter. O aumento relativo do comprimento das antenas forma esta série de variação.

176–Razão antena/corpo (abdômen excluído): [> 1=0] [$\leq 1=1$] – Uma relação menor que 1 (antenas muito curtas), encontrada em *Siderone*, *Zaretis* e *Paryphthimoides*, foi considerado estado apomórfico.

177–Extensor cranial da probóscide: [ausente=0] [presente=1] – Este caráter foi usado por Ehrlich (1962), e está presente apenas na linhagem danaóide, considerada apomorfia deste grupo.

PERNAS

178–Pernas protorácticas de fêmeas: [5 tarsômeros=0] [4 tarsômeros ou menos=1] – Seguindo os resultados de Fox (1949) para Ithomiinae, a perda de segmentos tarsais em relação ao padrão “primitivo” (5 tarsômeros) foi considerado como estado apomórfico.

179–Tarsômeros em pernas protorácticas de fêmeas: [longos/desenvolvidos=0] [muito reduzidos (clavas ou esferas)=1] – Este tipo de tarsômero só é presente nos Danainae, considerado como apomorfia desta subfamília.

180–Pernas pterotorácticas de machos: [tibia $\geq 1/2$ fêmur=0] [tibia < 1/2 fêmur=1] [tibiotarso=2] – Como no caráter 178 de pernas, neste também a redução da tibia foi considerada como uma série de transformação a partir de uma tibia longa (estado plesiomórfico).

181–Pernas pterotorácticas de machos: [tarso $\geq 1/2$ tibia=0] [tarso < 1/2 tibia=1] [tarso < 1/4 tibia=2] – Este caráter mostra o tamanho do tarso em relação a tibia (que pode ser independente do tamanho da tibia em relação ao fêmur), e como o caráter anterior, a redução define esta série de transformação a partir de um tarso longo (estado plesiomórfico).

182–Propernas: [muito reduzidas em machos, pouco reduzidas em fêmeas=0] [muito reduzidas em ambos os sexos=1] – Propernas bem desenvolvidas em ambos sexos é o estado

plesiomórfico em Lepidoptera, e nas borboletas, está presente em Hesperiidae, Pieridae e Papilionidae (Scott, 1984; deJong *et al.*, 1996). Em Lycaenidae e *Libytheana*, as pernas são mais reduzidas em machos do que em fêmeas, e nos demais Nymphalidae, as propernas são muito reduzidas em ambos os sexos. O primeiro estado desta série de transformação está ausente em Nymphalidae (propernas igualmente desenvolvidas em ambos os sexos), mas como a redução das propernas é levada em conta, pernas muito mais reduzidas em machos foi considerado estado plesiomórfico deste caráter.

ABDÔMEN

183–Razão abdômen/corpo (total) (machos): [$< 0,5=0$] [$\geq 0,5=1$] [$\geq 0,7=2$] – Este caráter indica o tamanho do abdômen em relação ao corpo. *Libytheana* e grande parte dos Nymphalidae possuem um abdômen que equivale a menos da metade do comprimento total do corpo, considerado o estado plesiomórfico deste caráter; o aumento do abdômen foi considerado estado apomórfico (dois passos).

184–Pincéis de pelos abdominais (machos): [ausentes=0] [presentes=1] [com divertículo dorsal=2] – Este tipo de androcônia é típico dos Danainae, e foi considerado apomorfia desta subfamília; a presença de um divertículo dorsal (veja em Ackery & Vane-Wright 1984) representa um passo a mais nesta série de transformação.

185–Glândulas "sous-papillaire" (fêmeas) muito esclerosadas: [ausentes=0] [presentes=1] – Estas glândulas, mencionadas em van Son (1963) com o nome de “bolsas anais” e discutidas por Pierre (1986), são principalmente visíveis nos Acraeini, bem esclerosadas nos representantes desta tribo. Pierre (1986) descreveu vários tipos dessas glândulas, mas no presente trabalho, apenas presença ou ausência foram levados em conta, com a presença da esclerotização considerado estado apomórfico deste caráter.

186–Glândulas dorsais eversíveis nos segmentos 7A e 8A (fêmeas): [ausente=0] [presente=1] – Estas glândulas estão presentes apenas nos Heliconiini, consideradas apomorfia deste grupo.

187–Hipândrio: [ausente=0] [presente=1] – O hipândrio (Fig. 12) é uma estrutura característica dos Eurytelinae (ver Jenkins, 1990), considerada apomorfia deste grupo. Para todos os caracteres de hipândrio foi usado o critério de grupo externo funcional (em relação aos Eurytelinae) formado

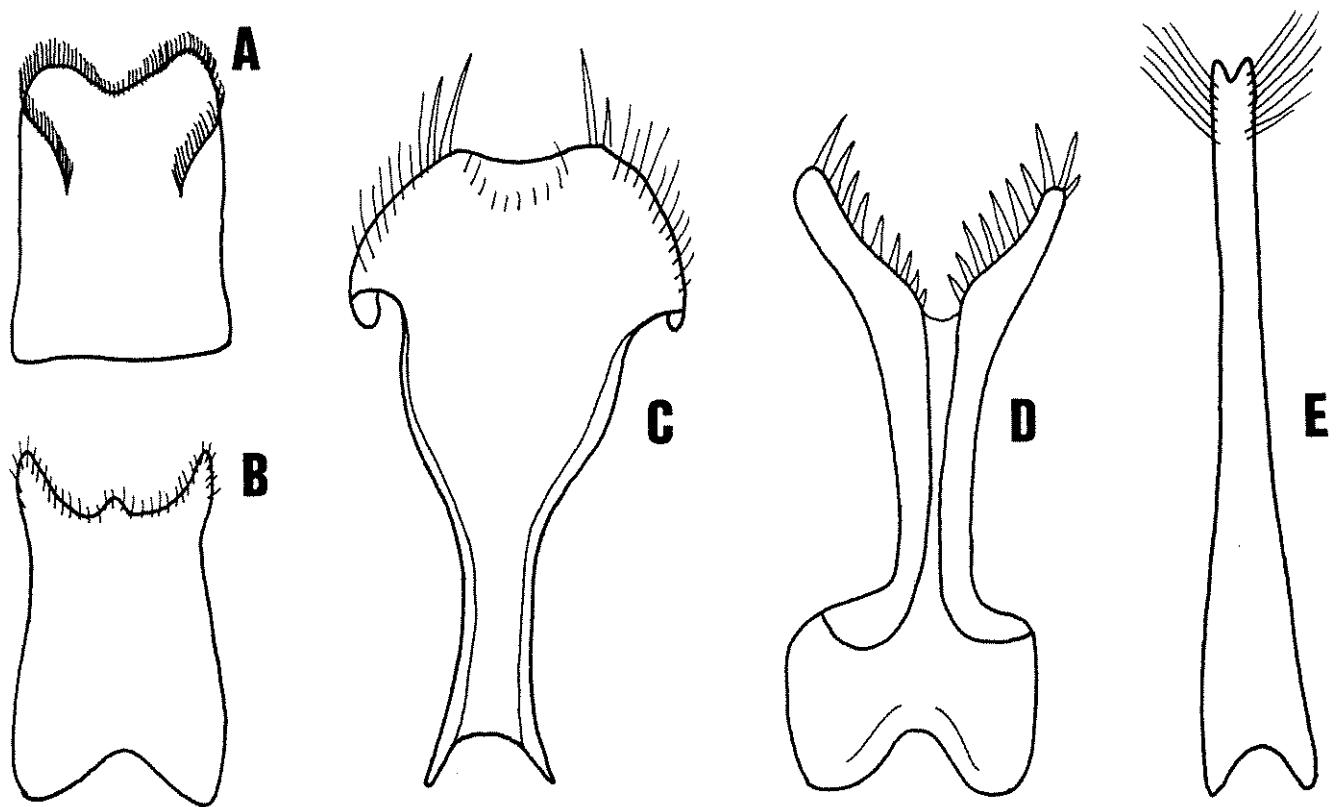


Figura 12 - Tipos de hipândrios encontrados em Eurytelinae. A - *Dynamine*, B - *Cybdelis*, C - *Biblis*, D - *Catonephele*, E - *Temenis*. As figuras não estão em escala.

pela tribo Biblidini (=Eurytelini) (considerada dentre as mais “primitivas” por D. Jenkins, com. pess., e Freitas *et al.*, 1997 e in prep.)

188–Hipândrio: [normal ou longo=0] [curto (comp/larg $\leq 1,5$)=1] – O hipândrio possui uma relação comp/larg maior que 1,5 na maior parte dos representantes da tribo Biblidini e mesmo dentre os demais Eurytelinae (Figs. 12C-E); um encurtamento foi considerado como estado apomórfico (Figs. 12A-B).

189–Hipândrio: [normal/curto=0] [longo (comp $> 2 \times$ larg)=1] [muito longo (comp $\geq 4 \times$ larg) =2] – Como no anterior, um hipândrio normal foi considerado como estado plesiomórfico, e o alongamento sucessivo como passos de uma série de transformação (Fig. 12E).

190–Base do hipândrio: [normal=0] [larga=1] – Na maioria dos representantes da tribo Biblidini e mesmo dos outros Eurytelinae, a largura do hipândrio é igual em todo o seu comprimento; assim, uma diferença de largura na base em relação à ponta foi considerado como estado apomórfico (Fig. 12D).

191–Região terminal do hipândrio: [normal=0] [larga=1] – Este é um caso igual ao anterior, mas aqui a diferença de espessura faz com que a ponta seja mais larga, o estado apomórfico deste caráter (encontrado apenas em *Biblis*, Fig. 12C). A polarização foi feita em relação aos demais Biblidini, que é o grupo mais basal de Eurytelinae (Freitas *et al.*, 1997).

192–Hipândrio, porção distal: [pouco fendido=0] [muito fendido=1] – A porção distal do hipândrio é inteira em diversos Biblidini; o aparecimento de uma fenda na porção distal (resultando em uma aparência bifurcada desta estrutura) foi considerado como o estado apomórfico deste caráter Fig. 12D).

193–Hipândrio, porção distal: [reta=0] [aberta como ferradura=1] – Este é um caso onde o hipândrio tem as laterais bem desenvolvidas e abertas, dando aparência de ferradura (não é bifurcado), foi considerado estado apomórfico (Fig. 12D).

194–Espinhos no hipândrio: [presentes=0] [ausentes=1] – O desaparecimento de espinhos na porção distal do hipândrio foi considerado como estado apomórfico, uma vez que estes estão presentes em Biblidini e em diversos gêneros basais deste grupo (Fig. 12C, D).

195–Processos abdominais (fêmeas): [ausentes=0] [presentes=1] – Estas estruturas são presentes apenas nos Heliconiini e foram discutidas em Emsley (1965). Sua presença foi

considerada como o estado apomórfico dentre os Nymphalidae. Pode ser relacionado ao caráter 186, mas foi tratado separadamente pois sua distribuição não é idêntica a este último.

196–Tufo de pelos androconiais laterais em genitália de machos: [ausente=0] [presente=1] – Estes tufos estão presentes apenas nos Morphinae *sensu stricto*, considerados como apomorfias deste grupo.

GENITÁLIA MASCULINA

As figuras 13 e 14 mostram o aparelho genital masculino de *Libytheana carinenta* e *Calinaga formosana* respectivamente, com os nomes das diferentes estruturas usadas como caracteres. A nomenclatura empregada aqui é baseada nos trabalhos de Fox com Ithomiinae (1956) e de Ehrlich & Ehrlich com todas as borboletas (1967).

197–Pênis: [curto e grosso (comp < 3x larg)=0] [médio, um pouco longo (comp \approx 5x larg)=1] [muito fino e longo (comp > 5x larg)=2] – Este é um caráter que deriva da razão entre comprimento e largura do pênis. Ainda que em *Libytheana* o pênis seja um pouco alongado (Fig. 13), o tipo curto foi considerado como plesiomórfico (Fig. 14), e o alongamento gradual como passos da série de transformação, chegando ao pênis fino e longo (Fig. 15A).

198–Pênis: [reto=0] [pouco curvo=1] [muito curvo=2] – Como no anterior, *Libytheana* possui o pênis levemente curvado (Fig. 13), mas um pênis reto foi considerado como estado plesiomórfico, e o encurvamento do pênis como passos desta série de transformação (Fig. 15E).

199–Unco: [presente=0] [ausente/não esclerosado=1] – Dos Nymphalidae da matriz, apenas *Methona* não possui unco, uma autapomorfia deste gênero.

200–Unco: [longo=0] [curto=1] – Um unco curto (Fig. 16G) foi encontrado apenas em poucos Melitaeini, Apaturinae e Danainae, considerado como estado apomórfico.

201–Unco: [ponta pontiaguda=0] [chata/ larga=1] – Como no caso do caráter anterior, um unco com ponta achatada está presente em poucos grupos especializados de Nymphalidae (Fig. 16G), considerado como estado apomórfico.

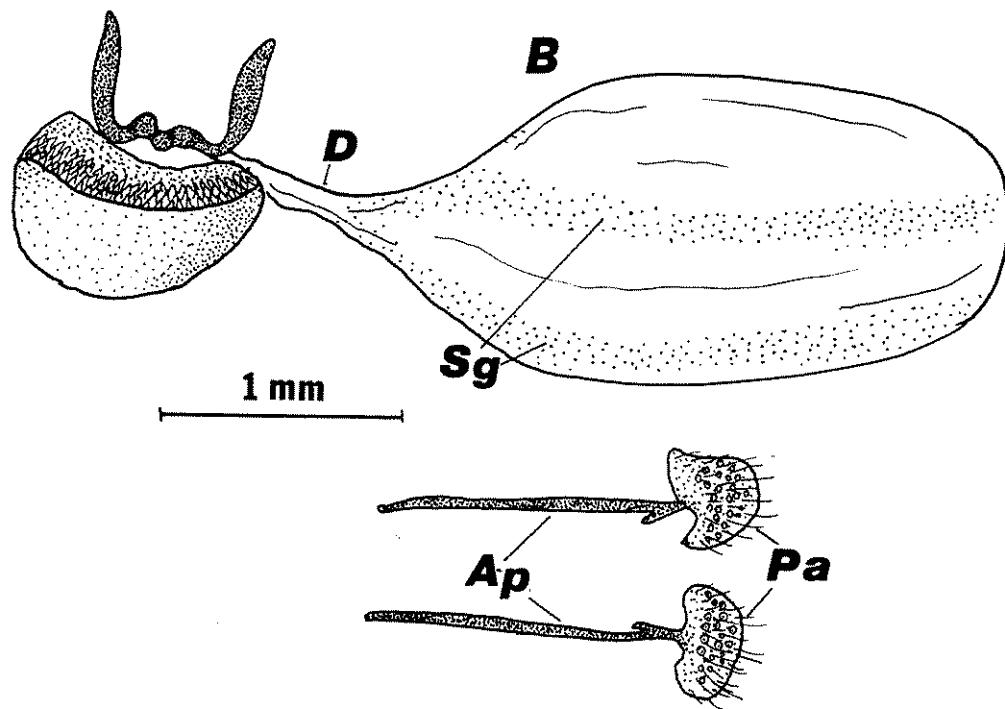
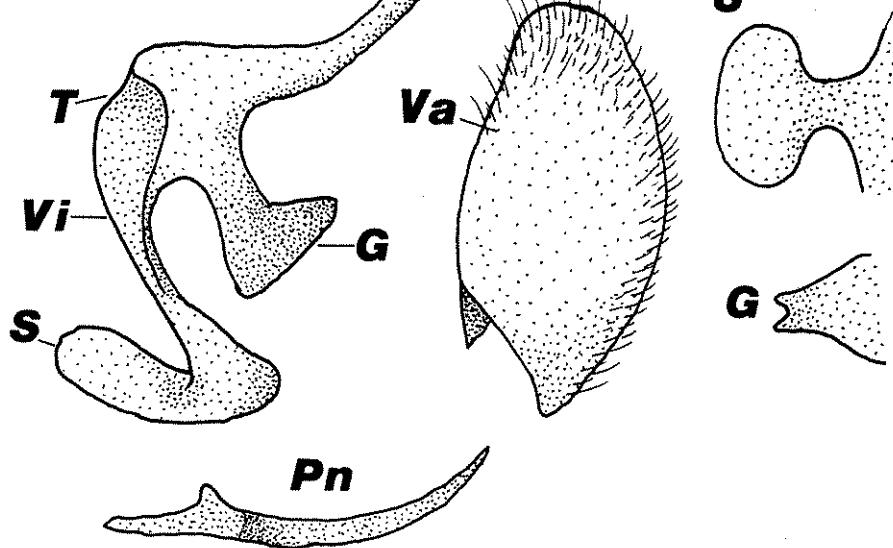


Figura 13 - Genitália masculina (acima) e feminina (abaixo) de *Libytheana carinenta*, ilustrando as principais partes morfológicas. Na masculina: U - unco, T - tegumen, Vi - vinculun, S - saco (na direita, vista dorsal), G - gnato (na direita, vista dorsal), Va - valva, Pn - pênis. Na feminina: B - bursa, D - ducto da bursa, Sg - “signum”, Pa - papilas anais, Ap - apófises anteriores.

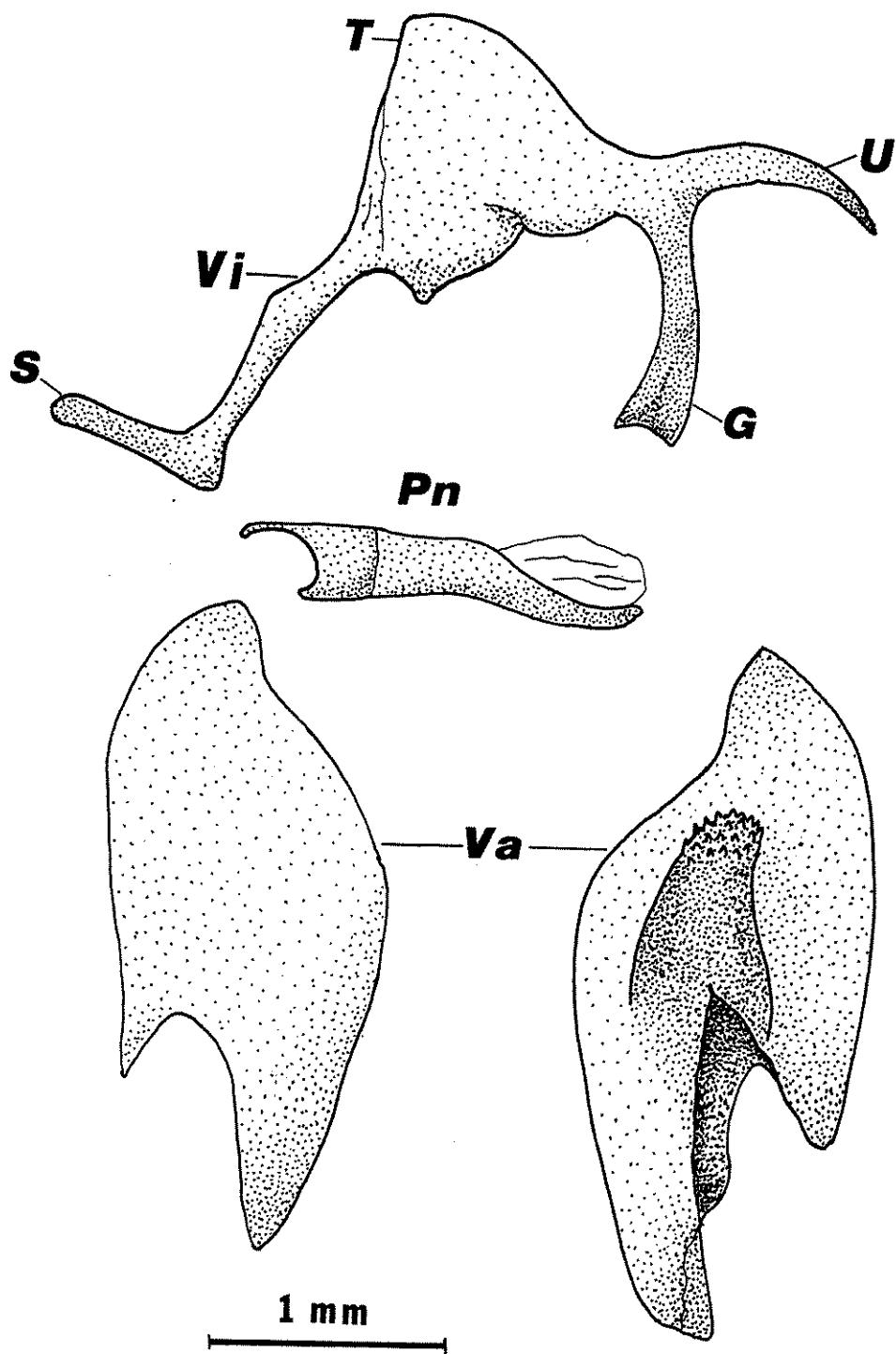


Figura 14 - Genitália masculina de *Calinaga formosana*. Os códigos das estruturas seguem os usados na Figura 13.

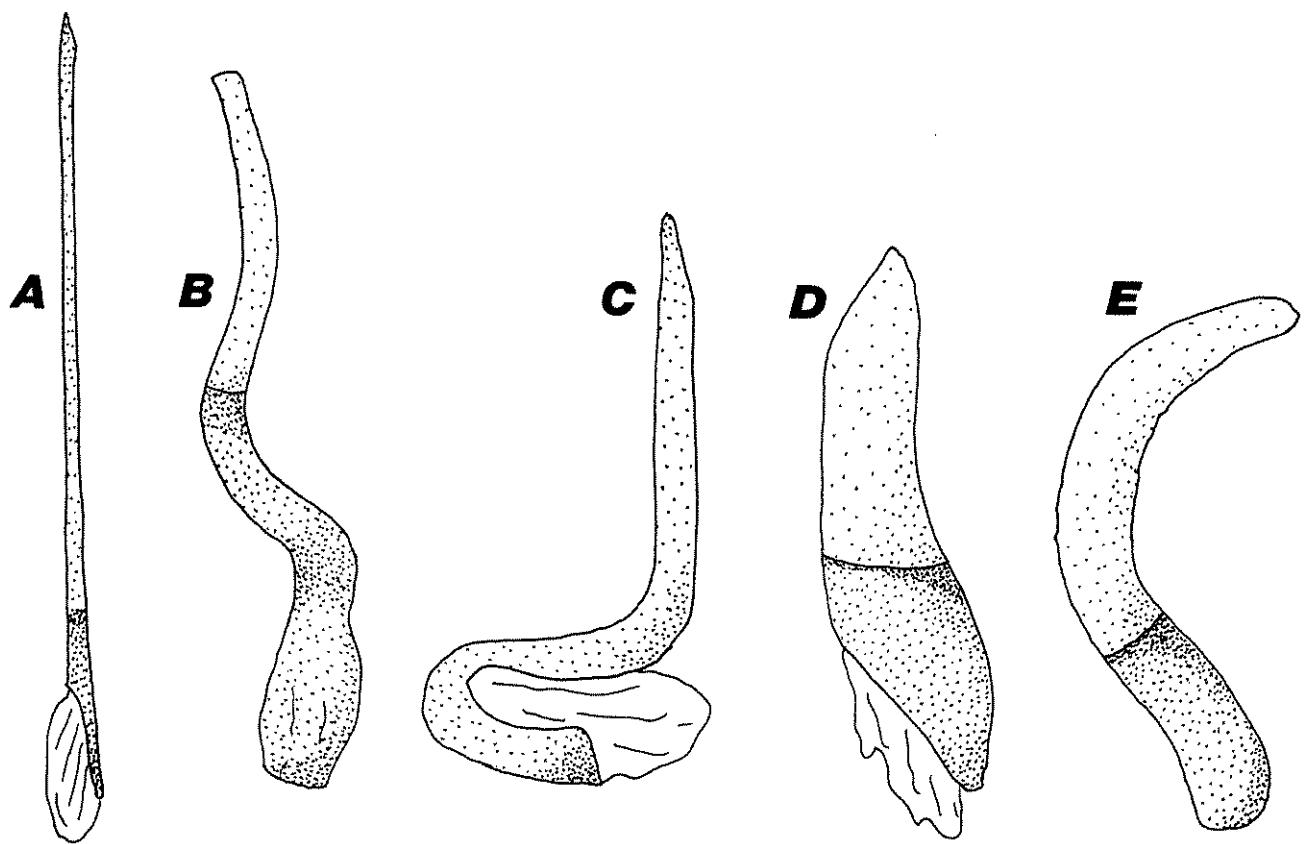


Figura 15 - Tipos de pênis encontrados em Nymphalidae. A - *Hypoleria* (semelhante a *Heterosais*) , B - *Colobura*, C - *Haetera*, D - *Dryadula*, E - *Cybdelis*. As figuras não estão em escala.

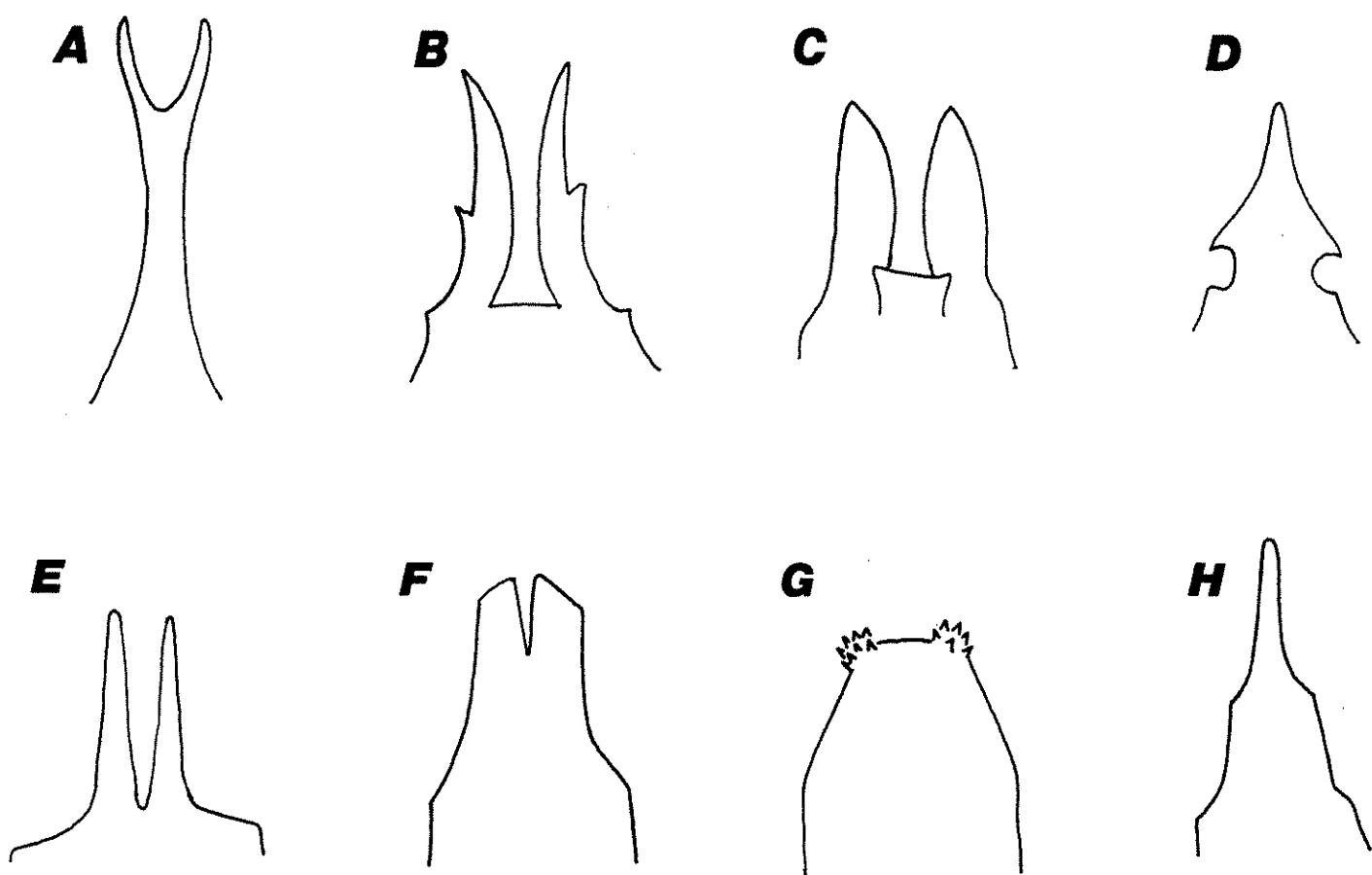


Figura 16 - Vistas dorsais de uncos encontrados em Nymphalidae. A - *Caerois*, B - *Haetera*, C - *Pareuptychia*, D - *Pseudoscada*, E - *Anartia*, F - *Hypanartia*, G - *Tegosa*, H - *Nica*. As figuras não estão em escala.

202–Unco: [simples=0] [bifurcado=1] – A bifurcação do unco (Fig. 16A) é encontrada em poucos Nymphalidae em diversos subgrupos pequenos; na matriz, apenas duas espécies apresentam unco bifurcado, considerado o estado apomórfico deste caráter.

203–Unco: [simples/inteiro=0] [fendido=1] – Um unco fendido distingue-se do bifurcado por sua estrutura de ponta única (Fig. 16C, F; Fig. 17F). Uncos fendidos estão particularmente comuns em alguns gêneros de Nymphalinae, considerado estado apomórfico.

204–Unco: [reto=0] [quebrado apontando para baixo=1] – Este tipo de unco está presente apenas em dois dos *taxa* da matriz, considerado como apomorfia destes gêneros.

205–Saco: [simples=0] [bifurcado=1] – O saco bifurcado foi encontrado apenas em alguns Melitaeini (Fig. 18E; diversos exemplos em Higgins, 1981), mas é conhecido que este caráter pode variar consideravelmente dentro de algumas espécies (Freitas, 1991). De qualquer modo, um saccus bifurcado foi considerado como estado apomórfico deste caráter.

206–Saco: [curto (comp. \leq armadura genital total)=0] [médio (comp. > total)=1] [longo (comp. > 4x total)=2] – Em *Libytheana* e diversos outros Lepidoptera o saco é curto (em relação ao resto da armadura genital; Fig. 13), considerado o estado plesiomórfico deste caráter; o alongamento desta estrutura, chegando a um saco “médio” (Fig. 18D) e “longo” (Fig. 18C), define os passos desta série de transformação.

207–Saco: [largo (comp. \leq 2x larg.)=0] [fino (comp. > 2x larg.)=1] – Como no anterior, *Libytheana* e diversos outros Lepidoptera possuem saco largo (Fig. 13; Figs. 18A,B), e o afinamento desta estrutura foi considerado estado apomórfico (Figs. 18C,D).

208–Tegumen: [curto (\cong comp. do vínculo)=0] [longo (> comp. do vínculo)=1] – O tegumen é curto em *Libytheana* (Fig. 13); e o tipo alongado (Fig. 17B) foi considerado estado apomórfico deste caráter.

209–Valva: [romba=0] [com apêndices=1] – A valva de *Libytheana* é romba (Fig. 13), sem qualquer tipo de apêndices. A presença de apêndices foi considerado como estado apomórfico (Fig. 19)

210–Valva: [curta (comp. \leq 2x larg.)=0] [alongada (comp. > 2x larg.)=1] – A valva de *Libytheana* é curta (Fig. 13), sendo este considerado o estado plesiomórfico do caráter em relação ao tipo de valva alongada (Fig. 19A, B).

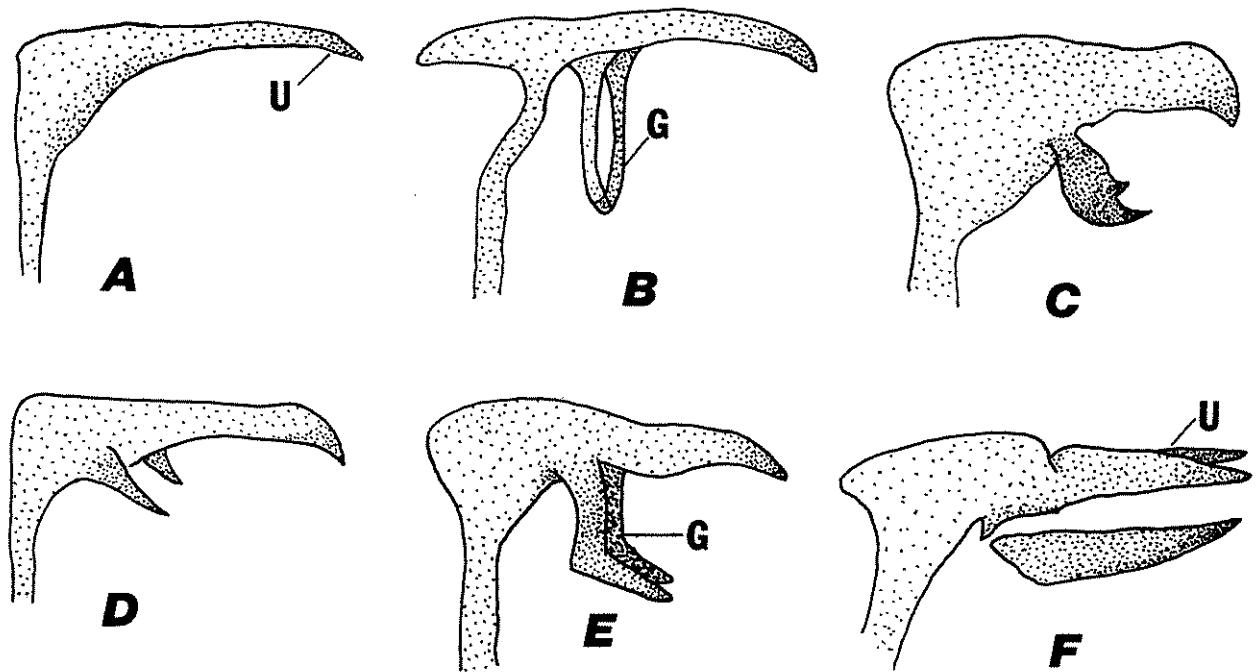


Figura 17 - Tipos de unco (U) e gnatos (G) encontrados em Nymphalidae. A - *Marpesia*, B - *Adelpha*, C - *Dynastor*, D - *Antirrhea*, E - *Dynamine*, F - *Biblis*. As figuras não estão em escala.

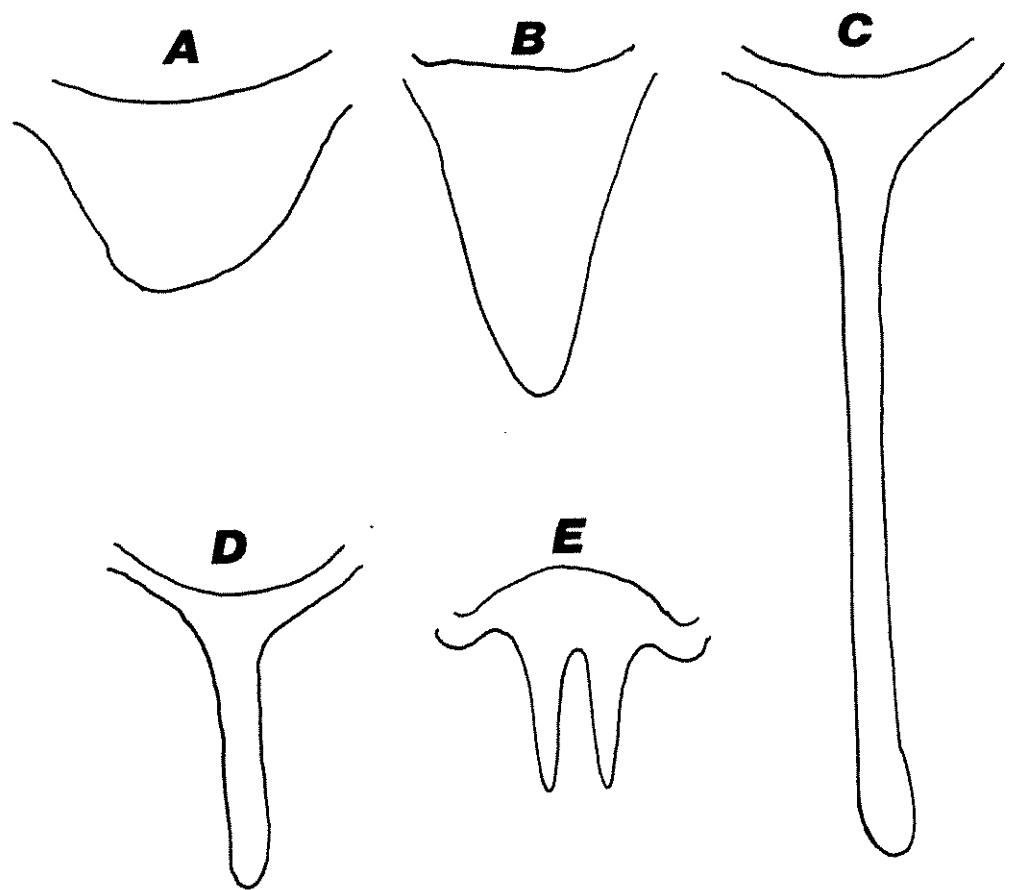


Figura 18 - Tipos de saco encontrados em Nymphalidae. A - *Eueides*, B - *Cethosia*, C - *Ectima*, D - *Danaus*, E - *Tegosa*. As figuras não estão em escala.

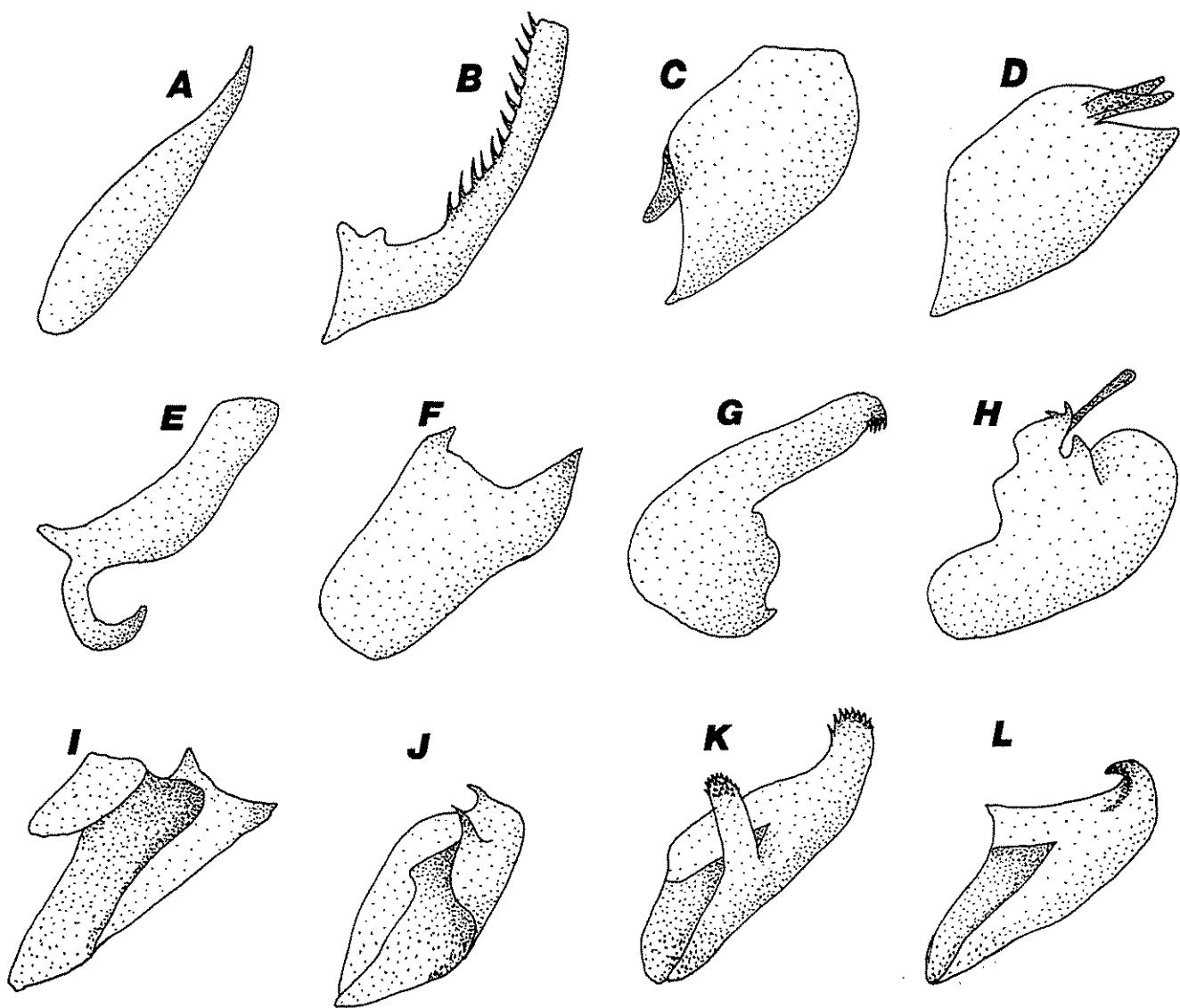


Figura 19 - Tipos de valvas encontrados em Nymphalidae. A - *Eteona*, B - *Eryphanis*, C - *Consul*, D - *Smyrna*, E - *Diaethria*, F - *Hypanartia*, G - *Junonia*, H - *Euptoieta*, I - *Haetera*, J - *Colobura*, K - *Adelpha*, L - *Caerois*. A-H, vista externa da valva; I-L, vista interna. As figuras não estão em escala.

211–Ponta distal da valva: [ausente=0] [presente=1] [dupla=2] – Uma valva sem ponta é considerado estado plesiomórfico deste caráter como definido pelo caráter 13 (Fig. 1; Fig. 19C) por estar presente em *Libytheana*, embora vários taxa que possuem apêndices podem ter valvas sem uma ponta definida (Fig. 19H). Os estados subsequentes nesta série de transformação são a presença de uma (Fig. 19A) ou duas pontas (Fig. 19F).

212–Ponta basal da valva: [ausente=0] [presente=1] – Um dos tipos de apêndice presentes em diversos taxa é uma ponta basal na valva (Fig. 19E), considerada como uma apomorfia.

213–Sáculo da valva: [simples=0] [com ponta/projeções=1] – O sáculo da valva é uma estrutura laminar que se projeta na face interna da valva (ver Fig. 9 em Fox, 1956). A presença de apêndices nesta estrutura foi considerado como apomorfia (Fig. 19K).

214–Borda interna superior da valva: [simples=0] [com projeção=1] – Projeções no lobo superior da valva estão presentes em Argynnini, Melitaeini e em *Smyrna* (Figs. 19D,H), considerado estado apomórfico.

215–Lobo dorsal da valva desenvolvido: [ausente=0] [presente=1] [com apêndice=2] – Esta estrutura só está desenvolvida em Argynnini e Heliconiini, considerado estado apomórfico deste caráter. A presença de apêndices nesta estrutura define mais um passo na série de transformação (Fig. 19H).

216–Apêndices distais e do sáculo com pequenos dentes: [ausente=0] [presente=1] – Em alguns gêneros de Nymphalidae (especialmente entre os Limenitidinae), os apêndices da valva, principalmente o do sáculo, estão armados com pequenos dentes (Fig. 19K). A presença destes dentículos foi considerado estado apomórfico.

217–Gnato: [presente=0] [ausente (não esclerosado)=1] – A perda de esclerotização na armadura genital pode ser considerada como apomorfia nos Nymphalidae; a ausência do gnato se encaixa nesta categoria (Fig. 17A).

218–Gnato: [contínuo=0] [descontínuo=1] – Um gnato contínuo, como um anel completo, é encontrado em grande parte dos Nymphalidae (Fig. 17G). Gnatos incompletos (como dois "braços" sob o unco, devido à baixa esclerosação do meio) são especialmente comuns entre os Satyrinae e Ithomiinae, considerada a condição apomórfica do caráter (Fig. 17D).

219–Gnato: [largo=0] [estreito=1] – Gnatos largos predominam em todos os grupos de Nymphalidae, incluindo *Libytheana*; o estreitamento do gnato foi considerado como estado apomórfico.

220–Gnato largo: [projetando=0] [como placa(s)=1] – Gnatos em formas de placas largas quase escondidos sob o unco são encontrados em alguns Nymphalinae e Ithomiinae (especialmente na tribo Godyridini), considerado como estado apomórfico deste caráter.

221–Gnato projetando: [ventralmente=0] [dorsalmente=1] – Em algumas das espécies com gnatos descontínuos, especialmente em alguns Euptychini, os dois braços do gnato projetam para cima do unco (resultado em parte da preparação, que libera as partes esclerosadas que sobem impulsionadas por “molas” da armadura genital), considerado como estado apomórfico deste caráter.

GENITÁLIA FEMININA

A figura 13 mostra a genitália feminina de *Libytheana carinenta*, com os códigos das principais estruturas morfológicas usadas como caracteres.

222–Bursa: [alongada=0] [curta/esferóide=1] – Bursas com forma quase esférica são encontradas em poucos grupos de Nymphalidae (como Catagrammini, Argynnini, Heliconiini e a linhagem danaóide, Figs. 20A-E), enquanto que bursas alongadas estão presentes na maioria dos Nymphalidae (Fig. 20F) incluindo *Libytheana* (Fig. 13), considerado estado plesiomórfico deste caráter.

223–Ducto da bursa: [normal/curto($\leq 2x$ comprimento da bursa)=0] [longo ($>2x$ comprimento da bursa)=1] – Como no caráter anterior, um ducto alongado está restrito a poucos taxa (Fig. 20E), considerado estado apomórfico.

224–Ducto da bursa: [membranoso=0] [inteiro esclerosado=1] – Um ducto inteiro esclerosado foi encontrado apenas nos Apaturinae (Fig. 20B), considerado como apomorfia deste grupo.

225–“Signum” na bursa: [presente=0] [ausente=1] – Para Lepidoptera, presença de um ou mais *signa* parece ser o estado mais comum (Figs. 20C-E); a ausência desta estrutura foi considerado estado apomórfico deste caráter (Figs. 20B,F).

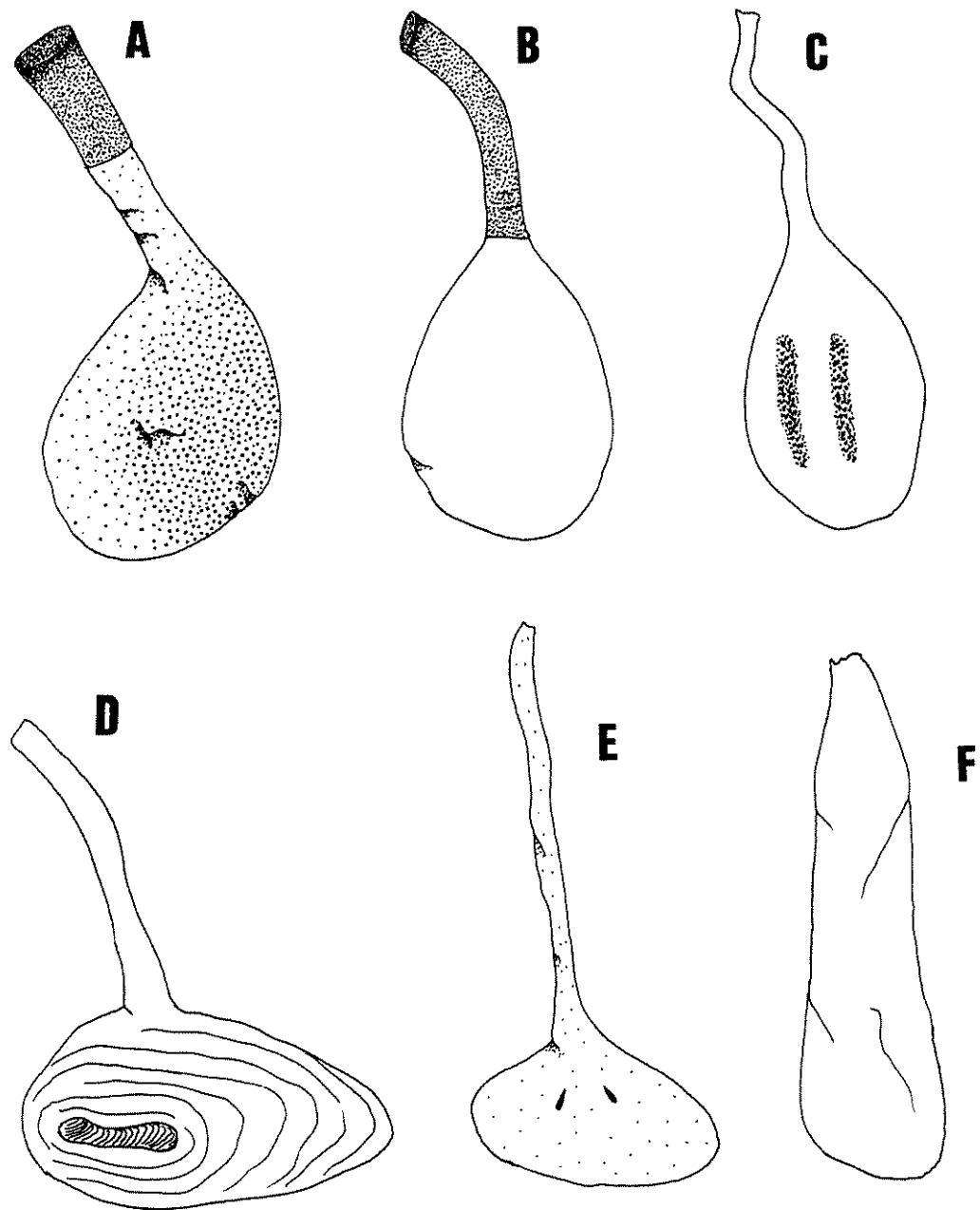


Figura 20 - Tipos de bursa encontrados em Nymphalidae. A - *Lycorea*, B - *Asterocampa*, C - *Opsiphanes*, D - *Cethosia*, E - *Ectima*, F - *Junonia*. As figuras não estão em escala.

226—“Signum” presente: [localizado=0] [espalhado/difuso=1] – Um *signum* localizado é mais comum em boa parte dos Nymphalidae e em muitos Pieridae e Papilionidae, considerado o estado plesiomórfico deste caráter (Figs. 20C-E), em contraste com *signum* esparso (Fig. 20A).

227—“Signum” localizado: [pareado=0] [único=1] – Como no caráter anterior, um par de *signa* é mais comum nos Lepidoptera com *signa* localizados (Fig. 13; Fig. 20C); um *signum* único (Fig. 20D) foi considerado estado apomórfico deste caráter.

228—“Signum” localizado: [longo=0] [curto/pequenos pontos=1] – A maioria dos *signa* localizados é alongada (Fig. 13; Fig. 20C), mas em alguns gêneros esta estrutura é curta, em forma de um pequeno círculo escuro (especialmente alguns Eurytelinae); este foi considerado estado apomórfico (Figs. 20D,E).

229—“Signum esparsos”: [fraco=0] [forte=1] – Para os *signa* não localizados, os tipos mais esclerosados (comuns principalmente em Danainae e Ithomiinae) foram considerados apomórficos (Fig. 20A).

230—Papilas anais: [normais=0] [alongadas lateralmente=1] – Este caráter foi discutido em DeVries *et al.* (1985). A papila anal alongada lateralmente é característico dos Morphinae, considerado apomórfico (Fig. 21E).

231—Papilas anais: [pelos normais=0] [pelos curtos=1] – Pelos curtos são característicos dos Morphinae e Apaturinae; sua presença foi considerado estado apomórfico (Fig. 21B, E).

232—Base das papilas anais: [larga=0] [pequena/ausente=1] – A base esclerosada das papilas anais é larga na grande maioria dos Nymphalidae, sendo pequena ou ausente em alguns Ithomiinae (principalmente na tribo Godyridini), considerado estado apomórfico deste caráter (Fig. 21D).

233—Apófises anteriores: [normais/curtas=0] [longas=1] – As apófises anteriores das papilas anais são normais ou curtas na grande maioria dos Nymphalidae; mesmo se *Libytheana* tem as apófises longas (Fig. 21), apófises curtas foi considerado estado plesiomórfico deste caráter.

234—Apófises anteriores: [normais/longas=0] [muito curtas/ausentes=1] – Apófises anteriores extremamente curtas ou quase ausentes foram encontradas em poucos gêneros de Nymphalidae, principalmente entre os Satyrinae; esta condição foi considerada como estado apomórfico deste caráter (Figs. 21C,E).

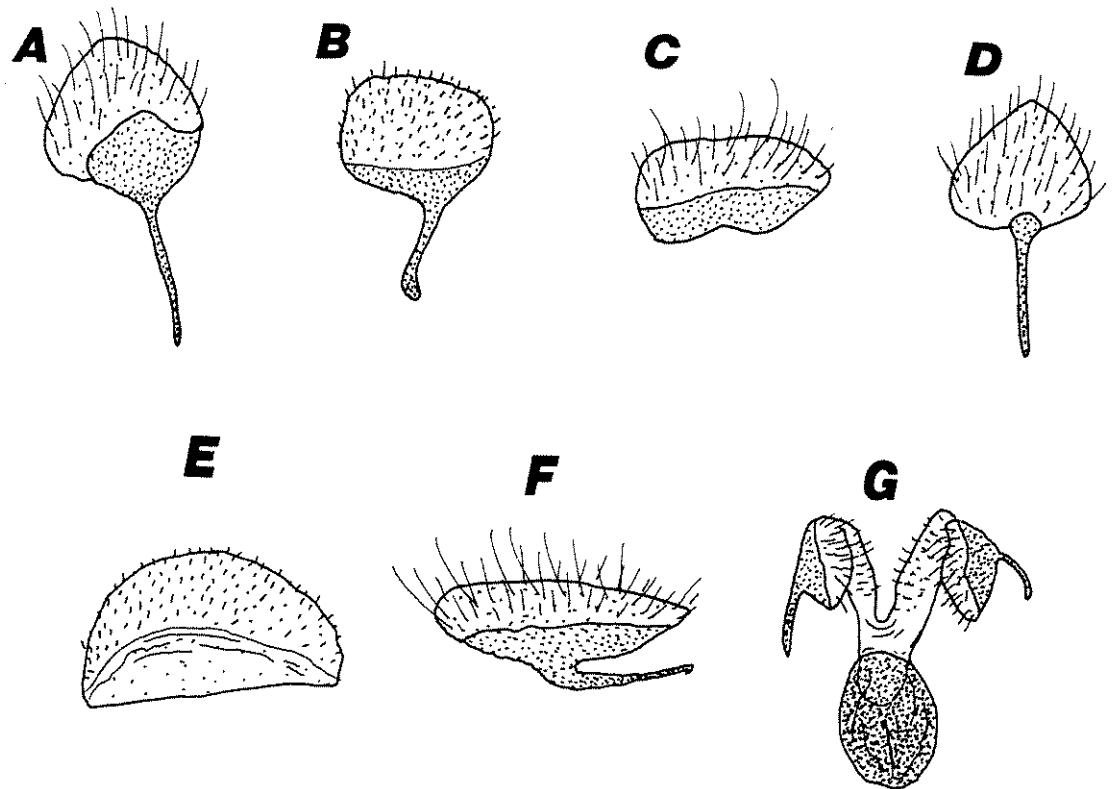


Figura 21 - Tipos de papilas anais encontrados em Nymphalidae. A - *Eryphanis*, B - *Anaea*, C - *Archaeoprepona*, D - *Pseudoscada*, E - *Morpho*, F - *Adelpha*, G - *Actinote* (a estrutura adjacente às papilas é a glândula "sous-papillaire"). As figuras não estão em escala.

4.2.2 - Relações Filogenéticas

Na análise da matriz pelo Hennig 86, o comando mh* encontrou 2 árvores igualmente parcimoniosas, com comprimento de 1220 passos, ci de 22 e ri de 71; o comando bb encontrou 100 árvores igualmente parcimoniosas com o mesmo tamanho, ci e ri (ver dez destas árvores nas Figs. 22-31); e foi obtida a árvore de consenso estrito com o nelsen (Fig. 32).

Nestas árvores, os 95 *taxa* analisados se reuniram em 6 grupos principais (Tabela 7), todos com sua individualidade e seus componentes indissociáveis em todas as análises.

Tabela 7 - Principais subgrupos de Nymphalidae baseado nos resultados das análises filogenéticas.

GRUPO	Representantes*
G1	Libytheinae
G2	Danainae, Tellervinae, Ithomiinae
G3	Charaxinae, Apaturinae, Morphinae, Brassolinae, Satyrinae, Calinaginae, Biinae
G4	Limenitidinae e Cyrestidinae
G5	Biblidini
G6	Heliconiinae, Nymphalinae, Coloburini (?)

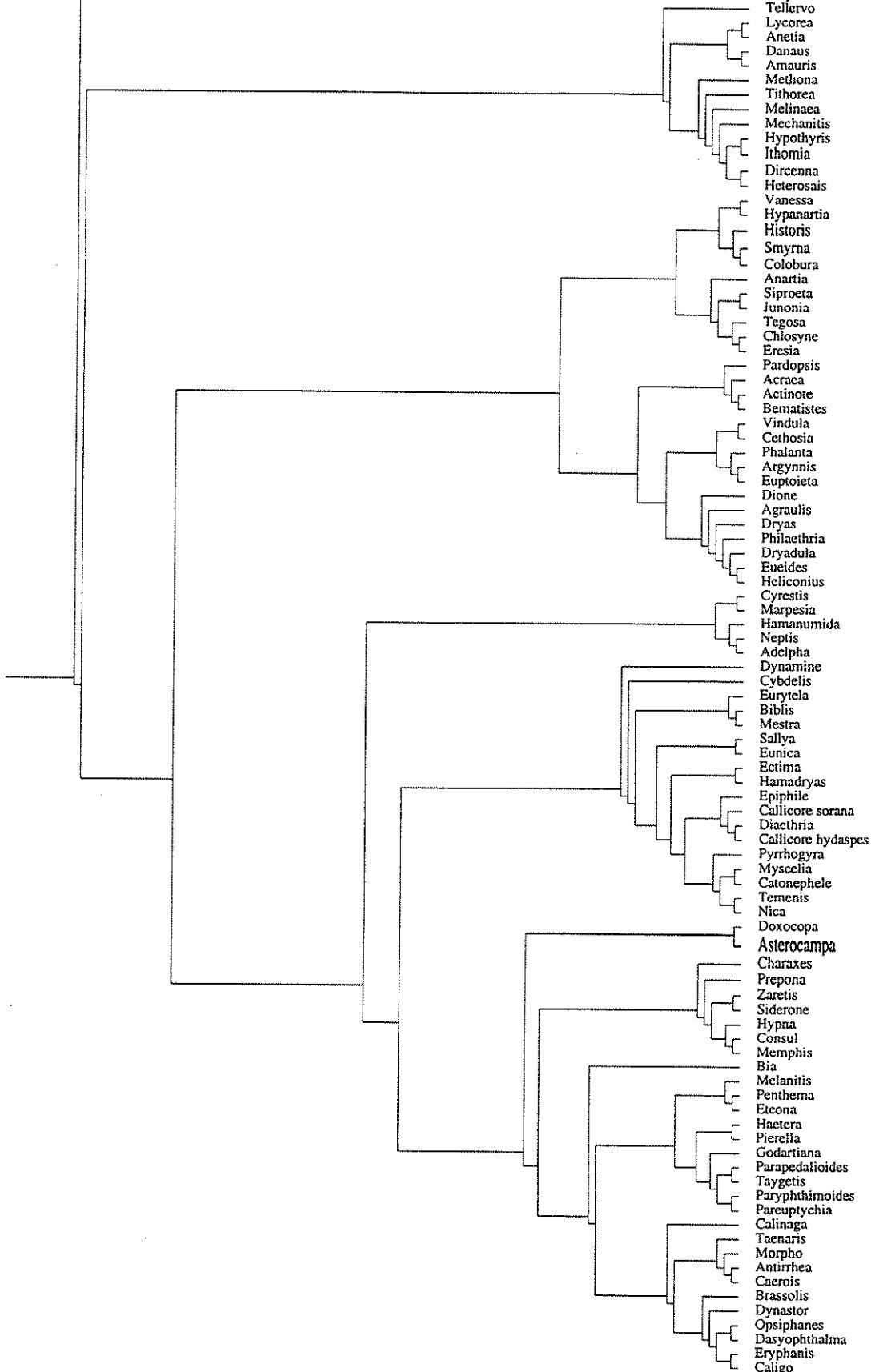
*- subgrupos usados por Harvey (1991)

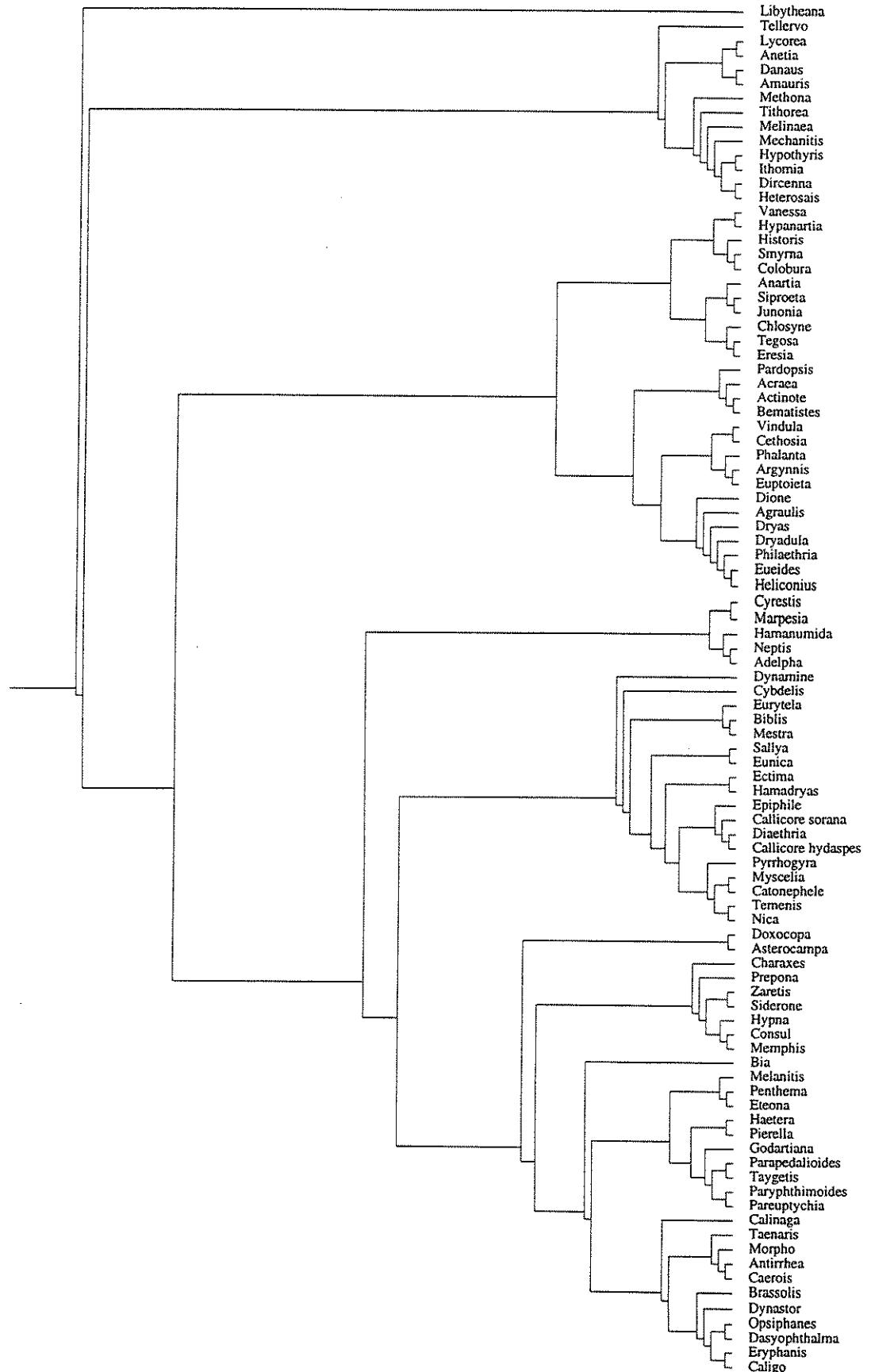
As subfamílias são brevemente discutidas a seguir, com uma lista dos principais caracteres que as definem, escolhidos por serem mais consistentes, com poucos passos e maior índice de retenção nas árvores (Apêndice 2). No caso de serem plesiomorfias, são indicados por um [p] em seguida ao número do caráter.

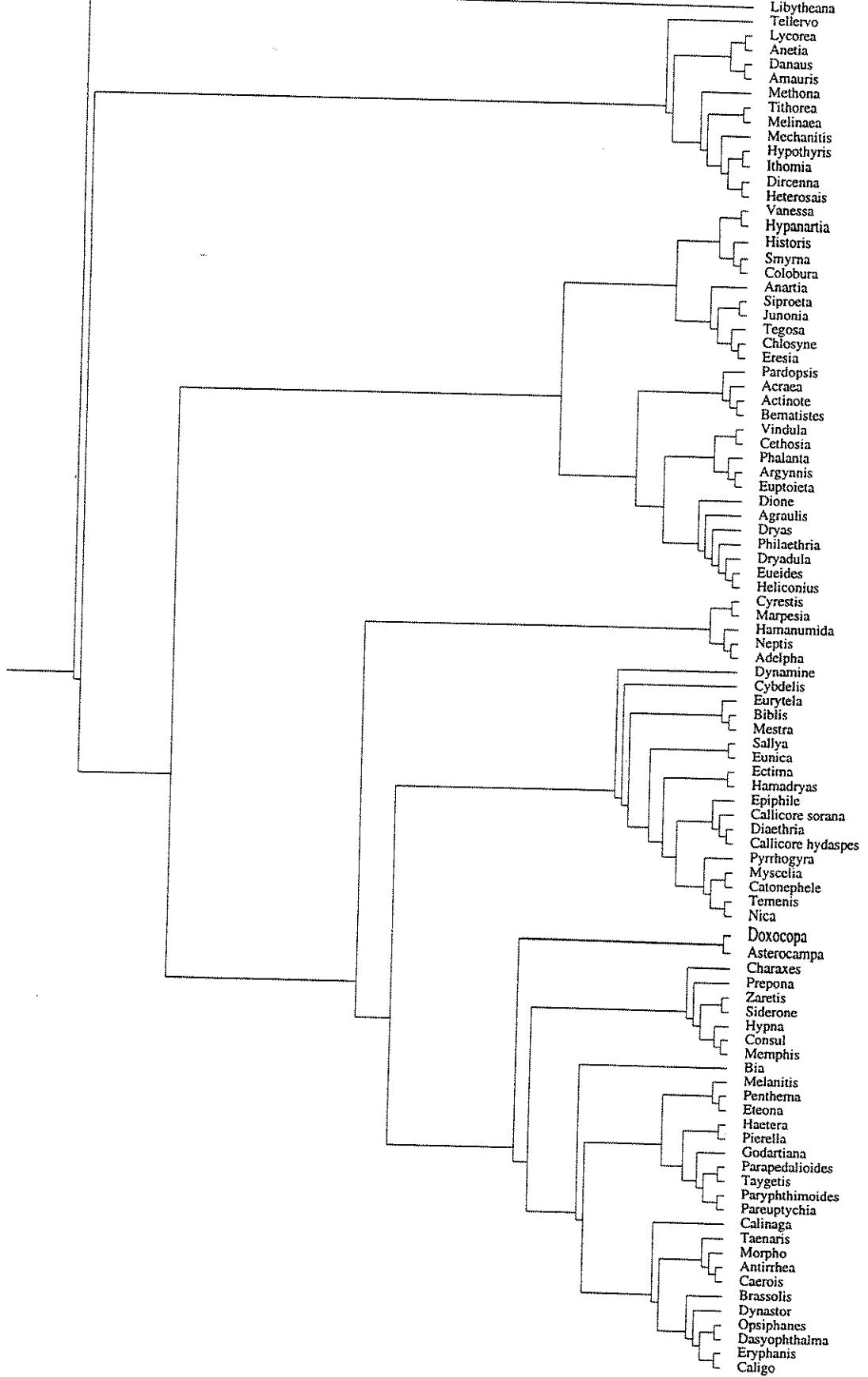
Grupo 1 - É o grupo mais basal dentre os Nymphalidae, representado apenas pela subfamília Libytheinae. Os imaturos deste grupo são muito semelhantes aos dos Pieridae. Todas as espécies conhecidas alimentam-se em *Celtis* (Ulmaceae). As larvas de *L. carinenta* foram observadas refugiando-se na porção apical da veia central (não comida) das folhas de *Celtis spinosa*, de forma muito semelhante às larvas que constróem trampolins de fezes (“frass chains”) (veja caracteres 111 e 115 de “comportamento larval”).

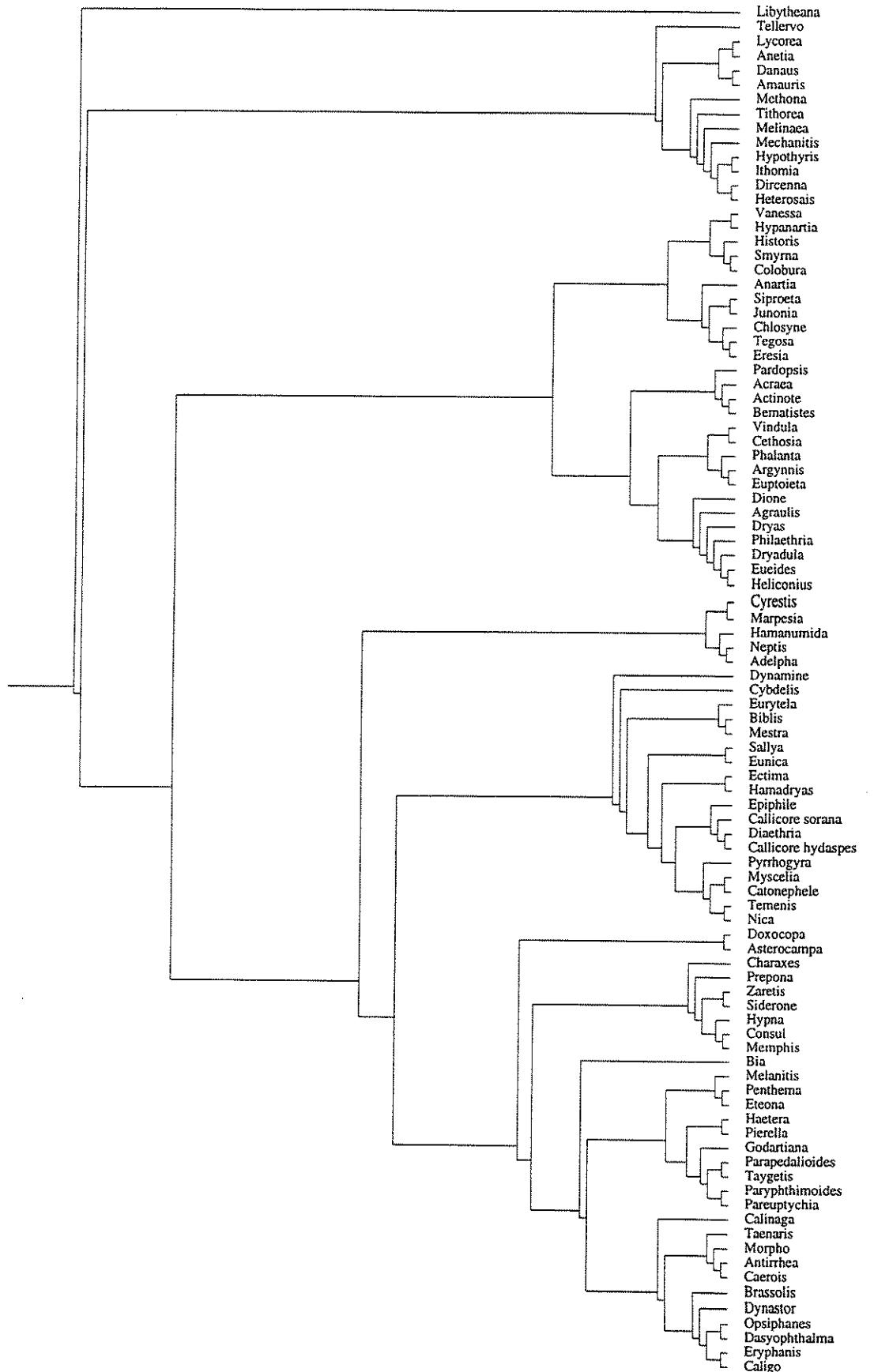
O seguinte conjunto de características define Libytheinae: presença de crochets laterais nas propernas das larvas [19-p]; asa posterior com veias 1D e R formando um angulo fechado [156-

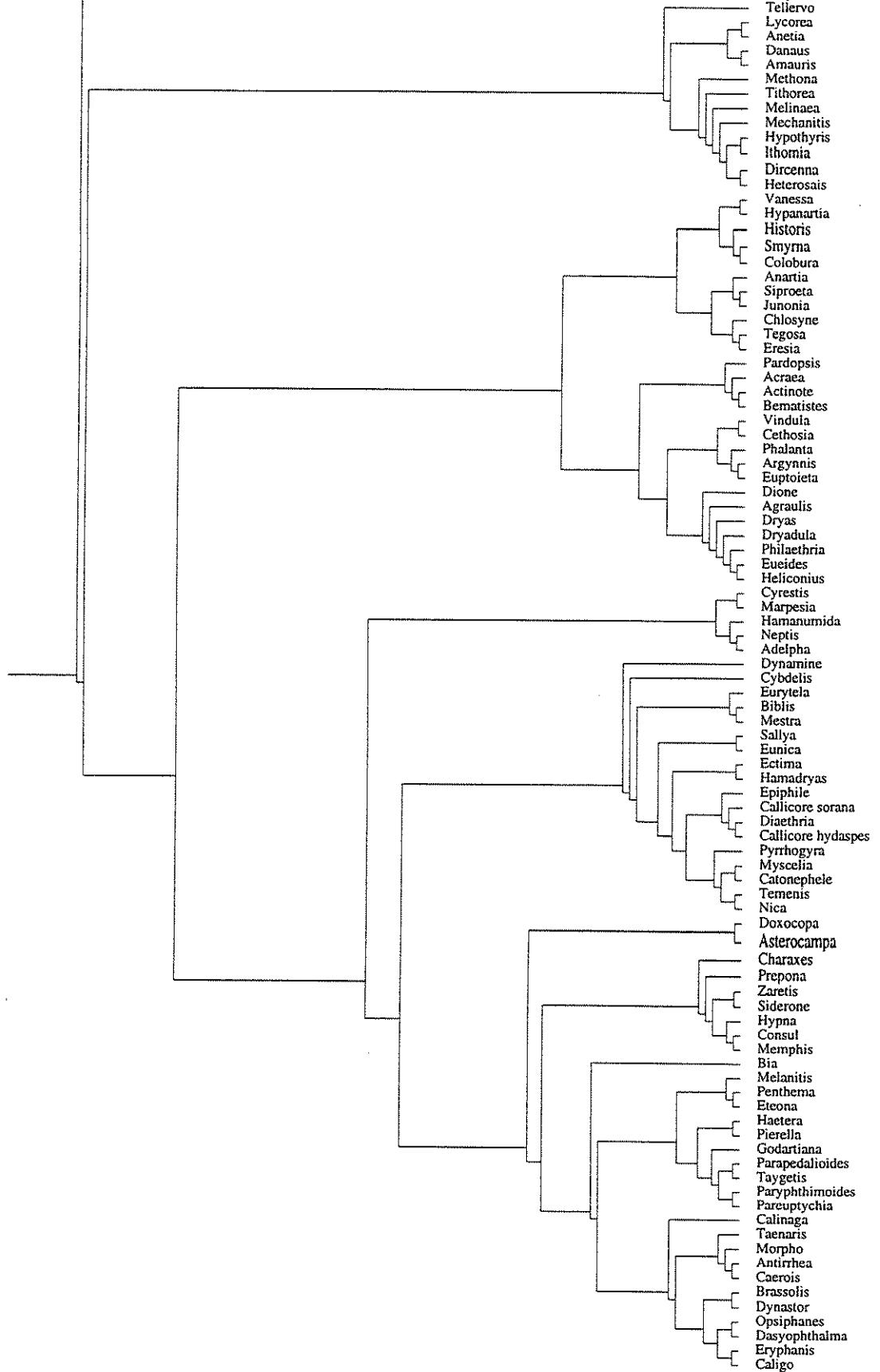
Figuras 22 a 33 (próximas 12 páginas) – Dez das árvores mais curtas (próximas 10 páginas; árvores de número 1, 2, 5, 8, 25, 30, 31, 88, 96 e 98 respectivamente) dentre as 100 árvores igualmente parcimoniosas (comprimento = 1220, ci = 22, ri = 71) encontradas pelo Hennig 86; árvore de consenso estrito (décima primeira página) e árvore obtida por pesagem sucessiva de caracteres (décima segunda página).

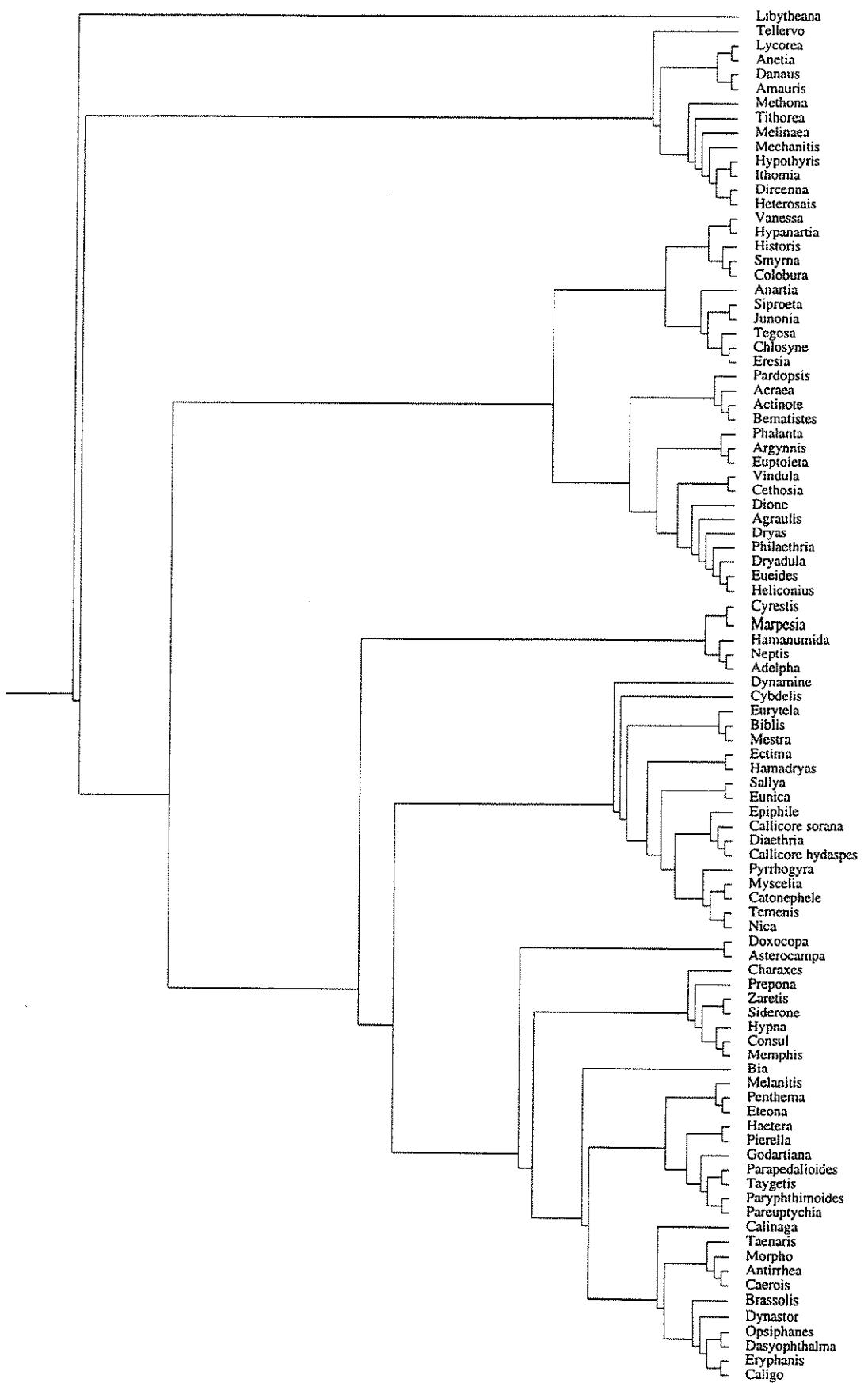


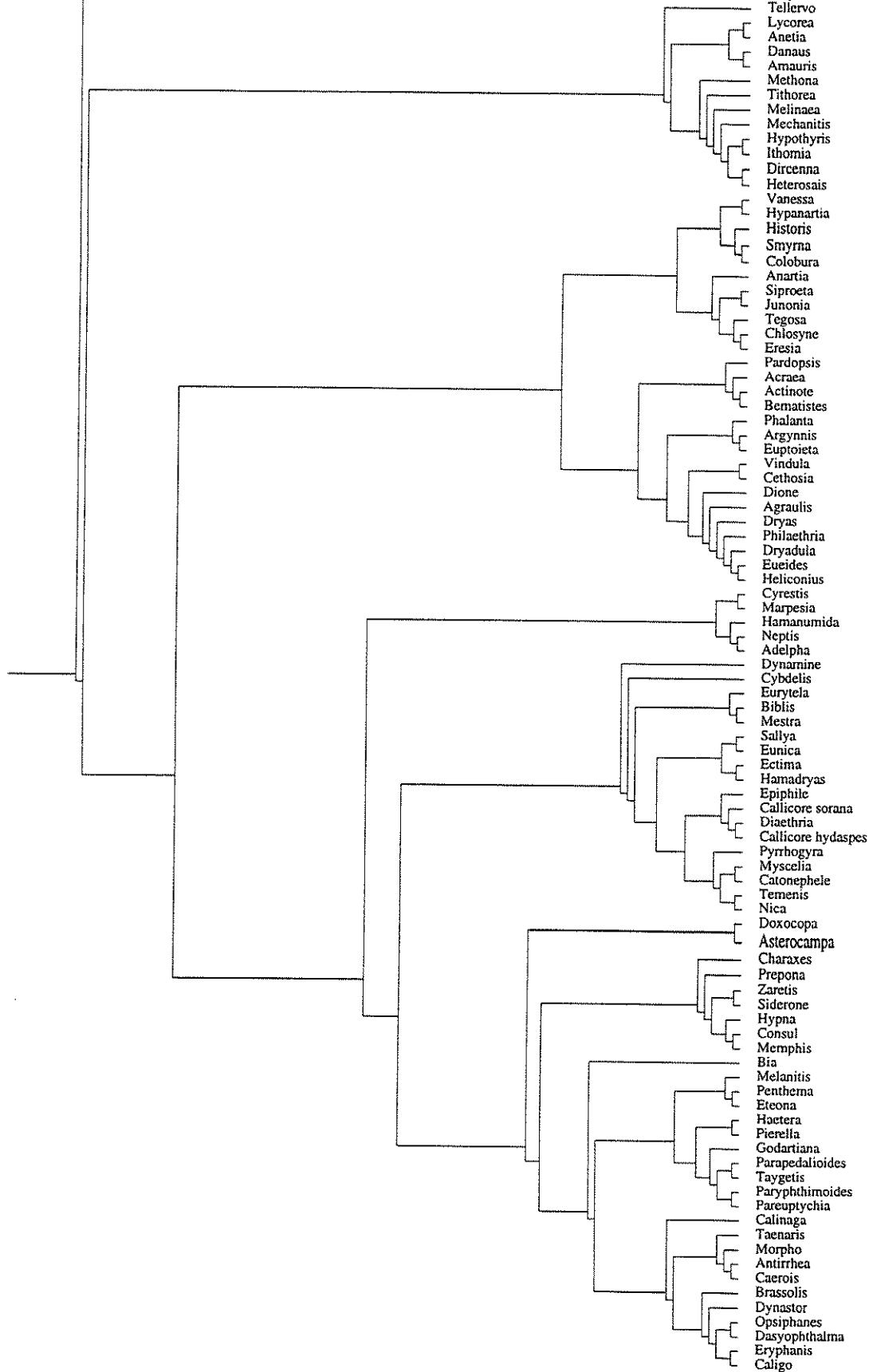


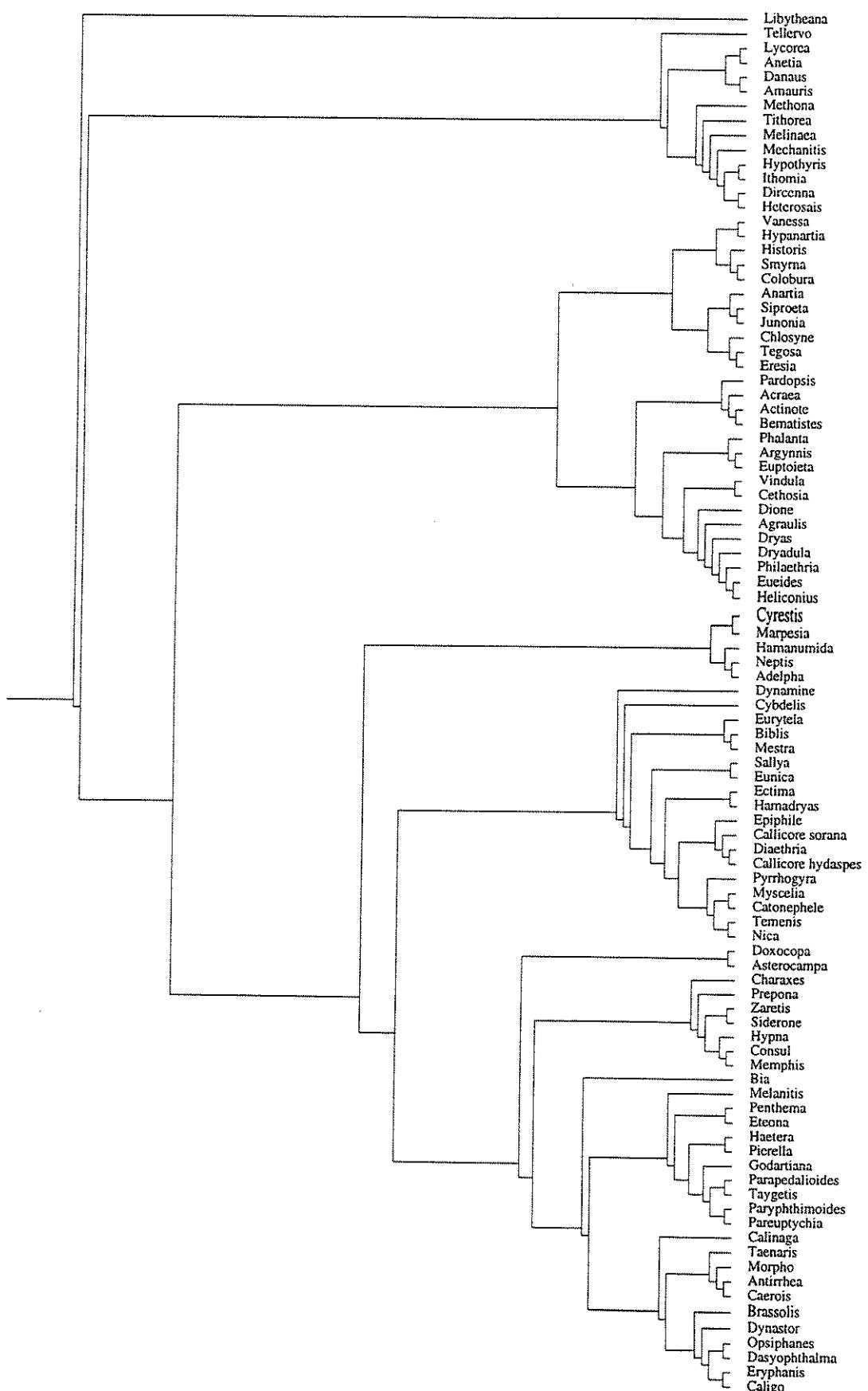


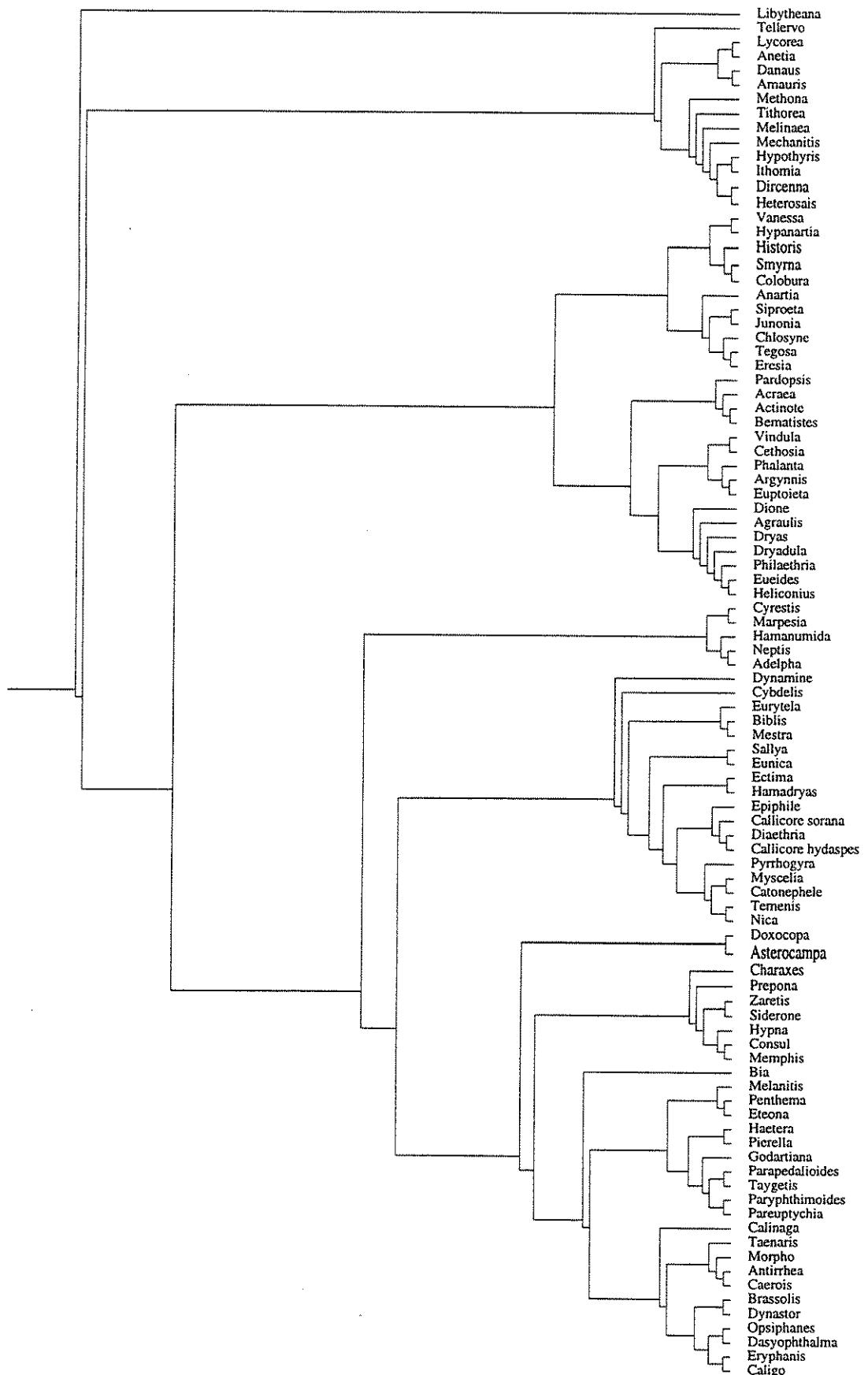


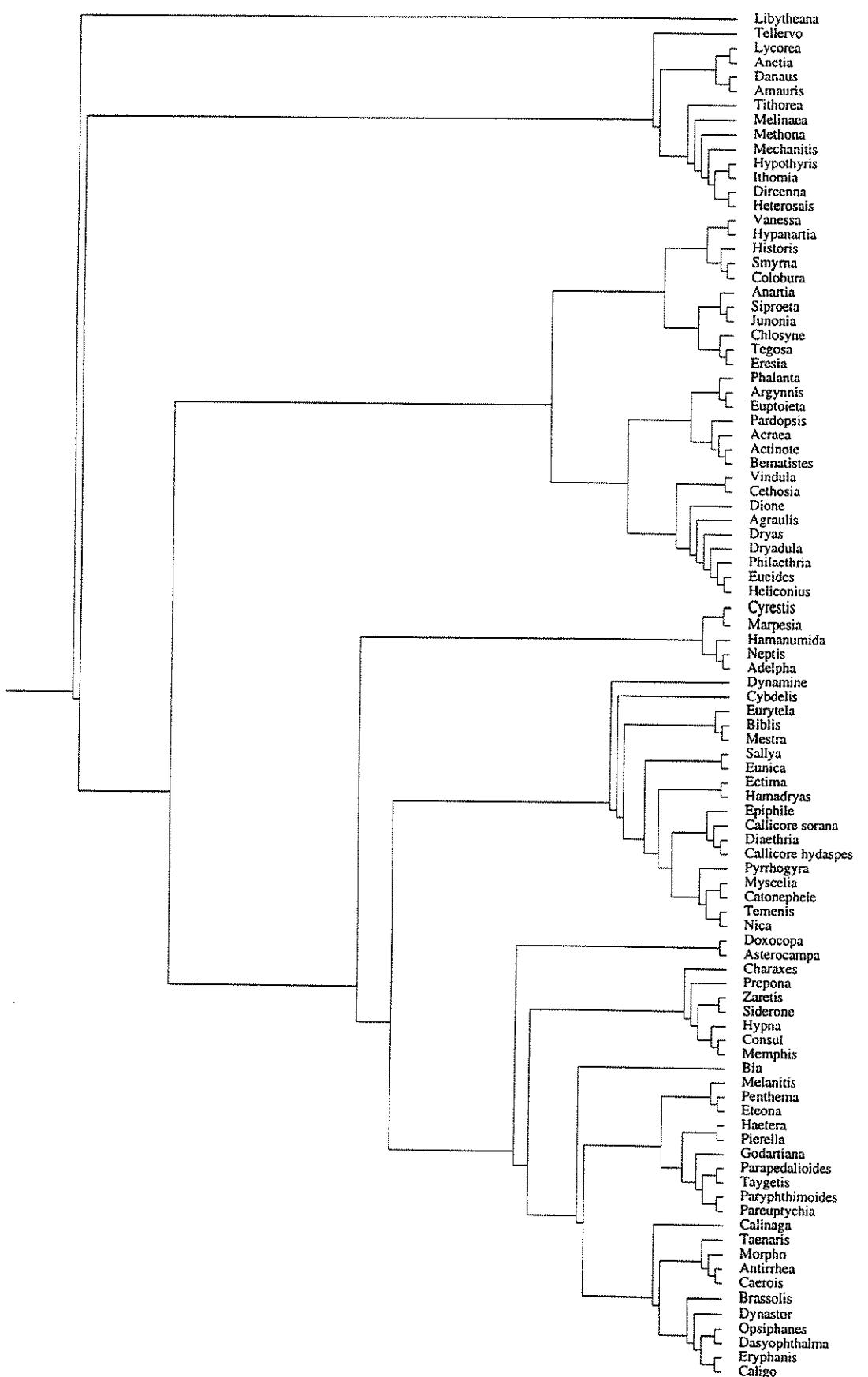


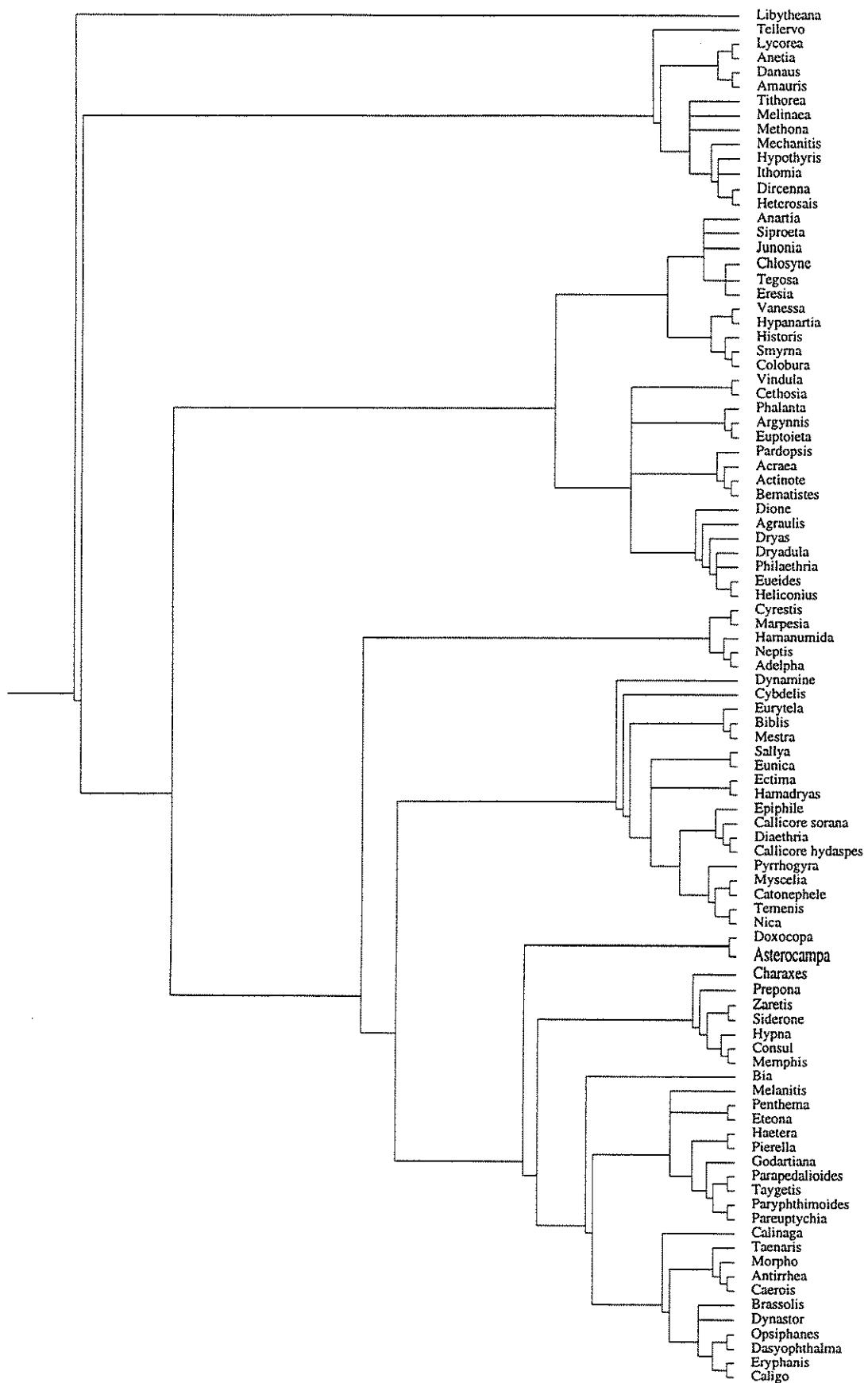


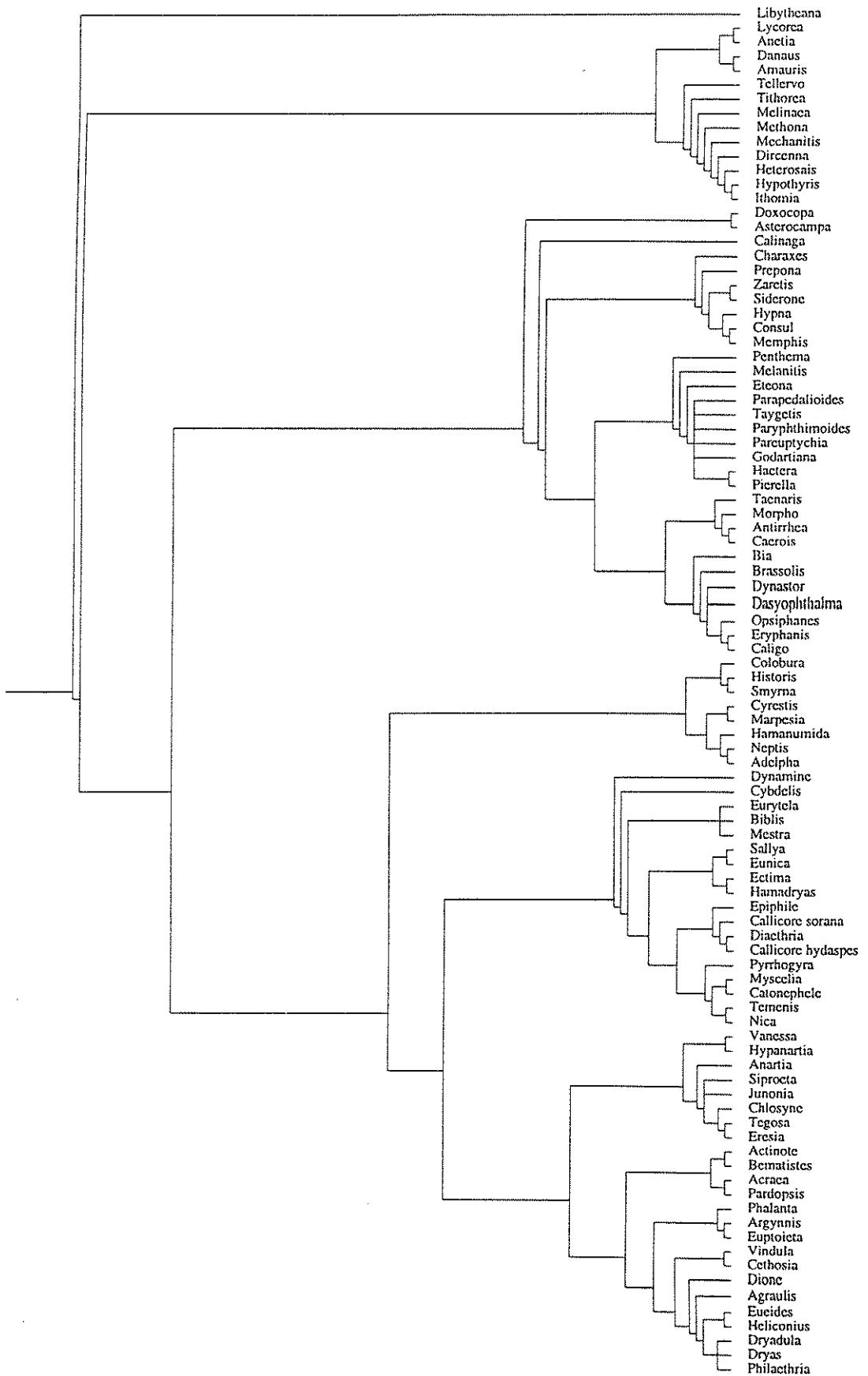












p]; patágio reduzido [162-p]; sulco externo pleural secundário reduzido [165-p]; hipóptero reduzido [166-p]; propernas pouco reduzidas nas fêmeas [182-p].

Grupo 2 - É representado por três subfamílias estreitamente aparentadas, Tellervinae, Danainae e Ithomiinae. Os imaturos destes grupos apresentam muitas características em comum, como estrutura dos ovos (Motta, 1989), padrão de coloração de anéis transversos coloridos, ausência de escolos de qualquer tipo, comportamento larval de “descanso em J”, filamentos flexíveis nas larvas (perdidos secundariamente na maioria dos Ithomiinae, Brown & Freitas, 1994) e presença de uma cerda SD adicional nas larvas de 1º estádio. Os adultos são freqüentemente aposemáticos e fazem parte de diversos anéis miméticos nas regiões tropicais do globo (Brown & Benson, 1974, Ackery & Vane-Wright, 1984). Os adultos estocam PAs de diversas fontes naturais (alimento de larvas ou adultos), usados para defesa contra predadores e como precursores de feromônios sexuais.

O seguinte conjunto de características define este grupo: botões de filamentos presentes no primeiro estádio (ausente em muitos Ithomiinae); padrão de anéis contrastantes nas larvas (ausente em muitos Ithomiinae) [22, 42]; cerda sd adicional nos segmentos abdominais de larvas de 1º estádio [27]; cerdas filiformes em 2T e 3T ausentes [94]; larvas descansam em posição de “J” (ausente em alguns Ithomiinae) [114]; pupa com chanfradura no 3º segmento abdominal (ausente em muitos Ithomiinae e em *Lycorea* e *Ituna*) [123]; hipóptero reduzido [166-p]; adultos atraídos a fontes de Pas [167]; músculo extensor cranial da proboscide presente [177].

Tellervinae - Esta subfamília é representada apenas pelo gênero *Tellervo*, da Oceania, com poucas espécies e subespécies (Ackery, 1987). O posicionamento de Tellervinae como grupo separado de Danainae e Ithomiinae já havia sido sugerido anteriormente, embora até o momento não houvesse uma definição final quanto ao status real deste grupo. Os imaturos de Tellervinae são tipicamente danaóides, com um par de filamentos flexíveis no metatórax. Os adultos parecem apresentar diversos caracteres tanto de Danainae quanto de Ithomiinae, mas não possuem os pincéis costais típicos dos Ithomiinae nem os tuhos abdominais dos Danainae. A família das plantas hospedeiras (Apocynaceae) é a considerada “primitiva” para toda a linhagem danaóide.

O seguinte conjunto de características define Tellervinae: ausência de pincel de pelos na região costal da AP de machos [147-p]; ausência de pincel de pelos abdominais nos machos [184-p]. Uma autapomorfia muito conhecida de Tellervo (não usada na matriz) é a coloração amarelo vivo dos olhos dos adultos (Ackery & Vane-Wright, 1984; Ackery, 1987).

Danainae - Os Danainae foram revisados por Ackery & Vane-Wright (1984) em uma abordagem cladística bastante detalhada. Os imaturos de todas as espécies possuem filamentos flexíveis nos segmentos do corpo em diversas combinações (Ackery & Vane-Wright, 1984), padrão de coloração de anéis transversos; alimentam-se basicamente em Apocynaceae, Asclepiadaceae e Moraceae.

O seguinte conjunto de características define Danainae: propernas de fêmeas com 4 tarsômeros muito reduzidos e formando uma clava [179]; ausência de pincel de pelos na região costal da AP de machos [147-p]; pincel de pelos abdominais no abdome de machos [184]; unco curto [200] e com ponta chata [201].

Ithomiinae - Uma filogenia baseada em caracteres de imaturos, adultos, comportamentais e químicos dos Ithomiinae foi publicada por Brown & Freitas (1994). Filamentos flexíveis e padrão de coloração de anéis estão presentes apenas nas larvas das tribos mais primitivas, sendo ausentes na grande maioria dos gêneros conhecidos. As larvas são bastante diversificadas em padrão de cor e forma, mas como todos os representantes deste grupo, não possuem escolos no corpo nem na cabeça. A venação das asas dos adultos é muito diversificada, e tem sido usada na definição dos diversos gêneros (Fox 1940).

O seguinte conjunto de características define Ithomiinae: pincel de pelos na região costal da AP de machos [147]; ausência de pincel de pelos abdominais no abdome de machos [184-p].

Grupo 3 - Este grupo foi aqui chamado de "linhagem satiróide". Seus representantes são muito diversificados, mas as larvas de todos os representantes possuem características em comum como cauda bífida (perdida em alguns Charaxinae e Brassolinae), ausência de escolos no corpo (embora alguns Apaturinae, Charaxinae e Brassolinae possuam projeções semelhantes a escolos, mas não homólogas) e a ausência da cerda filiforme em A8. Este é um grupo muito diversificado e

cosmopolita, mas os adultos tem em comum o fato de alimentarem-se em seiva e frutos fermentados (com exceção dos Apaturinae, que também visitam flores).

Apaturinae - É o primeiro grupo que aparece na base desta linhagem. Os ovos são semelhantes aos ovos dos Cyrestidinae e Nymphalini, com carenas longitudinais bem marcadas. As larvas de primeiro estádio tem cerdas muito curtas. As larvas de último estádio possuem um par de escolos na cápsula cefálica, variando de muito curtos (metade da altura da cabeça) a bastante longos (até 3 vezes a altura da cabeça) (Friedlander, 1986, 1988; Kowaya, 1989). As pupas em muitos aspectos assemelham-se às pupas de Libytheinae, mas isso pode ser uma consequência de usarem as mesmas plantas hospedeiras (Ulmaceae, principalmente *Celtis* spp.). Os adultos de muitas espécies tem padrão de coloração alar semelhante a de espécies de Limenitidinae, principalmente nos neotrópicos.

O seguinte conjunto de características define Apaturinae: ovos com estrias longitudinais em relevo [6]; unco curto [200]; papilas anais com pelos curtos [231].

Charaxinae - Um grupo pantropical muito diversificado, com apenas um gênero encontrado na Europa. Os ovos são lisos (como nos Satyrinae) e muitos possuem uma leve depressão apical. As larvas são um pouco diversificadas, possuem escolos de diversos tamanhos (quase ausentes em *Memphis*) e casualmente escolos cefálicos laterais adicionais ao par frontal. A cauda bifida, longa em Preponini, é muito curta ou ausente em Anaeini. As larvas usam diversas famílias de plantas, com maior amplitude de famílias em Preponini e no gênero *Charaxes*. A grande maioria constrói trampolim de fezes, e algumas formam um tubo com a folha, provavelmente como defesa contra predadores e parasitóides. Os adultos têm vôo forte e são muito coloridos, pelo menos no lado dorsal.

O seguinte conjunto de características define Charaxinae: ovos lisos, sem escultura coriônica [5, 10]; ovos com concavidade no topo [12]; manchas claras na cápsula cefálica da larva de 1º estadio [31]; larvas constróem trampolins de fezes [115]; pupa com segmentos abdominais imóveis [120]; parapatágio presente [163].

Biinae - Este grupo possui apenas uma espécie (*Bia actorion*), presente em toda a região amazônica. Ainda que *Bia* tenha aparecido separado dos demais grupos, as características do ovo (finamente estriado), da larva de primeiro estádio (com cápsula sem escolos e com longos pelos) e dos adultos levam a crer que este gênero deve ser um representante aberrante da subfamília Brassolinae. Caracteres de pupa (ainda não descrita) devem resolver este aparente problema, mas a colocação deste gênero entre os Brassolinae deve ser considerada. As larvas de *Bia* comem pequenas palmeiras do subbosque.

O seguinte conjunto de características define *Biinae*: ovo com mais de 30 estrias longitudinais [7]; hipóptero reduzido [166-p]; adultos com hábitos crepusculares [172]; unco curto [200].

Satyrinae - Este é um grupo bastante diversificado e cosmopolita, mas com muitas características comuns à maioria das espécies. Os ovos de grande parte dos Satyrinae são completamente lisos na observação em microscópio óptico, sem estrias de qualquer tipo (algumas espécies possuem estrias fracamente marcadas, e microscopia de varredura tem evidenciado outros tipos de escultura coriônica; ver em Sourakov & Emmel, 1997b). As larvas da maioria das espécies possuem um par de escolos cefálicos já no primeiro estádio, característica exclusiva desta subfamília. No ultimo estádio, as principais diferenças estão no tamanho relativo da cauda bífida e dos escolos cefálicos. As larvas da maioria das espécies comem monocotiledôneas, com notável exceção de alguns registros em Lycopsida (Singer *et al.*, 1971; Teshirogi, 1996). As pupas são muito semelhantes, em geral curtas e com poucas projeções (algumas espécies possuem pupas alongadas com capas oculares projetando). Os adultos de grande parte das espécies possuem as nervuras costais infladas (como alguns Eurytelinae), e padrão de coloração em tons de marrom e cinza com marcas ocelares principalmente nas asas posteriores. No mais, a evolução de outros caracteres seguiu diversos caminhos dentro de diferentes linhagens desta subfamília (Freitas & Brown, in prep.)

O seguinte conjunto de características define *Satyrinae*: cápsula cefálica de larvas de 1º estádio com par de protuberâncias [32]; veias costais infladas [137].

Calinaginae – Esta subfamília, com um único gênero e poucas espécies, é o grupo externo de Morphinae + Brassolinae. De fato os imaturos parecem intermediários a essas duas subfamílias em diversos aspectos. Larvas de *Calinaga* usam *Morus* spp. (Moraceae).

O seguinte conjunto de características define Calinaginae: ovo hemisférico [3] com estrias [5, 10]; veia anal adicional vestigial na AP [154]; antenas sem escamas [174].

Morphinae - Os representantes desta subfamília tem em comum as larvas muito pilosas desde o primeiro estádio. Duas tribos são reconhecidas, os Morphini neotropicais e os Amathusiini, paleotropicais. Os ovos parecem separar as duas tribos aceitas, sendo que os Morphini possuem geralmente ovos hemisféricos, os Amathusiini esféricos. Ainda os escolos das larvas de Morphini são orientados posteriormente, enquanto que os dos Amathusiini estão no vértex, mais anteriores. A maior parte das larvas usa monocotiledôneas (bambus e palmeiras), com notáveis exceções de algumas *Taenaris* usando Cycadaceae (além de bambus) e os *Morpho* mais avançados usando várias famílias de dicotiledôneas.

O seguinte conjunto de características define Morphinae: ovo hemisférico [3] (globoso em Amathusiini) liso (sem escultura coriônica) [5, 10]; marcas circulares no topo do ovo fecundado [15]; larvas de 1º estádio com muitas cerdas [26] longas [26]; corpo com pelos abundantes e macios [59]; cápsulacefálica pilosa [99]; cápsulacefálica com par de escolos [101] (curvados para tras em Morphini [107], mas não em Amathusiini); pupa com segmentos abdominais imóveis [120]; tufo de pelos androconiais laterais na genitália de machos [196].

Brassolinae - Grupo exclusivamente Neotropical, já foi considerado como tribo de Satyrinae (Miller, 1968) mas aparecem nas análises como um subgrupo independente (já proposto por Harvey, 1991), mais relacionados aos Morphinae. Os ovos da maioria das espécies possuem um grande número de estrias longitudinais e transversais, as larvas de primeiro estádio possuem cápsulacefálica pilosa (em geral com pelos espatulados) sem escolos, e as larvas de último estádio possuem escolos laterais além do par frontal (no vértex). Escolos e cauda bifida são ausentes no gênero *Brassolis*, provavelmente associado às características gregárias das larvas. Todas as espécies conhecidas alimentam-se em monocotiledôneas, principalmente bambus (Poaceae), Cyperaceae, Arecaceae, Musaceae e Marantaceae, mas existem registros em *Typha* sp.

(Typhaceae) e Poaceae como cana-de-açúcar. Uma característica muito freqüente é o período de atividade crepuscular dos adultos, tipicamente matinal e à tarde (como diversos Satyrinae, dois gêneros de Morphini e quase todos os Amathusiini).

O seguinte conjunto de características define Brassolinae: ovos com mais de 30 estrias longitudinais [7]; ovos fecundados com marcas circulares no topo [15]; cápsula céfálica da larva de 1º estádio com muitos pelos espatulados [33, 34]; presença de célula pré costal na asa posterior [151]; hipóptero reduzido [166-p]; adultos com hábitos crepusculares [172]; antenas sem escamas [174].

Grupo 4 - É um grupo pequeno e compacto, com larvas intermediárias entre os grupos 5 e 6. As larvas de primeiro estádio tem cerdas curtas. As larvas de último estádio podem ou não ter escolos do tipo ramificado (um pouco diferentes em Cyrestidinae). A grande maioria das espécies constrói trampolins de fezes, variando de estruturas mais simples semelhantes às conhecidas em *Libytheana* até estruturas mais elaboradas, com pedaços de folha seca presos ao trampolim (Morrel, 1954; Fukuda *et al.*, 1972). Os adultos têm comportamento mais próximo ao dos Eurytelinae, mas visitam flores com freqüência.

Cyrestidinae - Esta subfamília possui ovos parecidos com os Nymphalinae, com carenas longitudinais bem marcadas. As larvas de muitas espécies constróem trampolins de fezes (Orellana, 1997), e uma série de diferentes modos de construção destas estruturas já foi identificada em espécies desta família (Fukuda *et al.*, 1972). A maioria das espécies come Moraceae (*Ficus* sp. e outras) mas existem alguns registros em outras famílias (como Anacardiaceae para algumas *Marpesia* neotropicais).

O seguinte conjunto de características define Cyrestidinae: ovos com estrias longitudinais em relevo [6]; cerdas claras na larva de 1º estádio [24]; escolos dorsais filiformes rígidos [50]; larvas constróem trampolins de fezes [115]; apêndices distais e do sáculo da valva com pequenos dentes [216].

Limenitidinae - Os representantes desta subfamília também formam um grupo muito óbvio, embora com maior variação em larvas e pupas do que os Cyrestidinae. Os ovos de todas as

espécies conhecidas são muito semelhantes, com células hexagonais e projeções espiniformes nos ângulos das células. As larvas são bastante diferentes, sendo que algumas apresentam escolos curtos e subdivididos, um pouco semelhantes aos dos Eurytelinae, enquanto outras apresentam escolos reduzidos, ou muito grandes e aparentemente plumosos (como *Hamanumida*). As pupas são um pouco menos variáveis, em geral apresentando o tórax e abdômen projetando-se (mas o grau de projeção é bastante variável). Este grupo tem uma amplitude enorme de uso de plantas hospedeiras de diversas famílias como Moraceae, Ulmaceae, Rubiaceae, Combretaceae, Rosaceae e Melastomataceae.

O seguinte conjunto de características define Limenitidinae: ovos com células não quadrangulares [9]; ovos com espinhos nos encontros das estrias [11]; cerdas claras na larva de 1º estádio [24]; larvas constróem trampolins de fezes [115]; sáculo da valva com projeções [213]; apêndices distais e do sáculo da valva com pequenos dentes [216].

Grupo 5 - Este grupo é representado apenas pela tribo Biblidini de Harvey (1991), e aqui tratada como subfamília Eurytelinae com cinco tribos. Os ovos possuem pelos na tribo Biblidini, e nas outras tribos variam muito pouco, sendo em geral em forma de cone truncado com estrias longitudinais mais marcadas que as transversas (com exceção de *Hamadryas* e *Ectima*). As larvas de primeiro estádio possuem cerdas muito curtas (em Biblidini e Dynamini são longas) em inserções esclerosadas. Todos os representantes deste grupo possuem escolos ramificados no corpo, ainda que algumas espécies tenham esses escolos extremamente reduzidos em parte (diversos Catagrammini) ou todo o corpo (*Dynamine tithia*). Escolos na cabeça estão presentes em quase todos os gêneros conhecidos (exceto em *Dynamine*) e podem variar muito em tamanho relativo. As pupas são bastante diversificadas, mas seguem um padrão geral, sendo que as variações maiores estão nas expansões laterais das capas alares, tamanho relativo das capas oculares e projeções dorsais. Dois grupos podem ser identificados em relação a utilização de plantas hospedeiras, um que se alimenta de Euphorbiaceae e um outro (Catagrammini) alimentando-se principalmente em Sapindaceae. O gênero *Eunica* é o mais diversificado em uso de plantas hospedeiras, com registros em pelo menos outras quatro famílias adicionais. Os adultos alimentam-se em seiva e frutos fermentados, com alguns registros de *Mestra* e *Archimestra* em flores.

O seguinte conjunto de características define Eurytelinae: escolos rígidos ramificados [57]; escolos basais presentes de 1T a 8A [85, 86]; larvas constróem trampolins de fezes [115]; presença de hipândrio [187].

Grupo 6 - Este grupo é formado pelas subfamílias Nymphalinae, Heliconiinae (linhagem ninfalóide) e Coloburinae (que aparece próximo dos Eurytelinae em algumas análises preliminares e nos resultados de pesagem sucessiva de caracteres). Uma característica comum à grande maioria das larvas deste grupo (exceto Coloburinae), é a presença de escolos do tipo "plumoso" no corpo e cápsulacefálica. A presença de escolos ramificados nos Coloburini sugere uma possível relação deste grupo com os Eurytelinae. Além disso, as larvas de primeiro estádio da maioria dos representantes deste grupo (exceto Coloburinae) tem cerdas muito longas e curvadas, de forma muito característica. Os adultos são muito diversificados em forma e hábitos.

Nymphalinae - Este grupo tem sido dividido em três tribos principais, Melitaeini, Nymphalini e Kallimini. Todos tem escolos plenos no corpo, mas com diversos padrões de distribuição. Escolos cefálicos são presentes apenas em Kallimini; os Melitaeini possuem larvas gregárias, Nymphalinae parecem carecer de sinapomorfias evidentes nas larvas, e de Jong *et al.* (1996) já citaram a falta de caracteres diagnósticos neste grupo, propondo que poderia ser um grupo não natural (mas veja Harvey, 1991). Os adultos são bastante diversificados em forma e hábitos.

O seguinte conjunto de características define Nymphalinae: ovos com estrias longitudinais em relevo [6] (mas não em Melitaeini); cerdas longas nas larvas de primeiro estádio [23]; cerda filiforme presente em 1A e 2A [92] (mas não em Kallimini).

Heliconiinae - Neste grupo estão os Acraeini, Heliconiini, Argynnini e outros relacionados (Pardopsini e Cethosiini). As larvas deste grupo são muito semelhantes às dos Nymphalinae, mas os escolos da série mediana em T2 e T3 são deslocados para uma posição mais anterior no segmento. Harvey (1991) considerou estes escolos como não homólogos aos dos demais Nymphalidae, mas aqui apenas a posição foi considerada não homóloga. Algumas larvas deste grupo, principalmente os Heliconiini e Cethosiini, apresentam escolos cefálicos de tamanhos

variados, e boa parte usa plantas na linha Violaceae-Passifloraceae-Turneraceae, com a principal exceção nos Acraeinae, que utilizam diversas famílias além de Passifloraceae nas espécies africanas, e somente Asteraceae nas sul-americanas.

O seguinte conjunto de características define Helconiinae: cerdas longas nas larvas de 1º estádio [23]; escolo mediano em 2T-3T deslocados anteriormente [77]; escolo mediano em A9 dorsal à cerda filiforme [79]; cerda filiforme em 3A-8A sai da base dos escolos ou pouco acima destes [90]; adultos cianogênicos [171].

Coloburinae - Este grupo tem aparecido entre os Nymphalinae nas análises, mas apareceram próximo aos Eurytelinae e Limenitidinae em algumas análises preliminares e nos resultados com pesagem sucessiva de caracteres (ver a seguir). Além disso, os representantes deste grupo têm diversas características que sugerem que deva ser mais próximo aos Limenitidinae e Eurytelinae. Os ovos são mais parecidos com os dos Nymphalinae, com estrias longitudinais bem marcadas, mas as larvas de primeiro estádio tem cerdas muito curtas, constróem trampolins de fezes até o quinto estádio e as larvas de último estádio possuem escolos ramificados no corpo e na cabeça (como os Eurytelinae). As pupas são muito diversas, e cada um dos três gêneros da matriz possui um tipo de pupa, muito diferentes tanto de Eurytelinae quanto de Nymphalinae. As larvas comem plantas da série Urticaceae/Moraceae/Ulmaceae, considerado primitivo para os Nymphalidae. Os adultos também são mais próximos aos Eurytelinae, alimentando-se em frutas e seiva fermentada. A posição deste grupo ainda é incerta.

O seguinte conjunto de características define Coloburinae: ovos com estrias longitudinais em relevo [6] (ausente em *Historis*); larvas constróem trampolim de fezes [115]; veias 2D e 3D da AP formando um ângulo fechado [157].

Para melhor definir estes grupos, na análise do Hennig-86, o comando xsteps foi aplicado 5 vezes até a estabilização das árvores, resultando em 5 árvores de igual tamanho (1377 passos), com ci de 65 e ri de 92 (Fig. 33). Nestas análises, os pesos finais dos caracteres variaram de 0 a 10. As relações entre os subgrupos foram muito semelhantes àquelas obtidas nas análises de matrizes preliminares, e não muito diferente dos resultados obtidos com o mh* e o bb sozinhos. As principais diferenças (Fig. 33) foram: Coloburini, aparece como grupo basal de Limenitidinae;

Limenitidinae (+ Coloburini) e Eurytelinae, são ramos basais da linhagem ninfalóide; *Bia* agrupa-se com os Brassolinae; e *Calinaga* sai da base de morphinae para se tornar um grupo basal na linhagem satiróide, logo depois de Apaturinae.

4.3 - Utilização de plantas hospedeiras

4.3.1 – Hipóteses de uso de hospedeiras em Nymphalidae

A partir da árvore de consenso obtida pelo Hennig (Fig. 32) foram mapeados os principais temas de utilização de plantas hospedeiras nos grupos terminais para a inferência dos possíveis grupos hospedeiros ancestrais de cada ramo (clado) de Nymphalidae. Os grupos ancestrais foram sugeridos por um método semelhante ao da parcimônia (menor número de mudanças de hospedeira no ramo), para posteriormente serem confirmados pelos testes de trocas de plantas hospedeiras. O resultado, em forma de diagrama filogenético (Fig. 34) mostra as hipóteses mais prováveis de famílias de plantas hospedeiras "ancestrais" obtidas apenas por dados de utilização em condições naturais (não experimentais). Estas hipóteses formaram a base de planejamento dos experimentos de troca de plantas hospedeiras, a seguir.

4.3.2 – Testes de trocas de plantas hospedeiras

Foram realizados 400 testes de troca de plantas hospedeiras com 2099 larvas de 97 espécies de Nymphalidae. Os tipos potenciais de resultados dos experimentos de trocas de planta hospedeira estão na Tabela 8; os resultados experimentais brutos dos testes de troca de plantas hospedeiras estão na Tabela 9. Os testes estão discriminados por espécie e por grupo amostral. Testes iguais com larvas de populações diferentes foram separados, bem como os testes feitos com larvas de uma mesma coorte mas de diferentes estádios.

UMU

Ulmaceae

Libytheinae

Apo

Tellervinae

Apocynaceae

Asc/Mor

Danainae

Apo/Sol

Ithomiinae

Ulm

Apaturinae

várias

Charaxinae

Are

Bia

Poa/Are

Satyrinae

Mor

Calinaginae

várias

Morphinae

Are

Brassolinae

Eup/Sap

Eurytelinae

Mor

Cyrestidinae

várias

Limenitidinae

várias

Nymphalini

UMU

UMU

Coloburini

UMU

Aca

Kallimini

Melitaeini

Vio/Tur

Argynnini

Vio

Cethosiini

Vio/Tur

várias

Acraeini

Pas

Heliconiini

Figura 34 (página em frente) - Filogenia dos Nymphalidae, mostrando os principais padrões de utilização de plantas hospedeiras pelas diferentes linhagens. Os códigos das famílias de plantas seguem a Tabela 8. UMU = Urticaceae-Moraceae-Ulmaceae.

Tabela 8 - Resultados possíveis dos experimentos de troca de plantas hospedeiras. Resposta consideradas: 1 - larva não come, 2 - larva come e morre, 3 - larva come e não se desenvolve e 4 - larva come e se desenvolve. Larvas que morreram de causas não diretamente relacionadas à experiência (víroses, fungos e parasitóides em alguns casos) não foram incluídas nos resultados.

resposta à planta experimental	morrem	não morrem
Não comem ou apenas mordiscam a folha	1	1
comem muito e mudam de estádio (uma ou mais vezes)	4	4
comem muito e não mudam de estádio	2	3
comem pouco	2	3

A grande maioria dos testes (75%) resultou em não aceitação das plantas experimentais com as larvas nem tentando comer as plantas, mesmo após 24 horas sem se alimentar. Quando deixadas mais de 24 horas, essas larvas usualmente morriam sem sequer tocar as folhas com as mandíbulas. Em raros casos as larvas fechavam as mandíbulas na borda da folha, sem retirar pedaços mesmo nas plantas de folhas mais moles (apenas “mordiscando” as folhas), o que podia ser notado pelas marcas que deixavam na lâmina foliar (mas sem retirar pedaços). Na maior parte dos experimentos, a aceitação ocorreu nas primeiras 8 horas, indicando que a aceitação ou não da espécie testada não estava relacionada com a “fome” da larva.

A Tabela 10 mostra um resumo dos testes de aceitação por grupo de borboletas e plantas hospedeiras. A aceitação de plantas experimentais escolhidas dentro da família original usada pelas larvas foi em geral maior do que fora desta, mas isso não foi uma regra, com muitas larvas (como as larvas de *Actinote* por exemplo) rejeitando plantas experimentais de gêneros bem próximos aos naturalmente usados. De forma geral, a aceitação de plantas do grupo Urticaceae-Moraceae-Ulmaceae (UMU) foi bastante comum pelas larvas de espécies das várias subfamílias, sendo este o grupo de plantas mais aceito por larvas que não comem estas plantas na natureza. Os outros testes estão explicados por subfamília ou gênero de Nymphalidae a seguir:

Libytheinae - *Libytheana carinenta*, restrita a *Celtis* (Ulmaceae), também aceitou e se desenvolveu em *Trema micrantha* (Ulmaceae), mas rejeitou *Ficus* e *Morus* (Moraceae) e *Urera* (Urticaceae), também UMU. Todos os outros testes também resultaram em não aceitação.

Apaturinae – Larvas de *Doxocopa*, também restritas a *Celtis*, aceitaram apenas *Trema micrantha* (Ulmaceae), uma espécie não registrada como hospedeira de suas larvas na natureza.

Tabela 9 – Testes de troca de planta hospedeira com larvas de Nymphalidae. Os resultados seguem a tabela 8. Resultados de aceitação (2, 3 e 4), estão em negrito para melhor visualização. Experimentos com coortes de larvas são acompanhados por letras em superescrito, e diferentes letras na mesma espécie indicam que se tratam de diferentes coortes. A coluna de “categoria” indica se o experimento foi feito com uma planta da “mesma família” [MFM], planta “ancestral” [ANT] ou “posterior” na filogenia [POS].

Espécie	área	N	Est.	Planta no campo		Planta transferida	categoria	resposta
Libytheinae								
<i>Libytheana carinenta</i>	CTBAR	20	5°	<i>Celtis iguanae</i> ULM		MFM	MFM	4
<i>Libytheana carinenta</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		MFM	MFM	1
<i>Libytheana carinenta</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		POS	POS	1
<i>Libytheana carinenta</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		Prestonia coalita APO		
<i>Libytheana carinenta</i> ^a	GENEB	10	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		Croton floribundus EUP		
<i>Libytheana carinenta</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		Fabaceae sp1 FAB	ANT	1
<i>Libytheana carinenta</i> ^a	GENEB	10	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		Fabaceae sp2 FAB	ANT	1
<i>Libytheana carinenta</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		<i>Urera baccifera</i> URT	MFM	1
<i>Libytheana carinenta</i> ^a	GENEB	5	5°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		<i>Morus nigra</i> MOR	MFM	1
Apaturinae								
<i>Doxocopa laurentia</i>	GENEB	1	5°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		<i>Trema micrantha</i> ULM	MFM	4
<i>Doxocopa laurentia</i>	GENEB	1	5°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		<i>Morus nigra</i> MOR	MFM	1
<i>Doxocopa laurentia</i> ^a	GENEB	3	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		Acanthaceae sp1 ACA	POS	1
<i>Doxocopa laurentia</i> ^a	GENEB	3	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		<i>Passiflora polhilli</i> PAS	POS	1
<i>Doxocopa laurentia</i> ^a	GENEB	3	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		Bambu POA	POS	1
<i>Doxocopa laurentia</i> ^a	GENEB	3	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		<i>Dalechampia triphylla</i> EUP	POS	1
<i>Doxocopa laurentia</i> ^a	GENEB	3	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		<i>Trema micrantha</i> ULM	MFM	3
<i>Doxocopa laurentia</i> ^a	GENEB	3	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		<i>Solanum variabile</i> SOL	POS	1
<i>Doxocopa laurentia</i> ^a	GENEB	3	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		<i>Paspalum notatum</i> POA	POS	1
<i>Doxocopa laurentia</i> ^a	GENEB	2	1°	<i>Celtis spinosa</i> ULM		<i>Juanulloa mexicana</i> SOL	POS	1
Danainae								
<i>Lycorea cleobaea</i>	ELISA	1	5°	<i>Ficus</i> sp. MOR		<i>Trema micrantha</i> ULM	MFM	3
<i>Lycorea cleobaea</i>	ELISA	1	5°	<i>Ficus</i> sp. MOR		<i>Morus nigra</i> MOR	MFM	2
<i>Lycorea cleobaea</i>	CEMAR	1	5°	<i>Carica</i> sp. CAR		<i>Prestonia coalita</i> APO	POS	1
<i>Danaus plexippus</i> ^a	CEMAR	2	5°	<i>Asclepias curassavica</i> ASC		<i>Juanulloa mexicana</i> SOL	POS	1
<i>Danaus plexippus</i> ^a	CEMAR	2	5°	<i>Asclepias curassavica</i> ASC		<i>Prestonia acutifolia</i> APO	MFM	1
<i>Danaus plexippus</i> ^b	SJAPI	2	3°	<i>Asclepias curassavica</i> ASC		<i>Celtis spinosa</i> ULM	ANT	1
<i>Danaus plexippus</i> ^b	SJAPI	2	3°	<i>Asclepias curassavica</i> ASC		<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Danaus plexippus</i> ^b	SJAPI	2	3°	<i>Asclepias curassavica</i> ASC		<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1
Ithomiinae								
<i>Tithorea harmonia</i> ^a	BARAO	1	5°	<i>Prestonia acutifolia</i> APO		<i>Ficus</i> sp. MOR	ANT	1
<i>Tithorea harmonia</i> ^a	BARAO	1	5°	<i>Prestonia acutifolia</i> APO		<i>Celtis spinosa</i> ULM	ANT	1
<i>Tithorea harmonia</i> ^a	BARAO	2	5°	<i>Prestonia acutifolia</i> APO		<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1
<i>Tithorea harmonia</i> ^a	BARAO	1	5°	<i>Prestonia acutifolia</i> APO		<i>Celtis spinosa</i> ULM	ANT	3
<i>Paititia neglecta</i>	BTEJO	2	1°	ovo espremido		<i>Juanulloa</i> sp2 SOL	MFM	1
<i>Melinaea ludovica</i>	JAPUI	3	4°			<i>Juanulloa</i> mexicana SOL	MFM	2
<i>Melinaea ludovica</i>	JGRAU	1	5°			<i>Celtis spinosa</i> ULM	ANT	1
<i>Melinaea ludovica</i>	JGRAU	1	5°			<i>Prestonia acutifolia</i> APO	ANT	1

Espécie	área	N	Est.	planta no campo	Planta transferida		categoria	resposta
<i>Episcada clausina</i> ^a	SJAPI	10	1°	<i>Solanum pseudoquinina</i> SOL	<i>Brugmansia suaveolens</i> SOL	MFM	2	
<i>Episcada clausina</i> ^a	SJAPI	10	1°	<i>Solanum pseudoquinina</i> SOL	<i>Solanum tabacifolium</i> SOL	MFM	2	
<i>Episcada clausina</i> ^a	SJAPI	10	1°	<i>Solanum pseudoquinina</i> SOL	<i>Sessea</i> sp. SOL	MFM	1	
<i>Episcada clausina</i> ^a	SJAPI	10	1°	<i>Solanum pseudoquinina</i> SOL	<i>Aureliana</i> sp. SOL	ANT	1	
<i>Episcada clausina</i> ^a	SJAPI	10	1°	<i>Solanum pseudoquinina</i> SOL	<i>Prestonia coalita</i> APO	MFM	1	
<i>Episcada clausina</i> ^a	SJAPI	10	1°	<i>Solanum pseudoquinina</i> SOL	<i>Juanulloa mexicana</i> SOL	MFM	1	
<i>Episcada clausina</i> ^a	SJAPI	10	5°	<i>Solanum pseudoquinina</i> SOL	<i>Brugmansia suaveolens</i> SOL	MFM	2	
<i>Episcada clausina</i> ^a	SJAPI	10	5°	<i>Solanum pseudoquinina</i> SOL	<i>Solanum tabacifolium</i> SOL	MFM	1	
<i>Episcada clausina</i> ^a	SJAPI	10	5°	<i>Solanum pseudoquinina</i> SOL	<i>Sessea</i> sp. SOL	MFM	1	
<i>Episcada clausina</i> ^a	SJAPI	10	5°	<i>Solanum pseudoquinina</i> SOL	<i>Aureliana</i> sp. SOL	ANT	1	
<i>Episcada clausina</i> ^a	SJAPI	10	5°	<i>Solanum pseudoquinina</i> SOL	<i>Prestonia coalita</i> APO	ANT	1	
<i>Episcada clausina</i> ^a	SJAPI	10	5°	<i>Solanum pseudoquinina</i> SOL	<i>Asclepias curassavica</i> ASC	ANT	2	
<i>Episcada clausina</i> ^a	GENEB	5	5°	<i>Solanum mauritianum</i> SOL	<i>Markea viridiflora</i> SOL	MFM	1	
<i>Diricina dero</i>	JAPUI	1	3°	<i>Cestrum laevigatum</i> SOL	<i>Juanulloa mexicana</i> SOL	MFM	1	
<i>Heterosais edessa</i>	JAPUI	1	4°	<i>Cestrum laevigatum</i> SOL	<i>Juanulloa mexicana</i> SOL	MFM	1	
<i>Heterosais edessa</i>	JAPUI	1	5°	<i>Cestrum laevigatum</i> SOL	<i>Bassovia</i> sp1 SOL	MFM	1	
<i>Satyrinae</i>	LINHA	1	1°	<i>Araceae</i> ARA	<i>Heliconia</i> sp1 MUS	MFM	1	
	LINHA	1	1°	<i>Araceae</i> ARA	<i>Maranta</i> sp1 MAR	MFM	1	
	BTEJO	1	1°	<i>Poaceae</i> sp. POA	<i>Arecaceae</i> (sp2) ARE	MFM	1	
	BTEJO	1	1°	ovo espremido	<i>Bambu</i> (sp.) POA	MFM	2	
	SJAPI	4	1°	<i>Setaria poiretiana</i> POA	<i>Paspalum notatum</i> POA	MFM	1	
	SJAPI	4	1°	<i>Setaria poiretiana</i> POA	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1	
	SJAPI	4	1°	<i>Setaria poiretiana</i> POA	<i>Celtis spinosa</i> ULM	ANT	1	
	GENEB	1	1°	<i>Setaria</i> sp. POA	<i>Eleusine indica</i> POA	MFM	2	
	GENEB	1	1°	<i>Setaria</i> sp. POA	<i>Paspalum notatum</i> POA	MFM	2	
	CERRO	1	1°	ovo espremido	<i>Paspalum notatum</i> POA	MFM	2	
<i>Brassolinae</i>	BTEJO	1	1°	<i>Arecaceae</i> sp. ARE	<i>Arecaceae</i> (sp1) ARE	MFM	1	
	TUNEL	1	5°	<i>Euterpe edulis</i> ARE	<i>Fabaceae</i> (<i>Morpho</i>) FAB	POS	1	
	TUNEL	1	5°	<i>Euterpe edulis</i> ARE	<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	3	
	UCAMP	20	4°	<i>Euterpe edulis</i> ARE	<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	3	
	UCAMP	20	4°	<i>Euterpe edulis</i> ARE	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1	
	CEMAR	1	5°	<i>Marantaceae</i> sp. MAR	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1	
	CEMAR	1	5°	<i>Marantaceae</i> sp. MAR	<i>Dalechampia pentaphylla</i> EUP	ANT	1	
	CEMAR	1	5°	<i>Marantaceae</i> sp. MAR	<i>Ureva baccifera</i> URT	POS	1	
	CEMAR	1	5°	<i>Marantaceae</i> sp. MAR	<i>Actinostemmon commis</i> EUP	POS	1	
	CEMAR	1	5°	<i>Marantaceae</i> sp. MAR	<i>Typha</i> sp. TYP	MFM	3	
	CEMAR	1	5°	<i>Marantaceae</i> sp. MAR	<i>Bambu</i> sp. POA	MFM	3	
	CEMAR	1	5°	<i>Marantaceae</i> sp. MAR	<i>Araceae</i> sp. ARA	MFM	1	
	CEMAR	1	5°	<i>Marantaceae</i> sp. MAR	<i>Zingiberaceae</i> sp. ZIN	MFM	1	
<i>Morphinae</i>	HORTO	2	1°	<i>Fabaceae</i> sp1 FAB	<i>Fabaceae</i> sp2 FAB	MFM	2	
	CRITBA	4	5°	<i>Inga</i> sp1 FAB	<i>Guadua</i> sp1 POA	ANT	4	

Espécie	área	N	Est.	planta no campo	planta transferida	categoria	resposta
<i>Morpho catenaria</i>	CRTBA	4	5°	<i>Inga</i> sp1 FAB	<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	3
<i>Morpho aega</i>	ITAPV	1	5°	<i>Chusquea</i> sp1 POA	<i>Guadua</i> sp1 POA	ANT	3
Charaxinae							
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	GENEB	1	4°	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	<i>Piper amalago</i> PIP	ANT	1
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	GENEB	1	4°	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	<i>Croton floribundus</i> EUP	ANT	1
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	GENEB	1	5°	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	<i>Inga</i> sp. FAB	POS	1
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	GENEB	1	5°	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	<i>Piper amalago</i> PIP	ANT	1
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	GENEB	1	5°	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	GENEB	1	5°	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	<i>Croton floribundus</i> EUP	ANT	1
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	GENEB	1	5°	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	<i>Piper gaudichaudianum</i> PIP	ANT	1
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	GENEB	1	5°	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	GENEB	1	5°	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	<i>Brosimum gaudichaudii</i> MOR	ANT	1
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	GENEB	1	2°	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	POS	3
<i>Archaeoprepona chalciope</i>	GENEB	1	2°	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	<i>Croton floribundus</i> EUP	POS	1
<i>Prepona</i> sp.	CERRO	2	5°	<i>Guarea</i> sp. MFA	<i>Croton floribundus</i> EUP	POS	1
<i>Zaretis</i> itys	GENEB	1	5°	<i>Caearia</i> sp1 FLA	<i>Croton floribundus</i> EUP	POS	1
<i>Zaretis</i> itys	GENEB	2	4°	<i>Caearia</i> sp2 FLA	<i>Piper amalago</i> PIP	POS	1
<i>Zaretis</i> itys	GENEB	1	5°	<i>Caearia</i> sp1 FLA	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	POS	1
<i>Zaretis</i> itys	GENEB	1	5°	<i>Caearia</i> sp1 FLA	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	POS	1
<i>Zaretis</i> itys	GENEB	1	4°	<i>Caearia</i> sp1 FLA	<i>Piper amalago</i> PIP	ANT	1
<i>Memphis</i> oreire	SJAPI	6	5°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Croton floribundus</i> EUP	ANT	3
<i>Memphis</i> morus	GENEB	1	5°	<i>Piper amalago</i> PIP	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Memphis</i> morus	GENEB	1	5°	<i>Piper amalago</i> PIP	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	ANT	1
<i>Memphis</i> ryphea	GENEB	2	5°	<i>Croton priscus</i> EUP	<i>Cecropia</i> sp. MOR	ANT	1
<i>Memphis</i> ryphea	GENEB	5	1°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1
<i>Memphis</i> ryphea	GENEB	1	5°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Memphis</i> ryphea	GENEB	3	5°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Casuarina</i> sp1 FLA	ANT	1
<i>Memphis</i> ryphea	GENEB	2	5°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Boehmeria candaia</i> URT	ANT	1
<i>Memphis</i> ryphea	GENEB	2	5°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Piper amalago</i> PIP	ANT	3
<i>Memphis</i> ryphea	GENEB	5	4°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Piper amalago</i> PIP	ANT	2
<i>Memphis</i> ryphea	GENEB	2	5°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Piper sp2</i> PIP	ANT	1
<i>Memphis</i> ryphea	GENEB	2	5°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Cecropia</i> sp. MOR	ANT	1
<i>Hypna</i> clytemnestra	GENEB	1	1°	<i>Croton priscus</i> EUP	<i>Boehmeria candaia</i> URT	ANT	1
<i>Hypna</i> clytemnestra	GENEB	1	3°	<i>Croton priscus</i> EUP	<i>Tragia volubilis</i> EUP	MFM	1
<i>Hypna</i> clytemnestra	GENEB	1	5°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Piper amalago</i> PIP	ANT	1
<i>Hypna</i> clytemnestra	SJAPI	2	5°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Casearia</i> sp1 FLA	ANT	1
<i>Hypna</i> clytemnestra	GENEB	1	5°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	POS	1
<i>Hypna</i> clytemnestra	GENEB	1	5°	<i>Croton floribundus</i> EUP	<i>Casearia</i> sp1 FLA	ANT	1
<i>Limenitidinae</i>	ISAB	1	5°	<i>Cecropia</i> sp2 MOR	<i>Trema micrantha</i> ULM	MFM	3
<i>Adelpha</i> sp. (ca. <i>isis</i>)	CEMAR	2	5°	<i>Cecropia</i> sp1 MOR	<i>Cecropia</i> sp2 MOR	MFM	3
<i>Adelpha</i> sp1 (ca. <i>pleasure</i>)	SJAPI	2	5°	<i>Bathysea australis</i> RUB	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Adelpha</i> sp1 (ca. <i>pleasure</i>)	SJAPI	1	3°	<i>Bathysea australis</i> RUB	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1

Espécie	área	N.	Est.	Planta no campo		Planta transferida		categoria	resposta
<i>Adelpha</i> sp1 (ca. <i>plesaure</i>)	SJAPI	4	1°	<i>Bathysa australis</i> RUB		<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1	1
<i>Adelpha</i> sp2 (ca. <i>cocata</i>)	SJAPI	1	5°	<i>Bathysa australis</i> RUB		<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1	1
<i>Adelpha</i> sp3	SJAPI	4	4°	<i>Rubiaceae</i> RUB		<i>Cecropia</i> sp2 MOR	ANT	1	1
<i>Adelpha</i> sp4	SJAPI	1	5°	<i>Bathysa australis</i> RUB		<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1	1
<i>Adelpha</i> sp5	SJAPI	1	3°	<i>Tibouchina</i> sp. MEL		<i>Bathysa australis</i> RUB	ANT	1	1
<i>Adelpha</i> sp6	SJAPI	2	3°	<i>Rubus brasiliensis</i> ROS		<i>Bathysa australis</i> RUB	ANT	4	4
<i>Adelpha</i> sp7	SJAPI	2	3°	<i>Rubus brasiliensis</i> ROS		<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1	1
<i>Adelpha</i> sp8	DIABO	1	5°	<i>Cecropia</i> sp1 MOR		Asteraceae AST	POS	3	1
<i>Eurytelinae</i>									
<i>Biblis hyperia</i>	GENEB	1	5°	<i>Tragia volubilis</i> EUP		<i>Dalechampia pentaphylla</i> EUP	MFM	4	1
<i>Biblis hyperia</i>	GENEB	1	5°	<i>Tragia volubilis</i> EUP		<i>Ricinus communis</i> EUP	MFM	1	1
<i>Biblis hyperia</i>	GENEB	1	5°	<i>Tragia volubilis</i> EUP		<i>Bathysa australis</i> RUB	POS	1	1
<i>Biblis hyperia</i>	GENEB	1	5°	<i>Tragia volubilis</i> EUP		<i>Urera baccifera</i> URT	ANT	1	1
<i>Biblis hyperia</i>	GENEB	1	5°	<i>Tragia volubilis</i> EUP		<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1	1
<i>Biblis hyperia</i>	GENEB	1	5°	<i>Tragia volubilis</i> EUP		<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	6	5°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	2	5°	<i>Tragia volubilis</i> EUP		<i>Tragia volubilis</i> EUP	MFM	3	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	2	5°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Dalechampia stipulacea</i> (fo) EUP	MFM	4	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	4	5°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Dalechampia stipulacea</i> (fo) EUP	MFM	3	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	2	4°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Ricinus communis</i> EUP	MFM	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	3	5°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Dalechampia leandrii</i> (fo) EUP	MFM	2	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	2	5°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Sapindaceae</i> sp3 SAP	POS	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	1	5°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Sapindaceae</i> sp1 SAP	POS	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	2	5°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Urera baccifera</i> URT	ANT	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	2	5°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	2	5°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Actinostemon communis</i> (fo) EUP	MFM	2	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	5	5°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Ricinus communis</i> EUP	MFM	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	1	5°	<i>Dalechampia triphylla</i> EUP		<i>Tragia volubilis</i> EUP	MFM	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	2	4°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Dalechampia stipulacea</i> (lv) EUP	MFM	2	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	1	3°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> (fl) EUP		<i>Actinostemon communis</i> (lv) EUP	MFM	2	1
<i>Dynamine mylitta</i>	SJAPI	2	5°	<i>Tragia volubilis</i> EUP		<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	SJAPI	4	5°	<i>Tragia volubilis</i> EUP		<i>Dalechampia pentaphylla</i> EUP	MFM	4	1
<i>Dynamine mylitta</i>	SJAPI	1	5°	<i>Tragia volubilis</i> EUP		<i>Sapindaceae</i> sp1 SAP	POS	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	SJAPI	2	4°	<i>Tragia volubilis</i> EUP		<i>Ricinus communis</i> EUP	MFM	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	SJAPI	2	4°	<i>Tragia volubilis</i> EUP		<i>Dalechampia ficifolia</i> EUP	MFM	3	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	3	5°	<i>Actinostemon communis</i> EUP		<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	1	5°	<i>Actinostemon communis</i> EUP		<i>Calophyllum brasiliensis</i>	POS	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	ICACA	1	5°	<i>Calophyllum brasiliensis</i> CLU		<i>Tragia volubilis</i> EUP	ANT	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GRUNA	3	1°	<i>Caryocar brasiliense</i> CAO		<i>Actinostemon communis</i> EUP	MFM	1	1
<i>Dynamine mylitta</i>	GENEB	4	5°	<i>Dalechampia ficifolia</i> EUP		<i>Tragia volubilis</i> EUP	MFM	1	1
<i>Cybdelis phaesyla</i>	GENEB	6	4°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> EUP		<i>Tragia volubilis</i> EUP	MFM	1	1
<i>Cybdelis phaesyla</i>	GENEB	10	1°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> EUP		<i>Urera baccifera</i> URT	ANT	1	1
<i>Cybdelis phaesyla</i>	GENEB	5	1°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> EUP		<i>Tragia volubilis</i> EUP	MFM	1	1
<i>Eunica maja</i>	Eunica maja								
<i>Eunica maja</i>	Eunica maja								
<i>Eunica volumina</i>	Eunica volumina								
<i>Eunica bechina</i>	Eunica bechina								
<i>Hamadryas epinome</i>	Hamadryas epinome								
<i>Hamadryas amphionome</i>	Hamadryas amphionome								
<i>Hamadryas amphionome</i>	Hamadryas amphionome								
<i>Hamadryas amphionome</i>	Hamadryas amphionome								

Espécie	área	N	Est.	planta no campo	planta transserida	categoria	resposta
<i>Hamadryas amphinome</i> ^a	GENEB	10	1°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Celtis spinosa</i> ULM	ANT	MFM
<i>Hamadryas amphinome</i> ^a	GENEB	10	1°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Morus nigra</i> MOR	MFM	1
<i>Hamadryas amphinome</i> ^a	GENEB	10	1°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Actinostemmon communis</i> EUP	MFM	1
<i>Hamadryas amphinome</i> ^a	GENEB	10	1°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Urera baccifera</i> URT	ANT	MFM
<i>Hamadryas amphinome</i> ^a	GENEB	10	1°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Tragia volubilis</i> EUP	ANT	MFM
<i>Hamadryas amphinome</i> ^a	GENEB	10	2°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	POS
<i>Hamadryas amphinome</i> ^a	GENEB	10	2°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Piper amalago</i> PIP	ANT	POS
<i>Hamadryas amphinome</i> ^a	GENEB	10	2°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Cecropia</i> sp. MOR	MFM	1
<i>Hamadryas amphinome</i> ^a	GENEB	20	1°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Piper amalago</i> PIP	ANT	POS
<i>Hamadryas amphinome</i> ^a	GENEB	20	1°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Actinostemmon communis</i> EUP	MFM	2
<i>Hamadryas feronia</i>	GENEB	5	1°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Celtis spinosa</i> ULM	ANT	1
<i>Hamadryas feronia</i>	GENEB	5	1°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1
<i>Hamadryas formax</i> ^a	SJAPI	10	1°	Dalechampia triphylla EUP	Sapindaceae sp4 SAP	MFM	1
<i>Hamadryas formax</i> ^a	SJAPI	10	1°	Dalechampia triphylla EUP	<i>Actinostemmon communis</i> EUP	ANT	2
<i>Hamadryas formax</i> ^a	SJAPI	10	1°	Dalechampia triphylla EUP	<i>Urera baccifera</i> URT	ANT	MFM
<i>Hamadryas formax</i> ^a	SJAPI	10	1°	Dalechampia triphylla EUP	<i>Tragia volubilis</i> EUP	ANT	MFM
<i>Hamadryas formax</i> ^a	SJAPI	10	1°	Dalechampia triphylla EUP	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Hamadryas formax</i> ^a	SJAPI	10	1°	Dalechampia triphylla EUP	<i>Celtis spinosa</i> ULM	ANT	1
<i>Hamadryas formax</i> ^a	SJAPI	10	1°	Dalechampia triphylla EUP	<i>Ricinus communis</i> EUP	MFM	2
<i>Hamadryas formax</i> ^a	SJAPI	9	5°	Dalechampia triphylla EUP	<i>Tragia volubilis</i> EUP	MFM	1
<i>Hamadryas sp.</i>	SJAPI	3	5°	Dalechampia triphylla EUP	Sapindaceae sp6 SAP	POS	1
<i>Hamadryas sp.</i>	SJAPI	2	5°	Dalechampia triphylla EUP	<i>Celtis iguanae</i> ULM	ANT	1
<i>Hamadryas sp.</i>	GENEB	1	5°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Actinostemmon communis</i> EUP	MFM	1
<i>Hamadryas arete</i>	GENEB	2	4°	<i>Alchornea triplinervia</i> EUP	<i>Dalechampia stipulacea</i> EUP	MFM	1
<i>Catonephele numilia</i>	GENEB	1	4°	<i>Alchornea triplinervia</i> EUP	<i>Tragia volubilis</i> EUP	MFM	1
<i>Catonephele numilia</i>	GENEB	2	5°	<i>Alchornea triplinervia</i> EUP	<i>Dalechampia stipulacea</i> EUP	MFM	1
<i>Catonephele numilia</i>	GENEB	1	1°	<i>Alchornea triplinervia</i> EUP	<i>Urera baccifera</i> URT	ANT	1
<i>Catonephele numilia</i>	GENEB	1	1°	<i>Alchornea triplinervia</i> EUP	<i>Cecropia</i> sp. MOR	ANT	1
<i>Catonephele numilia</i>	BTEJO	1	5°	<i>Alchornea sp1</i> EUP	Sapindaceae sp7 SAP	POS	1
<i>Catonephele sp.</i>	GENEB	1	4°	Dalechampia pentaphylla EUP	<i>Tragia volubilis</i> EUP	MFM	1
<i>Myscelia orsis</i>	ARAM7	5	4°	<i>Dalechampia ficifolia</i> EUP	<i>Dalechampia stipulacea</i> EUP	MFM	3
<i>Myscelia orsis</i>	ARAM7	4	4°	<i>Dalechampia ficifolia</i> EUP	<i>Dalechampia leandrii</i> EUP	MFM	4
<i>Myscelia orsis</i>	GENEB	1	5°	<i>Dalechampia pentaphylla</i> EUP	<i>Tragia volubilis</i> EUP	ANT	1
<i>Epiphile huebneri</i>	GENEB	1	4°	Sapindaceae sp1 SAP	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Epiphile huebneri</i>	GENEB	1	4°	Sapindaceae sp1 SAP	<i>Tragia volubilis</i> EUP	MFM	1
<i>Epiphile huebneri</i>	GENEB	1	5°	Sapindaceae sp1 SAP	<i>Sapindaceae sp2</i> SAP	ANT	3
<i>Epiphile huebneri</i>	GENEB	1	5°	Sapindaceae sp1 SAP	<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1
<i>Epiphile huebneri</i>	HORTO	1	5°	Sapindaceae sp1 SAP	<i>Dalechampia stipulacea</i> EUP	MFM	1
<i>Temenis laothoe</i>	SJAPI	1	5°	Sapindaceae sp1 SAP	<i>Dalechampia triphylla</i> EUP	MFM	1
<i>Temenis laothoe</i>	SJAPI	1	5°	Sapindaceae sp1 SAP	<i>Cecropia</i> sp2 MOR	ANT	1
<i>Temenis laothoe</i>	GENEB	3	5°	<i>Trema micrantha</i> ULM	<i>Tragia volubilis</i> EUP	MFM	1
<i>Temenis laothoe</i>	GENEB	3	5°	<i>Trema micrantha</i> ULM	<i>Sapindaceae sp5</i> SAP	MFM	1
<i>Temenis laothoe</i>	GENEB	1	4°	<i>Trema micrantha</i> ULM	<i>Sapindaceae sp6</i> SAP	MFM	1
<i>Temenis laothoe</i>	GENEB	1	4°	<i>Trema micrantha</i> ULM	<i>Sapindaceae sp1</i> SAP	MFM	1

Espécie	área	N	Est.	planta no campo	Planta transferida		categoria	resposta
					MFM	MFM		
<i>Diaeathria clymena</i>	GENEB	2	5°	<i>Trema micrantha</i> ULM	Sapindaceae sp2 SAP	ANT	1	1
<i>Diaeathria clymena</i>	GENEB	3	4°	<i>Trema micrantha</i> ULM	<i>Dalechampia triphylla</i> EUP	ANT	1	1
<i>Diaeathria clymena</i>	GENEB	2	5°	<i>Trema micrantha</i> ULM	<i>D. leandrii</i> EUP	ANT	1	1
<i>Diaeathria clymena</i>	GENEB	1	5°	<i>Trema micrantha</i> ULM	<i>Cecropia</i> sp2 MOR	ANT	1	1
<i>Diaeathria clymena</i>	GENEB	2	4°	<i>Trema micrantha</i> ULM	<i>Actinostemon communis</i> EUP	ANT	1	1
<i>Diaeathria clymena</i>	GENEB	2	5°	<i>Trema micrantha</i> ULM	<i>Celtis spinosa</i> ULM	ANT	1	1
<i>Diaeathria clymena</i>	GENEB	2	5°	Sapindaceae sp4 SAP	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1	1
<i>Haematoxylum pyrane</i>	GENEB	2	4°	Sapindaceae sp4 SAP	Sapindaceae sp5 SAP	ANT	1	1
<i>Haematoxylum pyrane</i>	GENEB	1	4°	Sapindaceae sp5 SAP	Sapindaceae sp4 SAP	ANT	1	1
<i>Callicore hydaspe</i> s								
<i>Heliconiinae</i>								
<i>Dione juno</i> ^a	UCAMP	20	4°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Turnera umbifolia</i> TUR	ANT	2	2
<i>Dione juno</i> ^a	UCAMP	20	4°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	ANT	1	1
<i>Dione juno</i> ^a	UCAMP	30	4°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Mikania micrantha</i> AST	POS	1	1
<i>Dione juno</i>	CEMAR	20	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Viola odorata</i> VIO	ANT	1	1
<i>Agraulis vanillae</i>	HORTO	1	4°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Turnera umbifolia</i> TUR	ANT	2	2
<i>Agraulis vanillae</i>	TUNEL	3	4°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Trema micrantha</i> TUR	ANT	2	2
<i>Agraulis vanillae</i>	TUNEL	1	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Turnera umbifolia</i> TUR	ANT	2	2
<i>Agraulis vanillae</i>	SJAPI	2	5°	<i>Passiflora violacea</i> PAS	<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	2	2
<i>Agraulis vanillae</i>	BARAO	2	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Viola tricolor</i> VIO	ANT	1	1
<i>Agraulis vanillae</i>	BARAO	3	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Passiflora alata</i> PAS	ANT	2	2
<i>Dryas iulia</i>	HORTO	3	5°	<i>Passiflora capsularis</i> PAS	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	ANT	1	1
<i>Dryas iulia</i>	HORTO	3	5°	<i>Passiflora capsularis</i> PAS	<i>Turnera umbifolia</i> TUR	ANT	1	1
<i>Dryas iulia</i>	HORTO	3	5°	<i>Passiflora capsularis</i> PAS	<i>Passiflora edulis</i> PAS	ANT	1	1
<i>Dryas iulia</i>	GENEB	3	4°	<i>Passiflora suberosa</i> PAS	<i>Viola odorata</i> VIO	ANT	1	1
<i>Dryas iulia</i>	GENEB	3	4°	<i>Passiflora suberosa</i> PAS	<i>Passiflora edulis</i> PAS	ANT	1	1
<i>Dryas iulia</i>	HORTO	1	5°	<i>Passiflora suberosa</i> PAS	<i>Turnera umbifolia</i> TUR	ANT	3	3
<i>Philacteorrhina wernickei</i>	HORTO	1	5°	<i>Passiflora jileki</i> PAS	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	3	3
<i>Philacteorrhina wernickei</i>	HORTO	1	5°	<i>Passiflora jileki</i> PAS	<i>Passiflora suberosa</i> PAS	ANT	1	1
<i>Philacteorrhina wernickei</i>	HORTO	1	5°	<i>Passiflora jileki</i> PAS	<i>Passiflora alata</i> PAS	ANT	2	2
<i>Driadula phaeusa</i>	GENEB	2	4°	<i>Passiflora</i> sp. PAS	<i>Turnera umbifolia</i> TUR	ANT	1	1
<i>Driadula phaeusa</i>	GENEB	2	4°	<i>Passiflora</i> sp. PAS	<i>Plantago</i> sp. PLA	POS	1	1
<i>Eueides isabella</i>	CEMAR	1	3°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1	1
<i>Eueides isabella</i>	VRCUB	3	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Turnera umbifolia</i> TUR	ANT	2	2
<i>Eueides isabella</i>	CEMAR	5	4°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Viola odorata</i> VIO	ANT	1	1
<i>Eueides isabella</i>	VRCUB	3	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	ANT	1	1
<i>Eueides isabella</i>	JAPIB	1	5°	<i>Passiflora violacea</i> PAS	<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1	1
<i>Eueides isabella</i>	SJAPI	1	3°	<i>Passiflora violacea</i> PAS	<i>Turnera umbifolia</i> TUR	ANT	1	1
<i>Eueides isabella</i>	SJAPI	1	5°	<i>Passiflora misera</i> PAS	<i>Turnera umbifolia</i> TUR	ANT	1	1
<i>Eueides isabella</i>	HORTO	1	5°	<i>Passiflora jileki</i> PAS	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	ANT	1	1
<i>Eueides aliphera</i>	VRCUB	3	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Turnera umbifolia</i> TUR	ANT	2	2
<i>Heliconius erato</i>	VRCUB	1	2°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Turnera umbifolia</i> TUR	ANT	2	2
<i>Heliconius erato</i>	VRCUB	4	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	ANT	1	1
<i>Heliconius erato</i>	CEMAR	1	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1	1

Especie	área	N	Est.	planta no campo	Planta transferida	categoria	resposta
<i>Heliconius ethilla</i>	CEMAR	1	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	3
<i>Heliconius ethilla</i>	CEMAR	1	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	ANT	1
<i>Heliconius ethilla</i>	JGRAU	3	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Viola tricolor</i> VIO	ANT	1
<i>Heliconius ethilla</i>	JGRAU	3	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Celtis spinosa</i> ULM	ANT	1
<i>Heliconius ethilla</i>	JGRAU	3	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Prestonia acutifolia</i> APO	POS	1
<i>Euptoieta hegesia</i>	JGRAU	3	5°	<i>Passiflora edulis</i> PAS	<i>Passiflora jileki</i> PAS	MFM	1
<i>Euptoieta hegesia</i>	UCAMP	1	4°	<i>Turnera ulmifolia</i> TUR	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Euptoieta hegesia</i>	UCAMP	1	3°	<i>Turnera ulmifolia</i> TUR	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	ANT	3
<i>Euptoieta hegesia</i>	UCAMP	4	5°	<i>Turnera ulmifolia</i> TUR	<i>Viola odorata</i> VIO	ANT	1
<i>Euptoieta hegesia</i>	UCAMP	5	1°	<i>Turnera ulmifolia</i> TUR	<i>Viola tricolor</i> VIO	ANT	3
<i>Euptoieta hegesia</i>	UCAMP	5	1°	<i>Turnera ulmifolia</i> TUR	<i>Passiflora poohl</i> PAS	MFM	4
<i>Euptoieta hegesia</i>	UCAMP	2	5°	<i>Turnera ulmifolia</i> TUR	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	POS	1
<i>Miltinaeini</i>					<i>Mikania cordifolia</i> AST	MFM	3
<i>Chlosyne lacinia</i> ^a	UCAMP	20	5°	<i>Tithonia speciosa</i> AST	<i>Turnera ulmifolia</i> TUR	POS	1
<i>Chlosyne lacinia</i> ^a	UCAMP	20	5°	<i>Tithonia speciosa</i> AST	<i>Hybanthus atropurpureus</i> VIO	POS	1
<i>Chlosyne lacinia</i> ^a	UCAMP	20	5°	<i>Tithonia speciosa</i> AST	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Chlosyne lacinia</i> ^b	UCAMP	20	5°	<i>Tithonia speciosa</i> AST	<i>Viola odorata</i> VIO	POS	1
<i>Chlosyne lacinia</i> ^b	GENEB	20	5°	<i>Tithonia speciosa</i> AST	<i>Viola odorata</i> VIO	POS	1
<i>Chlosyne lacinia</i> ^b	GENEB	10	1°	<i>Tithonia speciosa</i> AST	<i>Turnera ulmifolia</i> TUR	POS	1
<i>Chlosyne lacinia</i> ^b	GENEB	10	1°	<i>Tithonia speciosa</i> AST	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Chlosyne lacinia</i> ^b	GENEB	10	1°	<i>Tithonia speciosa</i> AST	<i>Turnera ulmifolia</i> ULM	ANT	1
<i>Tegosa claudina</i> ^a	HORTO	10	5°	<i>Mikania micrantha</i> AST	<i>Passiflora edulis</i> PAS	POS	1
<i>Tegosa claudina</i> ^a	HORTO	10	5°	<i>Mikania micrantha</i> AST	<i>Passiflora jileki</i> PAS	POS	1
<i>Tegosa claudina</i> ^a	HORTO	20	1°	<i>Mikania cordifolia</i> AST	<i>Pilea microphylla</i> URT	ANT	1
<i>Tegosa claudina</i> ^a	HORTO	20	1°	<i>Mikania cordifolia</i> AST	<i>Urtica baccifera</i> URT	ANT	1
<i>Tegosa claudina</i> ^a	HORTO	20	1°	<i>Mikania cordifolia</i> AST	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Tegosa claudina</i> ^a	HORTO	20	4°	<i>Mikania cordifolia</i> AST	<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1
<i>Tegosa claudina</i> ^a	HORTO	20	4°	<i>Mikania cordifolia</i> AST	<i>Asystasia gangetica</i> ACA	ANT	1
<i>Tegosa claudina</i> ^a	HORTO	20	4°	<i>Mikania cordifolia</i> AST	<i>Turnera ulmifolia</i> TUR	POS	1
<i>Tegosa claudina</i> ^a	HORTO	20	6°	<i>Mikania cordifolia</i> AST	<i>Monstera nigra</i> MOR	ANT	1
<i>Tegosa claudina</i> ^a	BARAO	10	1°	<i>Mikania cordifolia</i> AST	<i>Actinostemon communis</i> EUP	POS	1
<i>Tegosa claudina</i> ^a	BARAO	10	1°	<i>Mikania cordifolia</i> AST	<i>Urera baccifera</i> URT	ANT	4
<i>Tegosa claudina</i> ^a	BARAO	10	1°	<i>Mikania cordifolia</i> AST	<i>Passiflora suberosa</i> PAS	POS	3
<i>Eresia lansdorffii</i> ^a	BARAO	10	1°	<i>Asystasia gangetica</i> ACA	<i>Viola odorata</i> VIO	POS	1
<i>Eresia lansdorffii</i> ^a	BARAO	10	1°	<i>Asystasia gangetica</i> ACA	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Eresia lansdorffii</i> ^a	BARAO	10	1°	<i>Asystasia gangetica</i> ACA	<i>Tithonia speciosa</i> AST	POS	3
<i>Eresia lansdorffii</i> ^a	BARAO	10	1°	<i>Asystasia gangetica</i> ACA	<i>Heliconia</i> sp. MUS	POS	1
<i>Eresia lansdorffii</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Asystasia gangetica</i> ACA	<i>Celtis spinosa</i> ULM	ANT	4
<i>Eresia lansdorffii</i> ^b	GENEB	5	1°	<i>Asystasia gangetica</i> ACA	<i>Urera baccifera</i> URT	ANT	3
<i>Eresia lansdorffii</i> ^b	GENEB	5	1°	<i>Asystasia gangetica</i> ACA	<i>Eupatorium inulaefolium</i> AST	POS	1

Espécie	área	N	Est.	planta no campo	planta transferida	categoria	resposta
<i>Eresia lansdorffii</i> ^b	GENEB	5	1°	<i>Chaetothyax lythroides</i> ACA	<i>Croton floribundus</i> EUP	POS	1
<i>Eresia lansdorffii</i> ^b	GENEB	5	1°	<i>Chaetothyax lythroides</i> ACA	<i>Passiflora poohi</i> PAS	POS	1
<i>Eresia lansdorffii</i> ^b	GENEB	5	1°	<i>Chaetothyax lythroides</i> ACA	<i>Solanum variabile</i> SOL	POS	1
<i>Eresia lansdorffii</i> ^b	GENEB	5	1°	<i>Chaetothyax lythroides</i> ACA	<i>Piper amalago</i> PIP	POS	1
<i>Eresia lansdorffii</i> ^b	GENEB	5	1°	<i>Chaetothyax lythroides</i> ACA	“Bambu” POA	POS	1
<i>Eresia lansdorffii</i> ^b	GENEB	5	4°	<i>Chaetothyax lythroides</i> ACA	<i>Plantago</i> sp. PLA	ANT	4
<i>Eresia lansdorffii</i> ^b	GENEB	5	4°	<i>Chaetothyax lythroides</i> ACA	<i>Mikania cordifolia</i> AST	POS	1
<i>Eresia lansdorffii</i> ^b	GENEB	5	4°	<i>Chaetothyax lythroides</i> ACA	<i>Passiflora poohi</i> PAS	POS	3
Nymphalini						MFM	1
<i>Hypanartia lethe</i>	HORTO	1	4°	<i>Morus nigra</i> MOR	<i>Morus nigra</i> MOR	MFM	1
<i>Hypanartia lethe</i>	HORTO	1	5°	<i>Boehmeria caudata</i> URT	<i>Cecropia</i> sp MOR	MFM	1
<i>Hypanartia lethe</i>	HORTO	1	4°	<i>Boehmeria caudata</i> URT	<i>Pilea</i> sp. URT	MFM	1
<i>Hypanartia lethe</i>	HORTO	1	4°	<i>Boehmeria caudata</i> URT	<i>Ruellia brevifolia</i> ACA	MFM	1
<i>Anartia amathea</i>	ISAIB	1	1°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Ruellia brevifolia</i> ACA	MFM	1
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Urera baccifera</i> URT	ANT	POS
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Eupatorium inulaefolium</i> AST	ANT	POS
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	POS
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Celtis spinosa</i> ULM	ANT	POS
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Croton floribundus</i> EUP	ANT	POS
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Rubiaceae</i> sp1 RUB	ANT	POS
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Dalechampia pentaphylla</i> EUP	ANT	POS
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Piper amalago</i> PIP	ANT	POS
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Turnera ulmifolia</i> TUR	ANT	POS
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Passiflora poohi</i> PAS	ANT	POS
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	1°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	“Bambu” POA	ANT	POS
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	5°	<i>Chaetothyax lythroides</i> ACA	<i>Chaetothyax lythroides</i> ACA	MFM	3
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	5°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Ruellia brevifolia</i> ACA	MFM	4
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	5°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Pilea microphylla</i> URT	ANT	1
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	5°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Plantago</i> sp. PLA	ANT	4
<i>Anartia amathea</i> ^a	GENEB	5	5°	<i>Acanthaceae</i> sp1 ACA	<i>Mikania cordifolia</i> AST	ANT	1
Coloburini						Ficus	1
<i>Colobura dirce</i>	GENEB	1	5°	<i>Cecropia</i> sp. MOR	<i>Urtica</i> sp. URT	MFM	1
<i>Colobura dirce</i>	GENEB	1	5°	<i>Cecropia</i> sp. MOR	<i>Trema micrantha</i> ULM	MFM	1
<i>Colobura dirce</i>	GENEB	1	5°	<i>Cecropia</i> sp. MOR	<i>Boehmeria caudata</i> URT	MFM	1
<i>Colobura dirce</i>	HORTO	1	5°	<i>Cecropia</i> sp. MOR	<i>Morus nigra</i> MOR	MFM	1
<i>Colobura dirce</i>	GENEB	1	5°	<i>Cecropia</i> sp. MOR	<i>Croton priscus</i> EUP	MFM	1
<i>Colobura dirce</i>	GENEB	3	1°	<i>Cecropia</i> sp. MOR	<i>Piper amalago</i> PIP	MFM	1
<i>Colobura dirce</i>	GENEB	5	1°	<i>Cecropia</i> sp. MOR	<i>Trema micrantha</i> ULM	MFM	1
<i>Colobura dirce</i>	GENEB	5	1°	<i>Cecropia</i> sp. MOR	<i>Celtis spinosa</i> ULM	MFM	1
<i>Colobura dirce</i>	GENEB	6	1°	<i>Colobura dirce</i>	<i>Tragia volubilis</i> EUP	POS	1
<i>Colobura dirce</i>	GENEB	5	1°	<i>Colobura dirce</i>	<i>Urera baccifera</i> URT	MFM	1
<i>Colobura dirce</i>	GENEB	5	1°	<i>Colobura dirce</i>	<i>Celtis spinosa</i> ULM	MFM	1
<i>Colobura dirce</i>	SJAPI	1	5°	<i>Colobura dirce</i>	<i>Cecropia</i> sp. MOR	MFM	1

Espécie	área	N	Est.	planta no campo	planta transferida	categoria	resposta
<i>Smyrna blomfeldia</i>	GENEB	1	5°	<i>Urera baccifera</i> URT	<i>Ficus</i> sp1 MOR	MFM	1
<i>Smyrna blomfeldia</i>	GENEB	1	4°	<i>Urera baccifera</i> URT	<i>Cecropia</i> sp1 MOR	MFM	1
<i>Smyrna blomfeldia</i>	GENEB	1	4°	<i>Urera baccifera</i> URT	<i>Boehmeria caudata</i> URT	MFM	1
<i>Smyrna blomfeldia</i>	GENEB	2	4°	<i>Urera baccifera</i> URT	<i>Trema micrantha</i> ULM	MFM	1
<i>Smyrna blomfeldia</i>	GENEB	3	5°	<i>Urera baccifera</i> URT	<i>Boehmeria caudata</i> URT	MFM	1
<i>Smyrna blomfeldia</i>	GENEB	5	5°	<i>Urera baccifera</i> URT	<i>Cecropia</i> sp. MOR	MFM	1
<i>Smyrna blomfeldia</i>	GENEB	5	5°	<i>Urera baccifera</i> URT	<i>Celtis spinosa</i> ULM	MFM	1
<i>Smyrna blomfeldia</i>	GENEB	5	5°	<i>Urera baccifera</i> URT	<i>Piper amalago</i> PIP	POS	1
Acræini							
<i>Actinote</i> sp.	QUILLO	10	5°	<i>Eupatorium inulaefolium</i> AST	<i>Passiflora edulis</i> PAS	ANT	1
<i>Actinote</i> sp.	QUILLO	10	5°	<i>Eupatorium inulaefolium</i> AST	<i>Turnera ulmifolia</i> TUR	ANT	1
<i>Actinote mamita</i> ?	UCAMP	10	5°	<i>Senecio bonariensis</i> AST	<i>Viola tricolor</i> VIO	ANT	1
<i>Actinote mamita</i> ?	UCAMP	10	5°	<i>Senecio bonariensis</i> AST	<i>Emilia sonchifolia</i> AST	MFM	3
<i>Actinote brylla</i>	HORTO	20	5°	<i>Mikania lundiana</i> AST	<i>Turnera ulmifolia</i> TUR	ANT	1
<i>Actinote brylla</i>	HORTO	20	5°	<i>Mikania lundiana</i> AST	<i>Hybanthus arropurpureus</i> VIO	ANT	1
<i>Actinote pellenea</i> ^a	JAPU	25	5°	<i>Eupatorium inulaefolium</i> AST	<i>Pilca microphylla</i> URT	ANT	1
<i>Actinote pellenea</i> ^a	JAPU	25	5°	<i>Eupatorium inulaefolium</i> AST	<i>Mikania lundiana</i> AST	MFM	1
<i>Actinote pellenea</i> ^a	JAPU	20	4°	<i>Eupatorium inulaefolium</i> AST	<i>Passiflora jilkki</i> PAS	ANT	1
<i>Actinote pellenea</i> ^a	JAPU	20	4°	<i>Eupatorium inulaefolium</i> AST	<i>Morus nigra</i> MOR	ANT	1
<i>Actinote pellenea</i> ^a	JAPU	20	4°	<i>Eupatorium inulaefolium</i> AST	<i>Trema micrantha</i> ULM	ANT	1
<i>Actinote pellenea</i> ^a	JAPU	20	4°	<i>Eupatorium inulaefolium</i> AST	<i>Boehmeria caudata</i> URT	ANT	1
<i>Actinote pellenea</i> ^a	JAPU	20	4°	<i>Eupatorium inulaefolium</i> AST	<i>Hibiscus</i> sp. MAL	POS	1
<i>Actinote caryina</i>	CJAVB	20	4°	<i>Eupatorium</i> sp. AST	<i>Viola odorata</i> VIO	ANT	1
<i>Actinote caryina</i>	CJAVB	20	4°	<i>Eupatorium</i> sp. AST	<i>Passiflora violacea</i> PAS	ANT	1

97 espécies 2099

Abreviações (em ordem alfabética) das famílias de plantas citadas na Tabela: ACA - Acanthaceae, APO - Apocynaceae, ARA - Araceae, ARE - Asclepiadaceae, AST - Asteraceae, CAO - Caryocaraceae, CAR - Caricaceae, CLU - Clusiaceae, EUP - Euphorbiaceae, FAB - Fabaceae, FLA - Flacourtiaceae, MAR - Marantaceae, MAL - Malvaceae, MEA - Meliaceae, MEL - Melastomataceae, MOR - Moraceae, MUS - Musaceae, PAS - Passifloraceae, PLA - Piperaceae, POA - Poaceae, ROS - Rosaceae, RUB - Rubiaceae, SAP - Sapindaceae, SOL - Solanaceae, TYP - Turneaceae, TUR - Turneraceae, ULM - Ulmaceae, URT - Typhaceae, VIO - Violaceae, ZIN - Zingiberaceae.

Tabela 10 – Resumo dos resultados obtidos com os testes de troca de planta hospedeira (ver tabela 9). Os resultados estão apresentados como total de testes efetuados/total de aceitações. Em negrito estão os testes em que houve aceitação da planta experimental.

grupos	Principais hospedeiras	Mesma família	UMU	APO/ASC	SOL	Mono.	PIP	FLA	EUP	SAP	ACA	PLA	VIO	PAS	AST	TUR	FAB	outras
<i>Libytheana</i>	ULM	1/5	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	
Danainae	APO/AASC, MOR	2/3	0/3	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	
Ithomiinae	APO/AASC, SOL	24/48	3/12	3/8	0/10	0/10	0/10	0/10	0/10	0/3	0/5	0/5	0/5	0/5	0/5	0/5	0/5	
Charaxinae	PIP, EUP, LAU, FLA	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	
Apaturinae	ULM	2/3	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	
Brass/Satyr*	Monocotiledôneas	6/13	2/7	2/7	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	
Morphinae	Várias	2/2	1/1	1/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	
Limenitidinae	Várias (espec. RUB)	2/2	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	
Biblidini	EUP	1/2	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	
<i>Dynamine</i>	EUP	7/10	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	
Epicalimi	EUP	9/21	1/15	1/15	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	
<i>Euника</i>	Várias	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	0/2	
Callicorini	SAP	1/3	0/6	0/6	0/6	0/6	0/6	0/6	0/6	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	0/7	
Coloburini	URT/MOR	0/16	0/16	0/16	0/16	0/16	0/16	0/16	0/16	0/16	0/16	0/16	0/16	0/16	0/16	0/16	0/16	
Kallimini	ACA, VIO	2/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	
Melittinae	AST, ACA	2/3	2/14	2/14	0/1	0/2	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	
Nymphalini	URT, AST	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	
Argynninae	TUR, VIO, PAS	0/3	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	
Acraeini	AST, PAS, VIO	1/2	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	0/3	
Heliconiini	PAS	3/5	5/9	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	

* Biinae está incluída neste grupo, baseado em evidências já discutidas anteriormente

Danainae - Larvas de *Lycorea* que comem Caricaceae, Moraceae, Apocynaceae e Asclepiadaceae, também aceitaram *Trema* e *Morus* como plantas experimentais, mas rejeitaram *Prestonia coalita* (Apocynaceae). Outros testes com Apocynaceae, Moraceae e Ulmaceae resultaram em não aceitação por larvas de *Danaus plexippus*.

Ithomiinae - Além dos diversos resultados positivos dentro de Solanaceae (a família usualmente atacada), algumas espécies de Ithomiinae aceitaram Apocynaceae, Asclepiadaceae e Ulmaceae (*Celtis* e *Trema*).

Brassolinae e Satyrinae - Aceitação de monocotiledôneas outras que as hospedeiras foi frequente, mas também *Morus* foi aceita por *Opsiphanes* e *Brassolis*.

Morphinae - Poucas larvas foram testadas, mas houve aceitação de Bambu e *Morus nigra* por uma espécie que usa Fabaceae.

Limenitidinae - As espécies testadas aceitaram poucas trocas. Entre os resultados positivos estão aceitação de *Trema* e uma Asteraceae por duas espécies de *Adelpha* que usam *Cecropia*, e de Rubiaceae (grupo mais usado pelas espécies do gênero *Adelpha*) por uma espécie normalmente em Rosaceae.

Eurytelinae - Larvas de diversas espécies usando Euphorbiaceae aceitaram outras espécies da mesma família como hospedeira alternativa, muitas vezes resultando na morte das larvas (especialmente nos testes com *Ricinus* e *Actinostemmon*). Embora nenhuma Ulmaceae tenha sido aceita pelas larvas, larvas de primeiro estádio de *Hamadryas* aceitaram *Urera*, mas morreram menos de 24 horas após a ingestão.

Coloburini - Nenhum teste resultou em aceitação das plantas experimentais, pelas espécies que usam Moraceae ou Urticaceae na natureza.

Nymphalinae - A maior parte dos testes foi feita com larvas de Melitaeinae. *Eresia lansdorfi*, usando Urticaceae e Acanthaceae na natureza, aceitou, além de *Urera* (também Urticaceae), Passifloraceae, Asteraceae (*Tithonia*) *Plantago* (Plantaginaceae) e Ulmaceae (apenas *Celtis*; *Trema* não foi aceita). Em todas estas plantas as larvas se desenvolveram pelo menos até o segundo estádio, e algumas alcançaram o quarto estádio antes de morrer (em *Passiflora* e *Urera*). Larvas de *Anartia amathea*, normalmente em Acanthaceae, aceitaram apenas outras Acanthaceae e *Plantago* (Plantaginaceae), desenvolvendo-se bem nesta última (mas sem empupar).

Heliconiinae - As três tribos Neotropicais foram tratadas separadamente:

Argynnini - A única espécie testada, *Euptoieta hegesia* (polífaga, preferindo Turneraceae), aceitou *Hybanthus* e *Viola tricolor* (Violaceae), mas sem se desenvolver, e no quinto estádio aceitou *Passiflora pohli* (Passifloraceae) até empupar.

Acraeini - De todos os testes com larvas de *Actinote* (todas em Asteraceae), apenas um resultou em aceitação de uma planta experimental (*A. mamita* aceitou *Emilia sonchifolia*, também Asteraceae). Todos os outros testes resultaram em não aceitação de qualquer espécie de planta experimental, mesmo nas espécies com maior espectro de plantas hospedeiras (como *A. pellenea*).

Heliconiini - Larvas de Heliconiini (*Agraulis*, *Philaethria* e *Heliconius*), sempre em Passifloraceae aceitaram Ulmaceae (*Trema micrantha*) com relativa facilidade, mas não se desenvolveram. *Morus nigra* foi aceita por *Agraulis*. *Turnera ulmifolia* também foi aceita por larvas destes gêneros, e ainda por *Dione* e *Eueides*.

Baseado nos resultados das análises filogenéticas, a aceitação grupos de plantas "ancestrais" na filogenia (Fig. 33) (18,1%) foi maior do que a de plantas de grupos posteriores, mais derivados (7,6%) ($\chi^2 = 4,4$; $P < 0,01$; $gl = 1$). A aceitação de plantas dentro da mesma família foi muito alta (41,5%) em relação a aceitação de plantas de outras famílias (14,7%) ($\chi^2 = 29,8$; $P < 0,001$; $gl = 1$).

5 - DISCUSSÃO

5.1 – Filogenia de Nymphalidae

As relações fenéticas e filogenéticas entre as diversas subfamílias de Nymphalidae já foram discutidas diversas vezes na literatura (Ehrlich, 1958b; Ehrlich & Ehrlich, 1967; Scott, 1985; Harvey, 1991; Martin & Pashley, 1992; Weller *et al.*, 1996). Os grupos naturais dentro de Nymphalidae já estão largamente reconhecidos, mas as controvérsias ainda continuam, principalmente quanto às relações entre as diversas subfamílias. Ainda na maioria destes trabalhos, os grupos supostamente naturais encontram-se polifiléticos, com gêneros considerados próximos com base em caracteres de adultos as vezes aparecendo relacionados a grupos distantes

e divergentes. Alguns trabalhos recentes com sistemática molecular mostram este tipo de "problema", em parte resultado de escolha de grupos externos demasiadamente derivados, amostragem imperfeita dos *taxa* a serem estudados, ou de análises de uma única seqüência (Brower, 1994a, b, 1998; Brower & Egan, 1997; A. V. Z. Brower, resultados não publicados), com casos aparentes de "transferência horizontal" de seqüências de nucleotídeos.

Os resultados obtidos das análises da matriz deste trabalho são consistentes com boa parte dos agrupamentos (subfamílias ou tribos) previamente reconhecidos. Nenhum grupo reconhecidamente natural aparece como polifilético, e os grupos apresentam relações mais estáveis em comparação com trabalhos anteriores. Mesmo que um grande número de árvores tenha sido obtido (mais de 100), o consenso mostra que estas são variações pequenas nas posições de alguns poucos *taxa* terminais. Como as árvores obtidas são resultado de um conjunto grande e diverso de caracteres de vários estágios de desenvolvimento, elas podem representar uma boa aproximação do que pode ser a filogenia da família Nymphalidae. De fato, de todas as filogenias de Nymphalidae publicadas até o momento, é a que representa o maior número de taxa e de caracteres, e a única que se utiliza largamente de caracteres dos estágios imaturos, o que por si só representa um resultado importante para uma melhor compreensão da família Nymphalidae como um todo.

De forma geral, a posição de Libytheinae como grupo basal de Nymphalidae (Figs. 32-34) concorda com as idéias previas de quase todos os trabalhos disponíveis na literatura (ver citações anteriores). Weller *et al.* (1996) encontraram algumas árvores onde Libytheinae aparecia dentro de Nymphalidae, mas ressaltam que apenas dois passos são necessários para que esta subfamília seja a mais basal de todo o grupo. Além disso, as grandes similaridades entre os juvenis de Libytheinae com os Pieridae, e evidências de uso de plantas hospedeiras (presente trabalho) e distribuição geográfica, suportam a idéia de que Libytheinae seja a subfamília mais basal de Nymphalidae.

A posição de Tellervinae-Danainae-Ithomiinae, como grupo sub-basal de Nymphalidae, logo após Libytheinae, também mostra congruência com os resultados mais antigos (Ehrlich, 1958b; Ehrlich & Ehrlich, 1967; Scott, 1985), não repetidos em trabalhos mais novos, onde o *taxon* escolhido para ser o representante deste grupo parece ter muitas vezes relações com Heliconiinae e outros grupos de Nymphalinae (Martin & Pashley, 1992; Weller *et al.*, 1996;

deJong *et al.*, 1996). Em parte, este problema pode ser decorrente de que, nestes trabalhos, o *taxon* escolhido como representante deste grupo é uma espécie de *Danaus*, um gênero com muitas autapomorfias e estados de caracteres derivados mesmo dentro de Danainae. A adição de uma ou mais espécies de Ithomiinae, ou de *Tellervo*, poderia resolver em parte este problema (como já foi mencionado por Martin & Pashley, 1992), ou a procura de caracteres moleculares adicionais e inclusão de dados moleculares adicionais nas análises (Brower & Egan, 1997; Weller *et al.*, 1996).

A monofilia de Satyrinae-Brassolinae-Morphinae é repetida nos resultados do presente trabalho, e a inclusão de Apaturinae e Charaxinae neste ramo é uma hipótese bastante plausível (já discutida por Clark, 1947, com base em características das larvas). Além disso, Calinaginae aparece como grupo irmão de Morphinae e Brassolinae, mas *Bia* não se encaixou em nenhuma subfamília, ainda que tudo leve a crer que este gênero tem maiores afinidades com os Brassolinae. Trabalhos anteriores haviam colocado Apaturinae e Charaxinae próximos de Nymphalinae (Ehrlich, 1958b, Ehrlich & Ehrlich, 1967; Scott, 1985; Martin & Pashley, 1992; Weller *et al.*, 1996), mas a falta de *taxa* pertencentes a grupos importantes (como Eurytelinae e Limenitidinae) pode ter forçado uma conformação diferente dos resultados aqui obtidos.

Os Eurytelinae são os mais fortes candidatos a grupo irmão da linhagem satíroide, e diversos caracteres morfológicos e comportamentais reforçam este parentesco pouco evidente em trabalhos anteriores. Embora este grupo já tenha tido sua individualidade reconhecida por outros autores (Maza & Turrent, 1985; Jenkins, 1990; Otero, 1990), que se basearam em caracteres únicos e evidentes, como o hipândrio ou gonostatumen (Maza & Turrent 1985), sua posição sistemática nunca foi tratada com o devido cuidado. A ausência de representantes de Eurytelinae nestes trabalhos pioneiros (talvez eclipsados por um antigo nome, Limenitidinae, abrangendo dois grupos distintos), fez com que sua posição entre os Nymphalidae nunca tenha sido devidamente esclarecida nem discutida com detalhes (mas veja Otero, 1990).

Limenitidinae + Cyrestidinae formam o grupo basal de todo este ramo. Diversos trabalhos já sugeriram uma proximidade entre Limenitidinae e Eurytelinae, mas os limites de cada um dos grupos nunca foram definidos. Um caráter comportamental compartilhado por Limenitidinae, Eurytelinae e Charaxinae é a construção de trampolins de fezes, uma estrutura rígida fixada na folha onde as larvas costumam ficar quando não estão se alimentando (DeVries, 1987, e

referências incluídas), provavelmente para se protegerem de artrópodes predadores (Freitas & Oliveira, 1992, 1996). Este comportamento também está presente nos Coloburini, o que sugere uma possível relação desta tribo com os Limenitidinae e Eurytelinae. A posição de Limenitidinae junto com os Eurytelinae já foi proposta anteriormente, mas a relação destes dois grupos com a linhagem satíroide é nova; pode ser considerada uma hipótese bastante plausível, pois coloca estes dois grupos próximos aos Apaturinae, com quem parecem ter uma relação estreita (Ehrlich, 1958b; Ehrlich & Ehrlich, 1967; Harvey, 1991).

Nymphalinae aparece como grupo monofilético junto com Heliconiinae em muitas das análises, mas por muitas vezes, em análises preliminares, as diferentes tribos não formavam grupos coesos, mas sim um grupo de diversos gêneros com relações pouco resolvidas (exceto Heliconiinae, que sempre permanece coeso). As relações entre Kallimini, Nymphalini e Melitaeini ainda não estão resolvidas, mas Coloburini sempre aparece junto aos Nymphalini. A manutenção deste grupo como monofilético é interessante, mas faltam sinapomorfias evidentes juntando este grupo todo (como já notado por de Jong *et al.*, 1996), o que tem sugerido por diversas vezes que talvez este não seja um grupo natural. Os Heliconiinae (*sensu* Harvey, 1991) sempre formam um grupo bastante coeso, com Heliconiini, Argynnini, Acraeini (incluindo *Pardopsis*) e Cethosiini aparecendo juntos em todas as análises. As relações entre as quatro tribos de Heliconiinae ainda não estão totalmente resolvidas; talvez um trabalho separado possa sugerir as relações entre as diversas tribos desta subfamília, como foi feito com os Ithomiinae (Brown & Freitas, 1994).

Um dos problemas nas definições das relações equivocadas de parentesco entre os subgrupos de Nymphalidae pode ser a sub-amostragem de linhagens mais basais, pequenas tropicais ou isoladas nestes trabalhos. Em geral, muitos desses trabalhos simplesmente não incluíram representantes dos Eurytelinae e Danainae (ou apenas um ou dois taxa apomórficos) e incluíram diversos Nymphalinae, forçando o que poderia ser uma “Filogenia de Nymphalinae” com alguns *taxa* “estranhos” permeados no meio desta. Assim, os ramos de diferentes linhagens não se definem, e se agrupam com diversos *taxa* com os quais tivessem maior afinidade. Exceção deve ser feita ao trabalho de Ehrlich (1958b), que usou uma seleção de espécies muito bem equilibrada entre as diferentes subfamílias de borboletas.

Em seu trabalho sobre a classificação superior de borboletas de Jong *et al.* (1996) comentam que três fatores poderiam levar a maior progresso em relação a este tópico: 1 – melhoramento das análises filogenéticas, 2 – “mais dados” e 3 – diferentes tipos de dados.

No presente trabalho, pelo menos dois desses pontos foram alcançados com relativo êxito: o número de caracteres é bastante grande em relação aos trabalhos anteriores, mais de 230, muito próximo dos 250 propostos por deJong *et al.* (1996) para borboletas como um todo; e os caracteres representam parte de um universo pouco explorado em trabalhos anteriores, com mais de 100 caracteres de juvenis (além de outros mais de 100 caracteres de morfologia de adultos). Desta forma, pelo menos para os Nymphalidae, pode-se imaginar que os resultados representem uma aproximação bastante razoável do que são os seus subgrupos naturais (subfamílias e tribos). As relações entre eles aqui sugeridas podem ser usadas como uma base relevante para trabalhos futuros.

5.2 – Relações com plantas hospedeiras

Os fatores levando uma espécie a mudar de planta hospedeira ou adicionar uma planta nova na sua dieta são em grande parte ligados a tolerâncias químicas, refletindo diretamente a variação genética de populações naturais. Essa variação também leva à diversidade de características comportamentais, morfológicas e fisiológicas afetando o desempenho em diferentes hospedeiras (Futuyma, 1991). Além disso, é aceito que quando uma planta "nova" é suficientemente similar à hospedeira normal de uma espécie de inseto, esta pode ser adicionada a sua dieta sem necessidade de mudanças evolutivas (Strong *et al.*, 1984; Thomas *et al.*, 1987). A grande aceitação de plantas da mesma família nos testes de plantas hospedeiras reforça esta hipótese, pois geralmente estas serão mais similares quimicamente às hospedeiras normais do que plantas de outras famílias.

Independente de quais fatores influíram nos caminhos de utilização de hospedeiras por diferentes linhagens de insetos, o que vemos hoje é o resultado das transferências e colonizações mais "fáceis" ou mais promissoras, refletindo o balanço entre as taxas independentes de sucesso de colonização de novas hospedeiras, especiação nestas hospedeiras e extinção (Farrel *et al.*, 1992).

Em um contexto evolutivo, Futuyma (1991) propõe que uma espécie derivada poderia carregar uma capacidade "vestigial" de responder às hospedeiras ancestrais da sua linhagem, e as espécies "ancestrais" teriam menos capacidade de responder às espécies de hospedeiras usadas pelos *taxa* de linhagens mais derivadas.

Os experimentos foram propostos com base nesta hipótese, e os resultados foram interpretados como um "teste" da filogenia obtida.

Urticaceae-Moraceae-Ulmaceae como grupo hospedeiro ancestral de Nymphalidae

Estas três famílias de plantas são próximas o bastante para poderem ser consideradas como um grupo coeso e homogêneo, com base em caracteres moleculares e não moleculares (Chase *et al.*, 1993; Nandi *et al.*, 1998), e por isso foram unidas (sob a sigla UMU, que corresponde às "Urticales" de Nandi *et. al.*, 1998) para melhor compreensão dos processos de aceitação de plantas hospedeiras experimentais.

Os resultados dos experimentos mostraram que este grupo de plantas, além de ser utilizado na natureza por representantes em linhagens basais de todos os seis grupos de Nymphalidae, foi o grupo mais aceito por representantes de linhagens apicais que usam plantas bem distantes deste grupo, como Solanaceae, Passifloraceae e monocotiledôneas. A hipótese inicial de que Ulmaceae seria o grupo de plantas primitivo para Nymphalidae (é usado por *Libytheana*), baseada apenas na filogenia, pôde ser testada a partir dos experimentos deste trabalho. Mesmo considerando-se apenas Ulmaceae separadamente, representantes de cinco subfamílias, muitas vezes espécies monófagas em famílias de plantas muito distantes (como Solanaceae e Passifloraceae nos Ithomiinae e Heliconiini respectivamente) aceitaram *Trema* ou *Celtis* em condições experimentais.

Com base nos resultados dos experimentos e no uso natural de plantas hospedeiras por representantes das diferentes linhagens, uma boa hipótese é a que o tronco base de Nymphalidae é constituído por espécies cujas larvas comem plantas do grupo UMU, e as diferentes linhagens divergiram deste padrão acompanhando sua diversificação em grupos novos de plantas hospedeiras (Fig. 34). De fato, os grupos que continuaram restritos a plantas do grupo UMU desde a base (Libytheinae e Apaturinae), são os menos diversificados em hábitos de adultos e

imáturos, além de serem representados por um menor número de espécies em todo o mundo. Este padrão de maior diversificação taxonômica (\cong especiação) após a conquista de um novo grupo de plantas, já proposto por Ehrlich & Raven (1965), pode ser identificado em diversos níveis taxonômicos, como Ithomiinae em Solanaceae (Brown, 1985, 1987; Brown & Freitas, 1994) e Eurytelinae em Euphorbiaceae e Sapindaceae (obs. pess.). Nestes casos, a colonização de uma nova espécie de planta pode ter aberto caminho para a utilização de diversas outras espécies do mesmo grupo. Em um grupo com um grande número de espécies, a colonização das diferentes hospedeiras poderia ocorrer ao longo do tempo, acompanhando a diversificação taxonômica do grupo em relação aos seus parentes próximos restritos às hospedeiras ancestrais. Certamente este tipo de conclusão deve ser visto com cuidado, pois a colonização de um novo grupo de plantas hospedeiras com poucas espécies poderia ou não resultar em grande diversificação taxonômica por parte dos fitófagos.

Um outro padrão interessante é aquele observado nos “gêneros grandes” (em número de espécies) *Adelpha*, *Eunica*, *Neptis* e *Acraea*, todos com muitas espécies modernas, e com amplo espectro de uso de plantas hospedeiras de diferentes famílias pouco relacionadas química ou filogeneticamente.

Hipóteses de ancestralidade de uso de hospedeiras para cada grupo de Nymphalidae

Libytheinae - Todas as espécies conhecidas neste grupo usam Ulmaceae como planta hospedeira (principalmente espécies de *Celtis*); esta é a possível família usada pelos ancestrais de Libytheinae. A aceitação de *Trema* pelas larvas de *Libytheana* apenas mostra que hospedeiras muito próximas (provavelmente semelhantes quimicamente) podem ser aceitas com mais facilidade (Futuyma, 1991).

Danainae-Tellervinae-Ithomiinae - A dependência de PAs, usados como precursores de feromônios sexuais e na defesa química por todos os representantes deste grupo (Brown, 1985; Trigo e Motta, 1990; Trigo et. al., 1994), deve ter aparecido muito cedo na evolução desta linhagem, e pode ajudar a explicar os padrões de uso de plantas hospedeiras. De qualquer modo, pouco pode ser acrescentado ao que já se conhece sobre utilização de hospedeiras pelos

representantes deste grupo. Os resultados reforçam a idéia de que o uso de Apocynaceae/Asclepiadaceae é ancestral para todo o grupo (Brown *et al.*, 1991). Talvez seja interessante notar que, segundo Nandi *et al.* (1998), a família Solanaceae está em um grupo próximo, mais basal a Apocynaceae/Asclepiadaceae na filogenia das Angiospermas. Neste caso, a troca de planta hospedeira pode representar a colonização de um grupo mais basal de plantas (Solanaceae) a partir de um estoque de borboletas usando grupos terminais (Apocynaceae/Asclepiadaceae), num esquema semelhante ao sugerido por Brown (1987). Por outro lado, Farrel *et al.* (1992) mostram que entre os grupos de insetos que usam Apocynaceae/Asclepiadaceae (plantas com látex), seu parentes próximos mostram uma propensão a utilizar preferencialmente plantas com látex ou uma das dez famílias da subclasse Asteridae (dentre as quais está Solanaceae).

Apaturinae - Apenas *Celtis* (Ulmaceae) é usada como planta hospedeira por todos os representantes deste grupo, reforçando a idéia de UMU como grupo ancestral usado por Nymphalidae, e evidenciando a manutenção deste grupo na base dos grupos 3 a 5.

Charaxinae - Os resultados dos experimentos dificilmente poderiam apontar um único grupo ancestral de plantas usado pelos Charaxinae, muito diversificados em uso de plantas hospedeiras (especialmente o gênero *Charaxes*; Ackery, 1988). Para Anaeini, Piperaceae pode ser considerado o grupo ancestral, ainda que com ressalvas, devido ao pequeno número de testes e ao amplo uso de Euphorbiaceae (*Croton*) e Lauraceae por diversas espécies de *Memphis (sensu latu)*. De qualquer modo, a hipótese que Charaxinae derivou de um grupo ancestral usando UMU não pode ser descartada, pois este é um grupo de plantas hospedeiras que vem desde a base de Limenitidinae e Apaturinae, e é mantido até Calinaginae, sendo substituído apenas dentro das muitas subfamílias reconhecidas.

Calinaginae - Os únicos registros de planta hospedeira indicam que *Calinaga* é restrita a *Morus* (Moraceae). Calinaginae representa bem a situação do que deve ter sido o estoque ancestral alimentando-se em espécies do grupo UMU. O aceite de espécies do grupo UMU por Morphinae e Brassolinae reforçam esta hipótese, e a posição sistemática desta subfamília.

O uso das Monocotiledôneas – Pelo menos quatro grupos de Nymphalidae podem ser considerados especializados em Monocotiledôneas: Biinae, Satyrinae, Brassolinae e Morphinae. Destes grupos, apenas Morphinae se utiliza também de dicotiledôneas (de muitas famílias diferentes). De forma geral, as famílias de monocotiledôneas mais usadas por larvas destes grupos de Nymphalidae são todas próximas, e fazem parte da radiação mais avançada deste grupo de plantas, com base em uma filogenia com caracteres morfológicos publicada por Chase *et al.* (1995). Na análise com dados de *rbcL* (Chase *et al.*, 1993), Araceae (usada por Satyrinae, tribo Haeterini) ocupa uma posição muito basal dentro das monocotiledôneas; na análise combinada de caracteres morfológicos+*rbcL* (Chase *et al.*, 1995), Araceae continua em posição basal dentro das monocotiledôneas, e todas as outras famílias de monocotiledôneas utilizadas por larvas dos quatro grupos especialistas nessas plantas encontram-se muito compactadas num grupo terminal denominado “Commelinóide” por Chase *et al.* (1995).

Biinae - O único representante desta subfamília usa uma palmeira (Arecaceae) como planta hospedeira. Devido a dificuldade em obtenção de imaturos, apenas um teste foi efetuado, com outra espécie de palmeira, resultando em aceitação mas não desenvolvimento. De qualquer modo, a planta ancestral para este grupo é certamente Arecaceae, o que é também uma evidência a mais para a inclusão de *Bia* entre os Brassolinae.

Satyrinae - Poucos testes foram feitos com espécies desta subfamília, mas certamente a planta ancestral de todo o grupo é uma monocotiledônea. Este grupo provavelmente derivou diretamente de um estoque ancestral alimentando-se em UMU. A hipótese de Poaceae/Cyperaceae como grupo ancestral também é bastante plausível, e pode-se imaginar que o uso de Araceae e Marantaceae por Haeterini e o uso de Lycopsida por *Euptychia* (*sensu stricto*) são duas derivações do padrão ancestral da subfamília. Uma outra interpretação seria a de que Araceae, um grupo basal, hoje ainda usada pela tribo basal Haeterini, tenha sido o primeiro grupo de monocotiledôneas a ser utilizado pelos ancestrais de Satyrinae, possibilitando a posterior irradiação das linhagens mais avançadas para Poaceae e Arecaceae.

Brassolinae - O provável grupo ancestral de plantas desta subfamília seria dentro das monocotiledôneas, com Arecaceae o mais forte candidato. O aceite de espécies do grupo UMU por alguns Brassolinae reforçam a idéia de que este grupo (junto com Morphinae) derivou de um estoque ancestral ainda alimentando-se de espécies do grupo UMU (como Calinaginae).

Morphinae - Ainda que espécies de *Morpho* tenham um amplo espectro de uso de plantas hospedeiras em diversas famílias, os testes mostram que monocotiledôneas compõem o mais provável grupo ancestral de plantas desta subfamília. As plantas hospedeiras de diversos Morphinae (*Antirrhina*, *Caerois* e vários Amathusiini) são Arecaceae, pode ser o grupo de plantas ancestral desta linhagem (compartilhado com Brassolinae).

Cyrestidinae - Nenhum teste foi feito com larvas de Cyrestidinae, mas a hipótese de Moraceae como planta ancestral deste grupo é bastante plausível (a partir de espécies já usando espécies do grupo UMU).

Limenitidinae - A maior parte das espécies de *Adelpha* alimenta-se em Rubiaceae. Várias Rubiaceae também foram aceitas por espécies de *Adelpha* utilizando *Rubus* (Rosaceae). Para Limenitidinae como um todo é difícil se traçar uma hipótese, devido a ampla gama de uso de plantas hospedeiras em grupos filogenéticos diferentes (baseado em Chase *et al.*, 1993 e Nandi *et al.*, 1998) pelos representantes deste grupo. Só no gênero *Adelpha* existem espécies usando Aquifoliaceae, Asteraceae, Bombacaceae, Combretaceae, Ericaceae, Fagaceae, Malpighiaceae, Melastomataceae, Moraceae, Piperaceae, Rosaceae, Rubiaceae, Tiliaceae, Ulmaceae, Urticaceae, Verbenaceae e Vochysiaceae (Aiello, 1984, 1991; Ackery, 1988; Brown, 1992; Otero & Aiello, 1996; Diniz & Moraes, 1997). Ackery (1988) discute os temas de uso para os diferentes gêneros deste grupo (excetuando-se os Eurytelinae, colocados juntos em Limenitidinae por este autor), como Neptini em Fabaceae, Parthenini em Passifloraceae, e Limenitini em Rubiaceae-Naucleaceae e Caprifoliaceae, ainda que alguns gêneros fujam de forma gritante deste padrão, como *Bebearia* em Monocotiledôneas, *Cymothoe* em Violaceae, *Pseudacrea* em Sapotaceae e *Pseudoneptis* em Moraceae. De qualquer modo, o uso de Moraceae por espécies de diferentes linhagens de Limenitidinae, e a aceitação de *Trema* por *Adelpha* sugere que este grupo pode ter

derivado diretamente de um grupo usando uma espécie do grupo UMU, e irradiado por diferentes famílias de plantas, junto com uma enorme diversificação de espécies, característica de diversos gêneros desta tribo. De fato, Moraceae é a planta ancestral proposta para Cyrestidinae, grupo irmão de Limenitidinae.

Eurytelinae - Ainda que poucos experimentos tenham resultado em aceitação por espécies deste grupo, a hipótese de Euphorbiaceae como planta ancestral das espécies deste grupo é muito plausível. As duas principais radiações a sairem deste tema são *Eunica*, usando diversas famílias de plantas (Freitas *et al.*, 1997) e Catagrammini, em Sapindaceae. Ambos grupos são bastante diversificados em número de espécies dentro de Eurytelinae. O grupo imediatamente anterior usado por Eurytelinae pode bem ter sido UMU. Os padrões de utilização de planta hospedeira por Eurytelinae poderiam ser uma evidência a mais apoiando a proximidade entre Euphorbiales e Sapindales, um grupo monofilético com base em caracteres não moleculares (Nandi *et al.*, 1998); este seria um caráter a mais reforçando a união destes dois grupos (ainda que possa ser interpretado apenas como um padrão resultante de proximidade química, e não filogenética). No mesmo trabalho, o grupo UMU (Urticales) é o grupo imediatamente anterior a Euphorbiales +Sapindales. Considerando-se a ramificação Limenitidinae+Cyrestidinae+Eurytelinae, o padrão de utilização de planta hospedeira poderia ser interpretado como uma sequência das plantas mais “primitivas” (usadas pelos grupos basais, principalmente Cyrestidinae) em direção às mais derivadas (pelos grupos terminais, culminando em Callicorini usando Sapindaceae).

Heliconiinae - Entre os Acraeini, apenas uma planta experimental foi aceita em laboratório (esta consistindo em aceitação de “planta da mesma família”). Como a não aceitação não pode ser usada como refutação de hipóteses, nada pode ser discutido para este grupo e para seus prováveis ancestrais com base nestes experimentos. De qualquer modo, o amplo uso de Passifloraceae por Acraeinae na natureza, e a utilização de uma Violaceae por *Pardopsis* (Van Son, 1979) mostra que este grupo segue os padrões de uso de hospedeiras de seus mais prováveis grupos relacionados, Heliconiini e Argynnini.

A maior parte dos Heliconiini se alimenta em Passifloraceae, com pelo menos um registro em Turneraceae (Janzen, 1983; DeVries, 1987; Spencer, 1988); tudo indica que o uso de

Passifloraceae deve ser ancestral nesta tribo. No entanto, a uso de Turneraceae na natureza e a ampla aceitação desta em laboratório reforçam a idéia de que este foi o grupo de plantas usado pelos ancestrais da linhagem que originou Helconiini (como *Euptoieta*), e não Violaceae. A única espécie de Argynnini testada, *Euptoieta hegesia*, aceitou Violaceae em laboratório; plantas desta família são também usadas na natureza por diversas espécies de Argynnini. Assim, Violaceae é forte candidata a família ancestral de todos os Helconiinae *sensu Harvey* (1991).

O uso de plantas destas três famílias pelos Helconiinae parece óbvio se for levado em conta que as três são relativamente próximas (Chase *et al.*, 1993; Nandi *et al.*, 1998) e podem ter características químicas muito semelhantes (como a cianogênese) que uma vez transpostas, permitiriam o uso de espécies destas famílias com mais facilidade.

Nymphalinae - Este grupo é muito diversificado em uso de plantas hospedeiras, e possui muitas espécies com amplo espectro de uso de plantas de diversas famílias diferentes (Ackery, 1988). Poucas espécies deste grupo foram testadas; os melhores resultados vieram de *Eresia lansdorffi* (Melitaeini). A possibilidade de Urticaceae ser planta ancestral deste grupo inteiro é bem razoável (partindo de Ulmaceae logo no começo da diversificação deste ramo), mas também poderia ser o grupo com iridóides (Acanthaceae, Scrophulariaceae e Plantaginaceae entre outras) o ancestral deste grupo todo, sendo amplamente usado por espécies de Kallimini e Melitaeini (ver Bowers, 1991). Testes adicionais precisam ser feitos para reforçar esta idéia.

Coloburinae - Exceto por *Smyrna*, que se alimenta em *Urera* (Urticaceae), todos os registros conhecidos para larvas de Coloburini são em *Cecropia* (Moraceae); nenhum teste resultou em aceitação de plantas experimentais. No entanto, é aceitável que UMU seja o grupo ancestral de plantas hospedeiras de Coloburini.

5.3 – Conclusões

5.3.1 – A Filogenia obtida

Recentemente, diversos autores têm discutido que quando se pensa em escolher uma das múltiplas soluções resultantes da análise cladística de um conjunto de dados, é preferível escolher uma das árvores mais parcimoniosas do que o a árvore de consenso (Miyamoto, 1985; Carpenter, 1988), uma vez que árvores de consenso não representam cladogramas, mas são uma representação gráfica do conjunto de árvores obtidas, mostrando seus componentes em comum e os ramos não resolvidos ou em conflito (Kluge, 1989; Anderberg & Tehler, 1990). De fato, as técnicas de obtenção de árvores de consenso foram originalmente propostas para resolver os problemas de diferentes conjuntos de dados, não os problemas das diferentes árvores de um mesmo conjunto de dados (Adams, 1972; Carpenter, 1988). Além disso, a escolha entre diferentes conjuntos de caracteres também não é um procedimento muito válido (ver discussão em Vane-Wright *et al.*, 1992), pois usualmente diferentes conjuntos de caracteres levam a diferentes resultados (Farris, 1971).

Vane-Wright *et al.* (1992) discutem uma questão recorrente quando sistematas se deparam com este problema: “qual conjunto de caracteres escolher?”. Isto pode levar a tendências muito pessoais, relacionadas a quais árvores são mais parecidas com o preconceito do sistemata. Além disso, diferentes taxonomistas tem diferentes modos de definir e avaliar caracteres e seus estados. O tamanho do conjunto de dados não pode ser considerado como critério válido, principalmente se comparar os “poucos” caracteres morfológicos com o enorme número de “caracteres” derivados de proteínas e seqüências de DNA (ainda que uma seqüência de DNA pode ser entendida como um único e complexo caráter ou unidade seletiva, segundo Doyle, 1992).

Resultados de conjuntos diferentes de caracteres podem ser obtidos pela combinação das árvores de consenso obtidas de cada um deles (Adams, 1972; Mickevich, 1978; Nelson, 1979), o que nem sempre resulta em melhoria da hipótese filogenética, uma vez que muitas vezes as árvores obtidas de diferentes conjuntos de dados podem ser muito diferentes e incompatíveis entre si. Assim, o que parece mais equilibrado e lógico é a combinação de todos os caracteres disponíveis (tarefa nem sempre fácil) em um único e grande conjunto de dados, o que pode ser

chamado de “evidência total” (defendida por Kluge, 1989; Barret *et al.*, 1991; Vane-Wright *et al.*, 1992; Tyler *et al.*, 1994; Nixon & Carpenter 1996). Neste tipo de análise, todos os caracteres contribuem de maneira igual para a topologia do cladograma, pois só existe uma história possível para um grupo de organismos, e esta só pode ser obtida com todos os caracteres combinados, chegando a melhor solução possível (o que não quer dizer que esta seja a verdade absoluta). Os caracteres interagem de maneira independente, e um grupo de caracteres não deveria (idealmente) “dominar” os outros. No entanto, algumas vezes são os “poucos” caracteres morfológicos que ditam a topologia final dos cladogramas obtidos (Faith & Cranston, 1991; Vane-Wright *et al.*, 1992). Nestes trabalhos, a “evidência total” produziu cladogramas que se assemelhavam muito mais aos resultados dos dados morfológicos sozinhos, ainda que os químicos fossem mais numerosos. Isto mostra que o tamanho do conjunto de dados não é determinante para a topologia do cladograma, e um único caráter ou um grupo coeso de estruturas consistentes entre si pode estar influenciando todo o resultado final.

Então, quais seriam os próximos passos para melhorar a compreensão dos problemas ainda não solucionados dentro da família Nymphalidae?

1 – Como discutido na seção 5.1, estudar em separado grupos obviamente monofiléticos de Nymphalidae (como Heliconiinae, a linhagem danaóide e os Eurytelinae), com conjuntos de dados refinados e redimensionados de acordo com o grupo. Dentro destes subgrupos, caracteres bastante homoplásicos para Nymphalidae podem ser estáveis e consistentes, revelando interessantes relações de parentesco entre os gêneros e tribos. Também podem ser avaliados estados intermediários de caracteres que não faziam sentido nas análises da família como um todo, como o tipo de pincel de pelos de Ithomiinae *vs* Brassolinae, ou as escamas das glândulas odoríferas de Heliconiini (Emsley, 1965).

2 – Buscar a “evidência total”, o maior e mais completo conjunto de caracteres possível de ser obtido. Isto é possível com a combinação de todos os caracteres discutidos previamente em trabalhos anteriores, e a combinação destes com resultados obtidos de dados moleculares, em breve disponíveis na literatura (uma filogenia de Nymphalidae baseada em caracteres

moleculares, resultado de trabalho ainda não publicado de A. V. Z. Brower, já existente e examinada).

5.3.2 – Testes de troca de planta hospedeira em apoio à filogenia

Mesmo que a hipótese de maior aceitação de plantas de linhagens ancestrais do que de plantas de linhagens posteriores seja vista como algo óbvio ou ao menos desejável no estudo da evolução da utilização de plantas hospedeiras (Futuyma, 1991), os resultados dos testes não devem ser vistos apenas como uma consequência lógica desta suposição. Mais do que isso, um resultado positivo pode ser considerado como um “teste” de uma hipótese filogenética, isto é, uma via possível de comprovação do resultado obtido. Filogenias sempre foram consideradas como simples hipóteses de relações de parentesco sem comprovação (Amorim, 1997) (embora alguns autores acreditem que cladística é a única “ciência” dentro da Biologia, a cladística tem recebido inúmeras críticas nos últimos anos; veja Pritchard, 1994). Este tem sido o grande problema com todas as árvores obtidas até o momento, sejam elas baseadas em conjuntos de caracteres morfológicos ou moleculares. Mesmo as árvores mais “bonitas” e consistentes, obtidas de grandes matrizes e com o auxílio dos melhores softwares, não passam só por terem estes atributos da categoria de hipóteses para verdades. Assim, ao menos para insetos fitofágos, testes de troca de planta hospedeira podem dar um apoio à filogenia obtida, embora seja bom lembrar que apenas resultados positivos devam ser considerados, pois a não aceitação não é também uma “não comprovação”, uma vez que pode ser apenas resultado de extrema especialização em hospedeiras (como no caso das espécies de *Actinote*).

Este trabalho é um dos primeiros a usar este tipo de experimentação com relativo sucesso (mas veja Young, 1981; Motta, 1989 e Tyler *et al.*, 1994). Deste modo, têm-se mais uma boa razão (além das já discutidas na seção 5.1) para se acreditar que a aproximação obtida neste trabalho é bastante razoável e pode ser considerada como refletindo em parte as relações “reais” de parentesco.

5.4 - Uma proposta para classificação superior de Nymphalidae

Com base nos resultados obtidos no presente trabalho, uma proposta para classificação superior dos Nymphalidae está apresentada na Tabela 11. Nesta proposta, a família Nymphalidae é composta por 15 subfamílias. A ordem de apresentação das subfamílias segue a ordem filogenética proposta neste trabalho. Esta proposta leva em conta a independência de cada ramo da filogenia, seguindo em parte propostas já aceitas na literatura. Assim, como Calinagini e Satyrinae tem sido largamente aceitos como subfamílias independentes, Brassolinae e Biinae também ganharam status de subfamília. Do mesmo modo, Eurytelinae ganha de vez status de subfamília, assim como Limenitidinae e Cyrestidinae. Heliconiinae permanece como subfamília, mas o arranjo das tribos difere um pouco da proposta de Harvey (1991), uma vez que na presente proposta ambos Argynnini e Heliconiini possuem status de tribo, e o gênero *Pardopsis* foi considerado como parte da tribo Acraeini e não como pertencente a uma categoria a parte. Outras diferenças menores são relativas a posição de certos grupos (como Coloburini sendo tribo de Nymphalinae) e junção de grupos (como as tribos de Eurytelinae).

Tabela 11 - Sistemática dos subgrupos de Nymphalidae (subfamílias e tribos), baseado no presente trabalho e seguindo Miller (1968), Ackery & Vane-Wright (1984), Brown & Freitas (1994), Casagrande (1995) e Freitas *et al.* (1997), para tribos de Satyrinae, Danainae, Ithomiinae, Brassolinae e Eurytelinae respectivamente, e complementado pelos arranjos de subtribos de Harvey (1991). Em negrito estão os taxa com posições ou definições diferentes de Harvey (1991).

NYMPHALIDAE	IX. MORPHINAE	3. Parthenini*
I. LIBYTHEINAE	A. Amathusiini*	4. Euthaliini*
II. TELLERVINAE	B. Morphini	XIII. CYRESTIDINAE
III. DANAINAE	1. Antirrheiti	XIV. EURYTELINAE
A. Danaini	2. Morphiti	A. Biblidini
1. Amauriti*	X. BRASSOLINAE	B. Eurytelini
2. Danaiti	A. Brassolini	C. Dynaminini
B. Euploeini	B. Naropini	D. Epicaliini
1. Euploetiti*	XI. SATYRINAE	E. Catagrammini
2. Ituniti	A. Haeterini	XV. NYMPHALINAE
IV. ITHOMIINAE	B. Melanitini*	A. Nymphalini
A. Tithoreini	C. Elymniini	B. Coloburini
B. [tribo nova]	1. Lethiti	C. Kallimini
C. [tribo nova]	2. Zetheriti	D. Melitaeini
D. Melinaeini	3. Elymniiti*	1. Euphydryiti*
E. Mechanitini	4. Mycalesiti*	2. Melitaeti
F. [tribo nova]	D. Eritini	3. Phycioditi
G. Oleriini	E. Ragadini*	XVI. HELICONIINAE
H. Napeogenini	F. Satyrini	A. Acraeini
I. Ithomiini	1. Hypocystiti*	B. Cethosiini*
J. Dircennini	2. Ypthimiti*	C. Argynnini
K. [tribo nova]	3. Euptychiiti	D. Heliconiini
L. Godyridini	4. Coenonymphiti	1. Heliconiiti
V. APATURINAE	5. Manioliti*	2. Argynniti
VI. CHARAXINAE	6. Erebiiti*	3. Boloriiti*
A. Charaxini*	7. Diriti*	
B. Euxanthini*	8. Pronophiliti	
C. Pallini*	9. Satyriti	
D. Prothoini*	10. Melanargiti*	
E. Preponini	XII. LIMENITIDINAE	
F. Anaeini	1. Limenitidini	
VII. BIINAE	2. Neptini*	
VIII. CALINAGINAE*		

Ordem do mais primitivo para o mais avançado.

* - Grupos do velho mundo ou só de áreas temperadas.

6-BIBLIOGRAFIA

- Ackery, P. R. 1984. Systematic and faunistic studies on butterflies. pp. 9-21. In Vane-Wright, R. I. & P. R. Ackery (eds.), **The biology of butterflies**. Academic Press, London.
- * Ackery, P. R. 1987. The danaid genus *Tellervo* (Lepidoptera, Nymphalidae) - a cladistic approach. **Zool. J. Linn. Soc.**, **89**: 203-274.
- Ackery, P. R. 1988. Hostplants and classification: a review of nymphalid butterflies. **Biol. J. Linn. Soc.**, **33**: 95-203.
- Ackery, P. R. 1991. Hostplant utilization by African and Australian butterflies. **Biol. J. Linn. Soc.**, **44**: 335-351.
- Ackery, P. R. & R. I. Vane-Wright. 1984. **Milkweed butterflies: their cladistics and biology**. London: British Museum (Natural History), Entomology. 425 pp.
- Adams, E. N. 1972. Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. **Syst. Zool.**, **21**: 390-397.
- Aiello, A. 1984. *Adelpha* (Nymphalidae): deception on the wing. **Psyche**, **91**: 1-45.
- Aiello, A. 1991. *Adelpha ixia leucas*: Immature stages and position within *Adelpha* (Nymphalidae). **J. Lepid. Soc.**, **45**(3): 181-187.
- Amorin, D. S. 1997. **Elementos básicos de Sistemática Filogenética (2^oed.)**. Holos Editora/Sociedade Brasileira de Entomologia. Ribeirão Preto, SP.
- Anderberg, A. & A. Tehler. 1990. Consensus trees, a necessity in taxonomic practice. **Cladistics**, **6**: 399-402.

Armbruster, W. S. 1992. Phylogeny and the evolution of plant-animal interactions. **BioScience**, **42(1)**: 12-20.

Ashizawa, H. & Y. Muroya. 1967. Notes on the early stages of *Calinaga buddha formosana* Fruhstorfer. **Spec. Bull. Lep. Soc. Jap.**, **3**: 79-85.

Barret, M., M. J. Donoghue & E. Sober. 1991. Against consensus. **Syst. Zool.**, **40(4)**: 486-493.

Beebe, W., J. Crane & H. Fleming. 1960. A comparison of eggs, larvae and pupae in fourteen species of Heliconiine butterflies from Trinidad, W. I. **Zoologica**, **45**: 111-154.

Benson, W. W., K. S. Brown, Jr., & L. E. Gilbert. 1975. Coevolution of plants and herbivores: Passion flower butterflies. **Evolution**, **29**: 659-680.

Bowers, M. D. 1991. Iridoid Glycosids. pp. 297-325. In: G. A. Rosenthal. & M. R. Berenbaum (eds.), **Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites**. 2nd edition, Vol. 1, The Chemical Participants. Academic Press. Inc. San Diego, CA.

Brower, A. V. Z. 1994a. Phylogeny of *Heliconius* butterflies inferred from mitochondrial DNA sequences (Lepidoptera: Nymphalidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **3(2)**: 159-174.

Brower, A. V. Z. 1994b. The evolution of ecologically important characters in *Heliconius* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): a cladistic review. **Zool. J. Linn. Soc.**, **119**: 457-472.

Brower, A. V. Z. 1998. How not to use systematics to test adaptive hypotheses. **J. Chem. Ecol.**, **24(8)**: 1279-1284.

Brower, A. V. Z., & M. G. Egan. 1997. Cladistic analysis of *Heliconius* butterflies and relatives (Nymphalidae: Heliconiiti): a revised phylogenetic position for *Eueides* based on sequences from mtDNA and a nuclear gene. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **264**: 696-977.

Brower, L. P., M. A. Ivie, L. S. Fink, J. R. Watts & R. A. Moranz. 1992. Life history of *Anetia briarea* and its bearing on the evolutionary relationships of the Danainae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Trop. Lepid.*, **3(2)**: 64-73.

Brown, K. S., Jr. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. *Ann. Rev. Ent.*, **26**: 427-456.

Brown, K. S., Jr. 1985. Chemical ecology of dehydropyrrolizidine alkaloids in adult Ithomiinae. *Rev. Bras. Bio.*, **44(4)**: 435-460.

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

Brown, K. S. Jr. 1992. Borboletas da Serra do Japi: Diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal, pp. 142-187, 18 figs. In: Morellato, L. P. C. (Ed.), **História natural da Serra do Japi. Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas, Editora da Unicamp/Fapesp.

Brown, K. S., Jr. & A. V. L. Freitas. 1994. Juvenile stages of Ithomiinae: overview and systematics. *Trop. Lepid.*, **5**: 9-20.

Brown, K. S., Jr. J. R. Trigo, R. B. Francini, A. B. B. de Moraes & P. C. Motta. 1991. Aposematic insects on toxic host plants: coevolution, colonization, and chemical emancipation. pp. 375-402 in P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes & W. W. Benson (eds.), **Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. N. Y.: John Wiley & Sons, Inc.

Carpenter, J. M. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. **Cladistics**, **4**: 291-296.

Casagrande, M. M. 1995. Notas sistemáticas sobre Brassolinae. I. Tribos (Lepidoptera, Nymphalidae). **Rev. Bras. Zool.**, **12**(3): 671-699.

Chapman, T. A. 1893. On some neglected points in the structure of the pupae of heteroceran Lepidoptera and their probable value in classification, etc. **Trans. Ent. Soc. London**, **1893**: 97-119.

Chapman, T. A. 1895. Notes on butterfly pupae, with some remarks on the phylogeny of the Rhopalocera. **Ent. Record**, **6**: 101-107, 125-131.

Chase, M. W., D. E. Soltis, R. G. Olmstead, D. Morgan, D. H. Les, B. D. Mishler, M. R. Duvall, R. A. Price, H. G. Hills, Y-L. Qiu, K. A. Kron, J. H. Rettig, E. Conti, J. D. Palmer, J. R. Manhart, K. J. Systma, H. J. Michaelis, W. J. Kress, K. G. Karol, W. D. Clark, M. Hedrén, B. S. Gaut, R. K. Jansen, K-J. Kim, C. F. Wimpee, J. F. Smith, G. R. Furnier, S. H. Strauss, Q-Y. Xiang, G. M. Plunkett, P. S. Soltis, S. M. Swensen, S. E. Williams, P. A. Gadek, C. J. Quinn, L. E. Eguiarte, E. Golenberg, G. H. Learn Jr, S. W. Graham, S. C. H. Barret, S. Dayanandan & V. A. Albert. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. **Ann. Missouri Bot. Gard.**, **80**: 528-582.

Chase, M. W., D. W. Stevenson, P. Wilkin & P. J. Rudal. 1995. Monocot systematics. A combined analysis. pp. 685-730 in P. J. Rudal, P. J. Cribb, D. F. Cutler & C. J. Humphries (eds), **Monocotyledons: Systematics and Evolution**. Royal Botanical Gardens, Kew.

Clark, A. H. 1947. The interrelationships of the several groups within the butterfly superfamily Nymphaloidea. **Proc. Ent. Soc. Wash.**, **49** (6): 148-149.

Clark, A. H. 1949. Classification of butterflies with the allocation of the genera occurring in North America north of Mexico. **Proc. Biol. Soc. Wash.**, **61**: 77-81.

Comstock, J.A. & L. Vazquez G. 1961. Estudios de los ciclos biologicos en Lepidopteros Mexicanos. **An. Inst. Biol. Univ. Mex.**, **31**: 349-448.

Corbet, A. S. & H. M. Pendlebury. 1978. **The Butterflies of the Malay Peninsula** (3rd Edition, revised by J. N. Eliot). Kuala Lumpur: Malayan Nat. Soc. 595pp.

D'Almeida, R. F. 1922. **Mélanges Lépidoptérologiques. I. Etudes sur les Lépidoptères du Brésil.** Berlin: Friedländer & Sohn. viii + 226 pp.

D'Almeida, R. F. 1935a. Les *Actinote* de la partie orientale de l'Amérique du Sud. **Ann. Acad. Brasil. Sci.**, **7(1)**: 69-88, 89-112.

D'Almeida, R. F. 1935b. Nota suplementar ao nosso artigo sobre o gênero *Actinote* Hubn. **Rev. Ent.**, **5**: 486-488.

D'Almeida, R. F. 1936. Revisão das *Terias* americanas (Lepid.: Pieridae). Parte II. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, **31**: 189-247.

D'Almeida, R. F. 1938. Estudo sobre três gêneros da subfamília Ithomiinae (Lepid.: Rhop.). **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, **33**: 381-394.

D'Almeida, R. F. 1939. Revisão das espécies americanas da superfamília Danaoidea (Lep.: Rhopalocera), Parte I - Família Danaidae, Subfamília Danainae. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, **34**: 1-114.

D'Almeida, 1944. Estudos biológicos sobre alguns lepidópteros do Brasil. **Arq. Zool. Est. São Paulo**, **4**: 79-85.

de Jong, R., R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery. 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): problems and prospects. **Entomol. Scand.**, **27**(1): 65-102.

Dethier, V. G. 1941. Chemical factors determining the choice of foodplants by *Papilio* larvae. **Am. Nat.**, **75**: 61-73.

DeVries, P. J. 1986. Hostplant records and natural history notes on Costa Rican butterflies. **J. Res. Lepid.**, **24**: 290-333.

DeVries, P. J. 1987. **The butterflies of Costa Rica and their natural history**. Princeton University Press, Princeton, 327 pp.

DeVries, P. J., I. J. Kitching & R. I. Vane-Wright. 1985. The systematic position of *Antirrhea* and *Caerois*, with comments on the higher classification of the Nymphalidae (Lepidoptera). **Syst. Entomol.**, **10**: 11-32.

Diniz, I. R. & H. C. Moraes. 1997. Lepidopteran caterpillar fauna of cerrado host plants. **Biodiversity and Conservation**, **6**: 817-836.

Doyle, J. J. 1992. Gene trees and species trees: molecular systematics as a 1-character taxonomy. **Syst. Bot.**, **17**: 144-163.

Drummond III, B. A. 1986. **Coevolution of ithomiine butterflies and solanaceous plants**. pp. 307-327 in W. G. D'Arcy, Solanaceae, biology and systematics. Columbia Press, NY. pp 307-327.

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

Ehrlich, P. R. 1958a. The integumental anatomy of the monarch butterfly *Danaus plexippus* L. (Lepidoptera: Danaidae). **Kansas Univ. Sci. Bull.**, **38**: 1315-1349

Ehrlich, P. R. 1958b. The comparative morphology, phylogeny, and higher classification of butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). **Kansas Univ. Sci. Bull.**, **39**: 305-370.

Ehrlich, P. R. 1958c. A note on the systematic position of the butterfly genus *Calinaga* (Nymphalidae). **Lepidopterists' News**: pp. 173

Ehrlich, P. R. 1962. The head musculature of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). **Microentomology**, **25(1)**: 1-89.

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

Ehrlich, P. R. & P. H. Raven. 1965. Butterflies and plants: a study in coevolution. **Evolution**, **18**: 586-608.

Emsley, M. G. 1965. Speciation in *Heliconius* (Lep., Nymphalidae): Morphology and geographic distribution. **Zoologica**, **50 (14)**: 191-254.

Faith, D. P. & P. S. Cranston. 1991. Could a cladogram this short have arisen by chance alone? On permutation tests for cladistic structure. **Cladistics**, **7**: 1-28.

Farrel, B., & C. Mitter. 1990. Phylogenesis of insect/plant interactions: have *Phyllobrotica* leaf beetles (Chrysomelidae) and the Lamiales diversified in parallel. **Evolution**, **44(6)**: 1389-1403.

Farrel, B. D., C. Mitter & D. J. Futuyma. 1992. Diversification at the insect-plant interface. **BioScience**, **42(1)**: 34-42.

Farris, J. S. 1971. The hypothesis of nonspecificity and taxonomic congruence. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **2**: 277-302.

Farris, J. S. 1988. **Hennig 86 version 1.5 manual**. Software and MSDOS program.

Fleming, H. 1960. The first instar larvae of the Heliconiinae (Butterflies) of Trinidad, W. I. **Zoologica**, **45**: 91-110.

Fox, R. M. 1940. A generic review of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). **Trans. American Ent., Soc.** **66**: 161-207.

Fox, R. M. 1949. The evolution and systematics of the Ithomiidae (Lepidoptera). **University of Pittsburgh Bulletin**, **45**(8): 1-12.

Fox, R. M. 1956. A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part I. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, **111**(1): 1-76 + 9 plates.

Francini, R. B. 1989. **Biologia e ecologia de borboletas *Actinote* (Lepidoptera: Nymphalidae, Acraeinae) na transição subtropical do sudeste do Brasil**. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

Francini, R. B. 1992. **Ecologia de taxocenoses de *Actinote* (Lepidoptera: Nymphalidae) em Asteraceae (Angiosperma: Magnoliatae) no sudeste do Brasil: subsídios para conservação**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

Freitas, A. V. L. 1991. Variação morfológica, ciclo de vida e sistemática de *Tegosa claudina* (Eschscholtz) (Lepidoptera, Nymphalidae, Melitaeinae) no estado de São Paulo, Brasil. **Revta. bras. Ent.**, **35**: 301-306.

Freitas, A. V. L. 1993. Biology and population dynamics of *Placidula euryanassa* (Felder), a relict ithomiine butterfly (Lepidoptera: Ithomiinae). *J. Lepid. Soc.*, **47**: 87-105.

Freitas, A. V. L., & P. S. Oliveira. 1992. Biology and behavior of the neotropical butterfly *Eunica bechini* (Nymphalidae) with special reference to larval defence against ant predation. *J. Res. Lepid.*, **31**: 1-11.

Freitas, A. V. L., & P. S. Oliveira. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *J. Anim. Ecol.*, **65**: 205-210.

Freitas, A. V. L., K. S. Brown Jr. & L. D. Otero. 1997. Juvenile stages of *Cybdelis*, a key genus uniting the diverse branches of the Eurytelinae. *Trop. Lepid.*, **8**(1): 29-34.

Friedlander, T. 1986. The biology and morphology of the immature stages of *Asterocampa idyja argus* (Bates) (Lepidoptera: Nymphalidae). *J. Res. Lepid.*, **24**(3): 209-225.

Friedlander, T. 1988. Taxonomy, phylogeny, and biogeography of *Asterocampa*, Röber 1916 (Lepidoptera, Nymphalidae, Apaturinae). *J. Res. Lepid.*, **25**(4): 215-337.

Fukuda, H., K. Kubo, T. Kuzuya, A. Takahashi, B. Tanaka, M. Wakabayashi & T. Shirôzu. 1972. **Insects' Life in Japan**. Hoikusha publishing Co., Ltd.

Futuyma, D. J. 1991. Evolution of host specificity in herbivorous insects: genetic, ecological, and phylogenetic aspects. pp. 431-454 In P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes & W. W. Benson (eds.), **Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. N. Y.: John Wiley & Sons, Inc.

Garcia-Barros, E. 1989. Morfología larvaria de *Hipparchia (Psseudotergumia) fidia* (L., 1767) (Lepidoptera, Nymphalidae). *Nouv. Rev. Entomol.*, n.s., **6**: 71-83.

Hammond, P. C. & G. Poinar Jr. 1998. A larval brush-footed butterfly (Lepidoptera: Nymphalidae) in Dominican amber, with a summary of fossil Nymphalidae. **Entomol. Scand.**, **29**(3): 275-279.

Harvey, D. J. 1991. Higher classification of the Nymphalidae (Appendix B). in H. F. Nijhout, **The development and evolution of butterfly wing patterns**, Smithsonian Press. pp. 255-273.

Hennig, W., [transl. D. Davis and R. Zangerl], 1966. **Phylogenetic Systematics**. University of Illinois Press, Urbana.

Higgins, L. G. 1981. A revision of *Phyciodes* and related genera with a review of the classification of the Melitaeinae (Lepidoptera: Nymphalidae). **Bull. Br. Mus. Nat. Hist.**, **43**(3): 77-243.

Hinton, H. E. 1946. On the homology and nomenclature of the ceriae of Lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. **Trans. Roy. Ent. Soc. (London)**, **97**: 1-37.

Igarashi, S. 1984. The classification of the Papilionidae mainly based on the morphology of their immature stages. **Tyô to Ga**, **34**: 41-96.

Igarashi, S. & H. Fukada. 1997. **The life histories of Asian butterflies, vol 1**. Tokai University Press, Tokyo. xix + 549 pp., 317 pls., figs., maps.

Janzen, D. H. 1983. *Ehrblitchia odorata* Seem. (Turneraceae) as a larval host plant of *Eueides procula vulgiformis* (Nymphalidae: Heliconiini) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. **J. Lepid. Soc.**, **37**(1): 70-77.

Jenkins, D. 1990. Neotropical Nymphalidae VIII. Revision of *Eunica*. **Bull. Allyn Mus.**, **131**: 1-177.

Jordan, K. 1898. Contributions to the morphology of Lepidoptera. **Novit. Zool.**, **5**: 374-415.

Kluge, A. 1989. A concern for evidence and the phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). **Syst. Zool.**, **38**: 7-25.

Kristensen, N. P. 1976. Remarks on the family-level phylogeny of butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera). **Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch.**, **14**: 25-33.

Kitching, I. J. 1985. Early stages and the classification of the milkweed butterflies (Lepidoptera: Danainae). **Zool. J. Linn. Soc.**, **85**: 1-97.

Kowaya, S. 1989. **Studies of Chinese butterflies**, vol. 1.

Lee, J. Y.- & Y.- C. Chang. 1988. **The illustrations of butterflies in Taiwan**. Taipei: Taiwan Mus. pp. 72-73.

Lee, J. Y.- & Y.- C. Chang. 1989. **Illustrations of butterflies in Taiwan. Vol. 2**. Taipei: Taiwan Mus.

Lee, J. Y. & H.- Y. Wang. 1995. **The illustrations of butterflies on Kinmen and Matsu Islands**. Taipei: Taiwan Mus. pp. 145-147.

Maddison, W. P., M. J. Donoghue & D. R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. **Syst. Zool.**, **33**: 83-103.

Marques, A. C. & M. C. C. De Pinna. Book review of Ramos T. C., "Tree Gardener, version 2.2" **Cladistics**, In press.

Martin, J. A. & D. P. Pashley. 1992. Molecular systematic analysis of butterfly family and some subfamily relationships (Lepidoptera: Papilioidea). **Ann. Entomol. Soc. Am.**, **85**(2): 127-135.

Maza, R. E. de la & R. Turrent D. 1985. Mexican Lepidoptera. Eurytelinae I. **Publicaciones especiales. Sociedad mexicana de Lepidopterología**, **4**: [vi] + 44 pp., 19 pls., 4 figs., 43 mapas.

Mickevich, M. F. 1978. Taxonomic congruence. **Syst. Zool.**, **27**: 143-158.

Miller, L. D. 1968. The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). **Mem. Am. Entomol. Soc.**, **24**: [6] + iii + 174 pp., 327 figs., 7 tabs.

Miller, J. S. 1987. Phylogenetic studies in the Papilioninae (Lepidoptera: Papilionidae). **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, **186**: 365-512.

Miller, J. S. 1992. Host-plant associations among prominent moths. **BioScience**, **42**(1): 50-57.

Miyamoto, M. M. 1985. Consensus cladograms and general classifications. **Cladistics**, **1**: 186-189.

Morrell, R. 1954. Notes on the larval habits of a group of Nymphalid butterflies. **Malay. Nat. J.**, **8**: 157-164.

Mosher, E. 1916. Lepidopterous pupae. A classification of the Lepidoptera based on characters of the pupa. **Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist.**, **12**: 17-159.

Moss, A. M. 1920. The Papilios of Pará. **Novit. Zool. (Tring)**, **26**: 295-319.

Moss, A. M. 1949. Biological notes on some Hesperiidae of Para and the Amazon. *Acta Zool. Lilloana (Tucuman)*, **7**: 27-79.

Motta, P. C. 1989. Análise filogenética de Ithomiinae (Lep.: Nymphalidae) com base nos ovos: Relação com plantas hospedeiras. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP.

Motta, P. C. 1997. Estudos macro e microevolutivos nas borboletas Ithomiinae (Nymphalidae). Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP.

Müller, W. 1886. Sudamerikanische Nymphalidenraupen: Versuch eines natürlichen Systems der Nymphaliden. *Zool. Jahrb.*, (Jena), **1**: 417-678.

Muyshondt, A. 1973a. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. I. *Prepona omphale octavia* (Nymphalidae). *J. Lepid. Soc.*, **27(3)**: 210-219.

Muyshondt, A. 1973b. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. I.A. *Catonephele numilia esite* (Nymphalidae, Catonephelinæ). *J. N. Y. Entomol. Soc.*, **81(3)**: 164-174.

Muyshondt, A. 1973c. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. II. *Anaea (Zaretis) itys* (Nymphalidae). *J. Lepid. Soc.*, **27(4)**: 294-302.

Muyshondt, A. 1974a. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. II.A.- *Epiphile adrasta adrasta* (Nymphalidae – Catonephelinæ). *J. N. Y. Entomol. Soc.*, **81(4)**: 214-223.

Muyshondt, A. 1974b. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. III.A.- *Temenis laothoe liberia* Fabricius (Nymphalidae – Catonephelinæ). *J. N. Y. Entomol. Soc.*, **81(4)**: 224-233.

Muyshondt, A. 1974c. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador.
IV.A.- *Pseudonica flavilla canthara* (Nymphalidae – Catonephelinae). **J. N. Y. Entomol. Soc.**, **81(4)**: 234-242.

Muyshondt, A. 1974d. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador.
III.- *Anaea (Consul) fabius* (Nymphalidae). **J. Lepid. Soc.**, **28(2)**: 81-89.

Muyshondt, A. 1974e. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador.
V.A.- *Pyrrhogryra hypsenor* (Nymphalidae – Catonephelinae). **J. N. Y. Entomol. Soc.**, **82(3)**: 163-172.

Muyshondt, A. 1974f. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador.
IV. *Anaea (Memphis) eurypile confusa* (Nymphalidae). **J. Lepid. Soc.**, **28(4)**: 306-314.

Muyshondt, A. 1975a. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador.
V. *Anaea (Memphis) morvus boisduvali* (Nymphalidae). **J. Lepid. Soc.**, **29(1)**: 32-39.

Muyshondt, A. 1975b. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador.
VI.A. *Diaethria astala* Guérin (Nymphalidae - Callicorinae). **J. N. Y. Entomol. Soc.**, **83(1)**: 10-18.

Muyshondt, A. 1975c. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador.
VI. *Anaea (Memphis) pithyusa* (Nymphalidae). **J. Lepid. Soc.**, **29(3)**: 168-176.

Muyshondt, A. 1976a. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador.
VII. *Archaeoprepona demophon centralis* (Nymphalidae). **J. Lepid. Soc.**, **30(1)**: 23-32.

Muyshondt, A. 1976b. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador.
VIII. *Archaeoprepona antimache gulina*, *Siderone marthesia*, *Zaretis callidryas* and *Consul electra* (Nymphalidae). **J. Lepid. Soc.**, **30(3)**: 159-168.

Muyshondt, A. & A. Muyshondt Jr. 1975a. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. I.B. - *Hamadryas februa* (Nymphalidae-Hamadryadinae). **J. N. Y. Entomol. Soc.**, 83(3): 157-169.

Muyshondt, A. & A. Muyshondt Jr. 1975b. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. II.B. - *Hamadryas guatemalena* Bates (Nymphalidae-Hamadryadinae). **J. N. Y. Entomol. Soc.**, 83(3): 170-180.

Muyshondt, A. & A. Muyshondt Jr. 1975c. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. III.B. - *Hamadryas amphinome* L. (Nymphalidae-Hamadryadinae). **J. N. Y. Entomol. Soc.**, 83(3): 181-191.

Muyshondt, A., A. Muyshondt, Jr., & P. Muyshondt. 1976. Notas sobre a biología de lepidópteros de El Salvador. I. **Revta. Soc. Mex. Lepid.**, 2: 77-90.

Muyshondt, A. Jr. & A. Muyshondt. 1976. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. I.C. - *Colobura dirce* L. (Nymphalidae - Coloburini). **J. N. Y. Entomol. Soc.**, 84(1): 23-33.

Muyshondt, A. Jr. & A. Muyshondt. 1978. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. II.C. - *Smyrna blomfildia* and *S. karwinskii* (Nymphalidae - Coloburini). **J. Lepid. Soc.**, 32(3): 160-174.

Muyshondt, A. Jr. & A. Muyshondt. 1979. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. III.C. - *Historis odius* and *Coea acheronta* (Nymphalidae - Coloburini). **J. Lepid. Soc.**, 33(2): 112-123.

Nakanishi, A. 1988. Study on the first instar larvae of the Subfamily Nymphalinae (Lepidoptera, Nymphalidae). **Spec. Bull. Lep. Soc. Jap.**, 6: 83-99.

Nandi, O. I., M. W. Chase & P. K. Endress. 1998. A combined cladistic analysis of Angiosperms using *rbcL* and non-molecular data sets. **Ann. Missouri Bot. Gard.**, **85**: 137-212.

Nelson, G. J. 1979. Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions with a historical note on Adanson's Families des Plantes (1763-1764). **Syst. Zool.**, **28**: 1-21.

Nixon, K. C. & J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. **Cladistics**, **9**: 413-426.

Nixon, K. C. & J. M. Carpenter. 1996. On simultaneous analysis. **Cladistics**, **12**: 221-241.

Oliveira, P. S. & A. V. L. Freitas. 1991. Hostplant record for *Eunica bechina magnipunctata* (Nymphalidae) and observations on oviposition sites and immature biology. **J. Res. Lepid.**, **30**: 140-141.

Orellana B., A. M. 1997. Biology of the butterfly *Marpesia zerynthia* Hübner 1823 (Lepidoptera: Nymphalidae) in andean Venezuela. **Zoocriaderos**, **2(1)**: 21-28.

Otero, L. D. 1990. Estudio de algunos caracteres para su uso en la clasificación de Eurytelinae (Lepidoptera: Nymphalidae). **Bol. Entomol. Venez.**, **5**: 123-138.

Otero, L. D. & A. Aiello. 1996. Descriptions of the immature stages of *Adelpha alala* (Nymphalidae). **J. Lepid. Soc.**, **50(4)**: 329-336.

Otero, L. S. & L. C. Marigo. 1990. **Butterflies. Beauty and behavior of Brazilian species.** Rio de Janeiro, Marigo Comunicação Visual. 128pp.

Packard, A. S. 1895. Attempt at a new classification of the Lepidoptera. Monograph of the bombycine moths of America north of Mexico, part I. **Mem. Nat. Acad. Sci.**, **7**: 56-83.

Parsons, M. 1984. Life histories of *Taenaris* (Nymphalidae) from Papua New Guinea. **J. Lepid. Soc.**, **38**(2): 69-84.

Pelz, V. 1997. Life history of *Pedalioides parepa* from Ecuador (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). **Trop. Lepid.**, **8**(1): 41-45.

Pierre, J. 1986. Morphologie comparée de l'appareil génital femelle des Acraeinae (Lepidoptera, Nymphalidae). **Annls. Soc. Ent. Fr. (N.S.)**, **22**(1): 53-65.

Pliske, T. E. 1974. Attraction of Lepidoptera to plants containing pyrrolizidine alkaloids. **Environ. Entomol.**, **4**(3): 455-473.

Pritchard, P. C. H. 1994. Cladism: the great delusion. **Herpetol. Rev.**, **25**(3): 103-110.

Scoble, M. J. 1986. The structure and affinities of the Hedyloidea: a new concept of the butterflies. **Bull. Br. Mus. Nat. Hist.**, **53**(5): 251-286.

Scott, J. A. 1985. The phylogeny of butterflies (Papilioidea and Hesperioidea). **J. Res. Lepid.**, **23**(4): 241-281.

Shirôzu, T. & A. Hara. 1974. **Early stages of Japanese butterflies in colour. Vol. I.** Hoikusha Publishing Co. Ed. Osaka, Japan, 142 pp.

Singer, M. C., P. R. Ehrlich, and L. E. Gilbert. 1971. Butterfly feeding on Lycopsid. **Science**, **172**: 1341-1342.

Singer, M. C., P. J. DeVries and P. R. Ehrlich. 1983. The *Cissia confusa* species-group in Costa Rica and Trinidad (Lepidoptera: Satyrinae). **Zool. J. Linn. Soc.**, **79**: 101-119.

- Sourakov, A. 1996. Notes on the genus *Calisto*, with descriptions of the immature stages (Part I) (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). **Trop. Lepid.**, **7**: 91-112.
- Sourakov, A. 1997. Do "facets" and size variation in larval stemmata of satyrines indicate better vision?. **News of the Lepidopterist's Society**, **39**: 10-11.
- Sourakov, A., & T. C. Emmel. 1995. Early stages of *Calisto grannus* Bates on Hispaniola (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). **Trop. Lepid.**, **6(1)**: 27-30.
- Sourakov, A., & T. C. Emmel. 1997a. *Bicyclus* and *Hallelesis*: Their immature stages and taxonomic relationships (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). **Trop. Lepid.**, **8(Suppl)**: 14-22.
- Sourakov, A., & T. C. Emmel. 1997b. *Ypthima* and *Ypthimomorpha*: Their immature stages and taxonomic relationships (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). **Trop. Lepid.**, **8 (Suppl)**: 23-28.
- Spencer, K. C. 1988. Chemical mediation of coevolution in the *Passiflora-Heliconius* interaction, pp. 167-240, *In*: Spencer, K. V. (ed), **Chemical mediation of coevolution**. Academic Press, Inc.
- Stekolnikov, A. A. 1967. Phylogenetic relationships within the Rhopalocera on the basis of the functional morphology of the genital apparatus. **Entom. Review**, **46**: 1-11.
- Stevens, P. F. 1980. Evolutionary polarity of character states. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **11**: 333-358.
- Strong, D. R., J. H. Lawton & R. Southwood. 1984. **Insects on plants: Community patterns and mechanisms**. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Teshirogi, M. 1996. An illustrated book of the Japanese Nymphalidae. Tokyo, Tokai University Press, xi + 108pp. 80 pls.

Thomas, C. D., D. Ng, M. C. Singer, J. L. B. Mallet, C. Parmesan & H. L. Billington. 1987. Incorporation of a european weed into the diet of a North American herbivore. **Evolution**, **41**: 892-901.

Thompson, J. N. 1994. The coevolutionary process. The University of Chicago Press, Chicago, 376 pp.

Trigo, J. R., & P. C. Motta. 1990. Evolutionary implications of pyrrolizidine alkaloid assimilation by danaine and ithomiine larvae (Lepidoptera: Nymphalidae). **Experientia**, **46**: 332-334.

Trigo, J. R., L. E. S. Barata & K. S. Brown Jr. 1994. Stereochemical inversion of pyrrolizidine alkaloids by *Mechanitis polymnia* (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae): especifity and evolutionary significance. **J. Chem. Ecol.**, **20**(1): 2883-2899.

Tyler, H. A., K. S. Brown, Jr. & K. H. Wilson. 1994. **Swallowtail Butterflies of the Americas: A study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics and conservation.** Gainesville: Scientific Publ. 376 pp.

Vane Wright, R. I., S. Schulz & M. Boppré. 1992. The cladistics of *Amauris* butterflies: congruence, consensus and total evidence. **Cladistics**, **8**: 125-138.

Van Son, D. 1963. *Acraea* species of South Africa. **Transv. Mus. Mem.**, suppl. n° 14.

Van Son, D. 1979. **The butterflies of Southern Africa. Part IV. Nymphalidae: Nymphalinae.** Transvaal Museum, Pretoria, 286pp.

- Vogel, R. 1912. Ueber die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel. *Zeitschr. f. Wiss. Sool.*, **100**: 210-244.
- Watrous, L. E., & Q. D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.*, **30**: 1-11.
- Weller, S. J., D. P. Pashley & J. A. Martin. 1996. Reassessment of butterfly family relationships using independent genes and morphology. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **89**(2): 184-192.
- Wolfe, K. V. 1996. Notes on the early stages of *Zethera musides* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Trop. Lepid.*, **7**(2): 147-150.
- Young, A. M. 1973a. On the life cycle and natural history of *Hymenitis nero* (Lepidoptera: Ithomiinae) in Costa Rica. *Psyche*, **79**: 284-294.
- Young, A. M. 1973b. Notes on the biology of *Phyciodes (Eresia) eutropia* (Lepidoptera: Nymphalidae) in a Costa Rican mountain. *J. N. Y. Entomol. Soc.*, **81**(2): 87-100.
- Young, A. M. 1973c. The life cicle of *Dircenna relata* (Ithomiidae) in Costa Rica. *J. Lepid. Soc.*, **27**(4): 258-267.
- Young, A. M. 1973d. Notes on the biology of the butterfly *Heliconius cydno* (Lepidoptera: Heliconiini) in Costa Rica. *Wassman J. Biol.*, **31**(2): 337-350.
- Young, A. M. 1974a. Notes on the biology of *Pteronymia notilla* (Ithomiidae) in a Costa Rican mountain forest. *J. Lepid. Soc.*, **28**: 257-268.
- Young, A. M. 1974b. On the biology of *Hamadryas februa* (Lepidoptera: Nymphalidae) in Guanacaste, Costa Rica. *Z. angew. Entomol.*, **76**(4): 380-393.

Young, A. M. 1974c. A natural historical account of *Oleria zelica pagasa* (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae) in a Costa Rican mountain rain forest. **Stud. Neotrop. Fauna**, **9**: 123-140.

Young, A. M. 1975a. Notes on the natural history of a rare *Adelpha* butterfly (Lepidoptera: Nymphalidae) in Costa Rican high country. **J. N. Y. Entomol. Soc.**, **82(4)**: 235-244.

Young, A. M. 1975b. Observations of the life cycle of *Heliconius hecale zuleika* (Hewitson) in Costa Rica (Lepidoptera: Nymphalidae). **Pan-Pac. Entomol.**, **51(1)**: 76-85.

Young, A. M. 1975c. On the biology of *Godyris zavaleta caesiopicta* (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). **Entomol. News**, **85**: 227-238.

Young, A. M. 1976. Notes on the life cycle of the butterfly *Hypanartia kefersteini* (Nymphalidae; Nymphalinae; Nymphalini) in Costa Rica. **Brenesia**, **9**: 61-69.

Young, A. M. 1977a. Studies on the biology of *Heliconius charitonius* L. in Costa Rica. **Pan-Pac. Entomol.**, **52(4)**: 291-303.

Young, A. M. 1977b. Notes in the biology of *Hypotheiris euclea* in Costa Rica. **Pan-Pac. Entomol.**, **53(2)**: 104-113.

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

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

Young, A. M. 1981. On the evolutionary distance between asclepiadaceous-feeding Danaida [sic] and apocynaceous-feeding Ithomiids. **J. Res. Lepid.**, **18(4)**: 251-254.

Young, A. M. 1984. Natural history notes for *Taygetis andromeda* (Cramer) (Satyridae) in eastern Costa Rica. **J. Lepid. Soc.**, **38**: 102-113.

Young, A. M. 1986. Natural history notes on *Brassolis isthmia* Bates (Lepidoptera: Nymphalidae: Brassolinae) in northeastern Costa Rica. **J. Res. Lepid.**, **24(4)**: 385-392.

Young, A. M. & A. Muyshondt. 1975. Studies on natural history notes in the family cluster Satyridae-Brassolidae-Morphidae (Lepidoptera: Nymphaloidea) III. *Opsiphanes tamarindi* and *Opsiphanes cassina* in Costa Rica and El Salvador. **Stud. Neotrop. Fauna**, **10(1)**: 19-55.

Apêndice 1 – Categorias de números de indivíduos (A=1-5, B=6-10, C=>10) de cada estágio examinados por espécie. Em negrito estão estágios em que apenas desenhos ou fotos foram vistos.

Espécie	estágio	O	I ²	L	P
Libytheinae					
<i>Libytheana carinenta</i> (Cramer, 1777)*	C	A	B	A	
<i>Libytheana bachmanii</i> Kirtland, 1852	A	A	A	A	
<i>Libythea celis formosana</i> Fruhstorfer, 1908	-	-	A	A	
Tellervinae/Danainae/Ithomiinae					
<i>Tellervo zoilus</i> (Fabricius, 1775)*	A	A	A	A	
<i>Danaus plexippus erippus</i> (Cramer, 1775)*	C	C	C	B	
<i>Danaus plexippus megalipe</i> (Hübner, 1826)	A	A	A	A	
<i>Danaus gilippus gilippus</i> (Cramer, 1775)	B	B	B	A	
<i>Lycorea cleobaea halia</i> (Hübner, 1823)*	C	C	C	C	
<i>Lycorea cleobaea pales</i> Felder & Felder, 1862	A	A	A	A	
<i>Ituna ilione ilione</i> (Cramer, 1775)	A	-	A	A	
<i>Anetia briarea</i> (Godart, 1819)*	A	A	A	A	
<i>Amauris ochlea</i> (Boisduval, 1847)*	A	A	A	A	
<i>Tithorea harmonia</i> (Cramer, 1777)*	C	C	C	C	
<i>Aeria olena olena</i> Weymer, 1875	C	C	C	C	
<i>Melinaea ludovica</i> (Cramer, 1780)*	C	C	C	C	
<i>Melinaea ethra</i> (Godart, 1819)	A	-	A	A	
<i>Melinaea menophilus</i> (Hewitson, 1855)	-	-	A	A	
<i>Paititia neglecta</i> Lamas, 1979	A	A	-	-	
<i>Methona themisto</i> (Hübner, 1818)*	C	C	C	C	
<i>Methona confusa psamathe</i> (Godman & Salvin, 1898)	B	B	-	-	
<i>Placidula euryanassa</i> (Felder & Felder, 1860)	C	C	C	C	
<i>Thyridia psidii cetooides</i> (Rosenberg & Talbot, 1914)	C	C	C	C	
<i>Scada karschiana karschiana</i> (Herbst, 1792)	B	B	A	A	
<i>Sais rosalia</i> (Cramer, 1779)	A	A	-	-	
<i>Forbestra olivencia aeneola</i> Fox, 1967	A	A	-	-	
<i>Mechanitis lysimnia</i> (Fabricius, 1793)*	C	C	C	C	
<i>Mechanitis polymnia</i> (Linnaeus, 1758)	C	C	C	C	
<i>Callithomia lenea</i> (Cramer, 1782)	B	B	B	B	
<i>Epityches eupompe</i> (Geyer, 1832)	C	C	C	C	
<i>Hypothyris ninonia daeta</i> (Boisduval, 1836)*	C	C	C	C	
<i>Hypothyris euclea laphria</i> (Boisduval, 1836)	C	C	C	C	
<i>Oleria aquata</i> (Weymer, 1875)	C	C	C	C	
<i>Ithomia drymo</i> Hübner, 1816*	C	C	C	C	
<i>Ithomia lichyi lichyi</i> D'Almeida, 1939	B	B	B	B	
<i>Ithomia a. agnoscia</i> Hewitson, 1852	B	B	B	B	
<i>Dircenna dero celtina</i> (Burmeister, 1878)*	C	C	C	C	
<i>Hyalenna pascua</i> (Schaus, 1902)	A	A	A	A	
<i>Ceratinia neso</i> (Cramer, 1782)	C	B	A	-	
<i>Ceratinia tutia</i> (Hewitson, 1852)	A	A	A	A	
<i>Prittwitchia hymenaea</i> (Prittwitch, 1865)	B	B	B	B	
<i>Pteronymia carlia carlia</i> Schaus, 1902	C	C	C	C	
<i>Pteronymia euritea</i> (Cramer, 1780)	C	C	C	C	
<i>Episcada clausina</i> (Hewitson, 1876)	C	C	C	C	
<i>Episcada philoclea</i> (Hewitson, 1854)	B	B	B	B	
<i>Hypoleria adasa</i> (Hewitson, 1854)	C	C	B	B	
<i>Pseudoscada genetyllis</i> D'Almeida, 1922	A	A	-	-	
<i>Pseudoscada quadrifaciata</i> ssp. nov.	B	B	B	B	

Espécie	estágio	O	Iº	L	P
<i>Pseudoscada erruca</i> (Hewitson, 1855)	C	C	C	C	C
<i>Heterosais edessa</i> Hewitson, 1854*	C	C	C	C	C
Apaturinae/Charaxinae					
<i>Doxocopa agathina vacuna</i> (Godart, 1824)*	B	B	B	B	B
<i>Doxocopa laurentia</i> (Godart, 1824)	C	C	C	C	C
<i>Doxocopa kallina</i> (Staudinger, 1888)	-	-	B	B	B
<i>Asterocampa celtis</i> (Boisduval & Le Conte, 1835)*	A	A	A	A	A
<i>Asterocampa argus</i> (Bates, 1864)	A	A	A	A	A
<i>Charaxes varanes</i> Cramer, 1764*	A	A	A	A	A
<i>Prepona chalciope</i> (Hübner, 1825)*	C	C	C	C	C
<i>Prepona demophon</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	B	B	B
<i>Zaretis itys strigosus</i> (Gmelin, 1788)*	C	C	C	C	C
<i>Siderone marthesia</i> Cramer, 1777*	A	A	A	A	A
<i>Hypna clytemnestra huebneri</i> Butler, 1866*	A	A	B	B	B
<i>Consul fabius drurii</i> (Butler, 1873)*	B	B	B	B	B
<i>Memphis ryphea phidile</i> (Geyer, 1834)*	C	C	C	C	C
<i>Memphis morvus stheno</i> (Prittitz, 1865)	B	B	B	B	B
<i>Memphis apias</i> (Hübner, 1825)	B	B	B	B	B
<i>Memphis otrere</i> (Hübner, 1825)	B	B	B	B	B
Satyrinae/Morphinae/Brassolinae					
<i>Calinaga buddha formosana</i> Fruhstorfer, 1908*	A	A	A	A	A
<i>Bia actorion</i> Linnaeus, 1763*	A	A	A	-	-
<i>Taenaris onolaus</i> Kirsch, 1944*	A	A	A	A	A
<i>Antirrhoea archaea</i> Hübner, 1822*	B	B	A	A	A
<i>Caerois chorinaeus</i> Fabricius, 1775*	A	A	A	A	A
<i>Morpho achilles achillaena</i> (Hübner, 1819)*	C	A	A	A	A
<i>Morpho catenaria</i> Perry, 1811	-	-	B	B	B
<i>Morpho aega</i> Hübner, 1819	A	A	A	A	A
<i>Brassolis astyra</i> (= <i>sophorae</i>) (Linnaeus, 1758)*	C	C	C	C	A
<i>Dynastor napoleon</i> Doubleday, 1849*	A	A	A	A	A
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hubner, 1818)*	B	B	B	B	B
<i>Dasyophtalma creusa</i> (Hübner, 1812)*	A	A	A	A	A
<i>Catoblepia amphirhoe</i> (Hübner, 1822)	-	-	A	A	A
<i>Eryphanis reevesi</i> Doubleday, 1849*	A	A	A	A	A
<i>Caligo eurilochus brasiliensis</i> Felder, 1862	-	-	C	C	C
<i>Caligo beltrao</i> (Illiger, 1801)*	C	C	C	C	C
<i>Haetera diaphana</i> Lucas, 1857*	A	A	A	A	A
<i>Pierella lamia</i> (Sulzer, 1776)*	A	A	A	A	A
<i>Melanitis leda</i> (Linnaeus, 1758)*	A	A	A	A	A
<i>Penthema formosana</i> (Rothschild, 1898)*	A	A	A	A	A
<i>Eteona tisiphone</i> (Boisduval, 1836)*	C	C	A	A	A
<i>Parapedalioides parepa</i> (Hewitson, 1861)*	B	B	B	B	B
<i>Muscopedalioides amussis</i> (Thieme, 1905)	C	C	C	C	A
<i>Harjesia blanda</i> (Möschler, 1876)	A	A	-	-	-
<i>Taygetis laches</i> (Fabricius, 1793)*	B	B	B	B	B
<i>Capronnieria abretia</i> (Capronnier, 1874)	B	B	B	B	B
<i>Hermeuptychia hermes</i> (Fabricius, 1775)	C	C	C	C	C
<i>Cepheuptychia cephus</i> (Fabricius, 1775)	A	A	A	A	A
<i>Paryphthimoides phronius</i> (Godart, 1823)*	C	C	C	C	C
<i>Paryphthimoides poltys</i> (Prittitz, 1865)	B	B	B	B	B
<i>Carminda paeon</i> (Godart, 1823)	C	C	C	C	C
<i>Yphthimoides castrensis</i> (Schaus, 1902)	A	A	-	-	-
<i>Yphthimoides erigone</i> (Butler, 1865)	C	C	C	C	C
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i> (Fabricius, 1776)*	C	C	C	C	C
<i>Godartiana muscosa</i> (Butler, 1870)*	C	C	C	C	C

Especie	estágio	O	I ^o	L	P
Cyrestidinae/Limenitidinae					
<i>Cyrestis thyodamas</i> Boisduval, 1846*	A	A	A	A	A
<i>Marpesia petreus</i> (Cramer, 1778)*	A	A	A	A	A
<i>Neptis laeta</i> Overlaet, 1955*	A	A	A	A	A
<i>Hamanumida daedalus</i> Fabricius, 1775*	A	A	A	A	A
<i>Adelpha syma</i> (Godart, 1823)*	C	C	C	C	C
<i>Adelpha isis</i> (Drury, 1782)	B	B	B	B	B
<i>Adelpha delphicola</i> (Fruhstorfer, 1910)	A	-	A	A	A
<i>Adelpha iphiclus ephesa</i> (Ménétries, 1857)	B	B	B	B	B
<i>Adelpha serpa</i> (Boisduval, 1836)	C	C	C	C	C
<i>Adelpha cocala riola</i> (Fruhstorfer, 1915)	A	A	A	A	A
<i>Adelpha fugela</i> Fruhstorfer, 1914	A	A	A	A	A
Coloburini					
<i>Historis odius</i> (Fabricius, 1775)*	A	-	A	A	A
<i>Smyrna blomfildia</i> (Fabricius, 1781)*	C	C	C	C	C
<i>Colobura dirce</i> (Linnaeus, 1758)*	C	C	C	C	C
Eurytelinae (Biblidini)					
<i>Biblis hyperia</i> (Cramer, 1779)*	C	C	C	C	C
<i>Biblia ilithyia</i> Drury, 1773	A	A	A	A	A
<i>Vila azeca</i> Doubleday, 1848	A	-	-	-	-
<i>Eurytela dryope angulata</i> Aurivillius, 1898*	A	A	A	A	A
<i>Neptidopsis fulgorata</i> (Boisduval, 1833)	-	-	A	A	A
<i>Mestra hypermestra</i> Staudinger, 1888*	A	A	A	A	A
<i>Dynamine mylitta mylitta</i> (Cramer, 1782)*	C	C	C	C	C
<i>Dynamine tithia</i> (Hübner, 1823)	B	B	B	B	B
<i>Dynamine artemisia</i> (Fabricius, 1793)	B	B	B	B	B
<i>Dynamine agacles</i> Dalman, 1823	B	B	B	B	B
<i>Dynamine anubis</i> Hewitson, 1861	A	A	A	A	A
<i>Cybdelis phaesyla</i> Hübner, 1827*	C	C	C	C	C
<i>Sea sophronia</i> (Godart, 1824)	A	A	A	A	A
<i>Sallya natalensis</i> Boisduval, 1847	A	A	A	A	A
<i>Eunica bechina</i> (Hewitson, 1852)*	C	C	C	C	C
<i>Eunica monima</i> (Cramer, 1782)	-	-	A	-	-
<i>Eunica tatila</i> (Herrich-Schäffer, 1855)	-	-	A	-	-
<i>Eunica</i> sp.	A	A	A	-	-
<i>Eunica maja maja</i> (Fabricius, 1775)	B	B	B	B	B
<i>Eunica volumna volumna</i> (Godart, 1824)	-	-	A	A	A
<i>Myscelia orsis</i> (Drury, 1782)*	C	C	C	C	C
<i>Myscelia capena octomaculata</i> (Butler, 1873)	B	B	B	-	-
<i>Catonephele numilia penthia</i> (Hewitson, 1852)*	B	B	B	B	B
<i>Catonephele acontius caeruleus</i> Jenkins, 1985	B	B	B	B	B
<i>Ectima thecla thecla</i> (Fabricius, 1769)*	B	B	B	B	B
<i>Panacea prola</i> (Fabricius, 1796)	-	-	A	-	-
<i>Hamadryas epinome</i> (Felder & Felder, 1867)*	B	B	B	B	B
<i>Hamadryas a. amphinome</i> (Linnaeus, 1767)	C	C	C	C	C
<i>Hamadryas feronia feronia</i> (Linnaeus, 1758)	A	A	A	A	A
<i>Hamadryas fornax fornax</i> (Hübner, 1823)	C	C	C	C	C
<i>Hamadryas arete</i> (Doubleday, 1847)	B	B	B	B	B
<i>Pyrrhogrya ophni</i> Butler, 1870*	A	A	A	A	A
<i>Pyrrhogrya crameri</i> Aurivillius, 1882	B	B	B	B	B
<i>Temenis laothoe meridionalis</i> Ebert, 1961*	B	B	B	B	B
<i>Nica flavilla</i> (Hübner, 1826)*	B	B	C	B	B
<i>Epiphile orea orea</i> Hübner, 1823*	A	A	A	A	A
<i>Haematera pyrame</i> (Fabricius, 1781)	C	C	C	C	C
<i>Diaeathria clymena meridionalis</i> Bates, 1864*	C	C	C	C	C

Espécie	estágio	O	1º	L	P
<i>Callicore hydaspes</i> (Drury, 1782)*	C	C	C	C	
<i>Callicore sorana sorana</i> (Godart, 1823)*	A	A	A	A	
Nymphalini/Melitaeini/Kallimini					
<i>Vanessa myrinna</i> (Doubleday, 1849)*	B	B	B	B	B
<i>Hypanartia lethe</i> (Fabricius, 1793)*	C	C	C	C	
<i>Hypanartia bella</i> (abricius, 1793)	B	B	B	B	B
<i>Anartia amathea roeselia</i> (Eschscholtz, 1821)*	C	C	C	C	
<i>Siproeta stelenes meridionalis</i> (Fruhstorfer, 1909)*	B	B	B	B	
<i>Siproeta trayja</i> (Hübner, 1823)	B	B	B	B	
<i>Junonia evarete</i> (Cramer, 1779)*	A	A	A	A	
<i>Chlosyne lacinia</i> Doubleday, 1847*	C	C	C	C	
<i>Tegosa claudina</i> (Eschscholtz, 1821)*	C	C	C	C	
<i>Ortilia ithra</i> (Kirby, 1871)	C	C	C	C	
<i>Eresia lansdorfi</i> (Godart, 1819)*	C	C	C	C	
<i>Anameca ehrenbergii</i> (Geyer, 1833)	-	-	C	C	
Heliconiinae					
<i>Phalanta phalanta</i> (Drury, 1773)*	A	A	A	A	A
<i>Argynnis paphia</i> (Linnaeus, 1758)*	A	A	A	A	A
<i>Euptoieta hegesia</i> (Cramer, 1779)*	C	C	C	C	C
<i>Pardopsis punctatissima</i> Boisduval, 1833*	A	A	A	A	A
<i>Bematistes aganice</i> Hewitson, 1852*	A	A	A	A	A
<i>Acraea encedon</i> Linnaeus, 1758*	A	A	A	A	A
<i>Actinote pellenea pellenea</i> Hübner, 1821*	C	C	C	C	C
<i>Actinote parapheles</i> Jordan, 1913	C	C	C	C	C
<i>Actinote mamita</i> (Burmeister, 1861)	C	C	C	C	C
<i>Actinote canutia</i> (Höpffer, 1874)	C	C	C	C	C
<i>Dione juno juno</i> (Cramer, 1779)*	C	C	C	C	C
<i>Dryadula phaetusa</i> (Linnaeus, 1758)*	C	C	B	A	
<i>Dryas iulia alcionea</i> (Cramer, 1779)*	B	B	B	B	
<i>Agraulis vanillae maculosa</i> (Stichel, 1907)*	C	C	C	C	
<i>Philaethria wernickei</i> (Röber, 1906)*	A	A	A	A	
<i>Philaethria dido</i> Linnaeus, 1763	A	A	A	A	
<i>Eueides isabella dianasa</i> (Hübner, 1806)*	B	C	C	C	
<i>Eueides aliphera</i> (Godart, 1819)	B	B	B	B	
<i>Heliconius erato phyllis</i> (Fabricius, 1775)*	B	B	B	B	
<i>Heliconius ethilla narcaea</i> (Godart, 1819)*	B	C	C	C	
<i>Heliconius sara apseudes</i> (Hübner, 1806)	-	-	C	C	
<i>Cethosia hypsea</i> Doubleday, 1847*	A	-	A	A	
<i>Vindula erota</i> (Fabricius, 1793)*	A	-	A	A	
Total – 188 espécies					

Apêndice 2 - Lista dos caracteres (em negrito) seguidos pelo número de passos, ci e ri.

1 - 13, 15, 80	48 - 2, 50, 0	95 - 1, 100, 100	142 - 1, 100, 100	189 - 3, 33, 60
2 - 1, 100, 100	49 - 2, 50, 0	96 - 1, 100, 100	143 - 11, 9, 58	190 - 2, 50, 75
3 - 2, 50, 66	50 - 1, 100, 100	97 - 12, 8, 8	144 - 5, 20, 78	191 - 1, 100, 100
4 - 5, 40, 87	51 - 5, 40, 94	98 - 20, 5, 52	145 - 6, 16, 66	192 - 3, 33, 60
5 - 4, 25, 85	52 - 10, 10, 43	99 - 1, 100, 100	146 - 3, 33, 95	193 - 4, 25, 62
6 - 4, 25, 72	53 - 2, 100, 10	100 - 3, 33, 60	147 - 1, 100, 100	194 - 3, 33, 50
7 - 2, 50, 75	54 - 2, 50, 95	101 - 32, 12, 66	148 - 1, 100, 100	195 - 2, 50, 80
8 - 2, 50, 50	55 - 2, 50, 0	102 - 5, 20, 0	149 - 15, 6, 62	196 - 1, 100, 100
9 - 3, 33, 60	56 - 2, 50, 50	103 - 6, 16, 28	150 - 3, 33, 77	197 - 26, 7, 44
10 - 4, 25, 85	57 - 3, 33, 91	104 - 7, 14, 76	151 - 1, 100, 100	198 - 27, 7, 16
11 - 2, 50, 66	58 - 1, 100, 100	105 - 6, 16, 76	152 - 11, 9, 58	199 - 1, 100, 100
12 - 1, 100, 100	59 - 1, 100, 100	106 - 2, 50, 0	153 - 5, 20, 78	200 - 4, 25, 66
13 - 8, 12, 36	60 - 2, 50, 96	107 - 1, 100, 100	154 - 2, 50, 75	201 - 5, 20, 55
14 - 11, 9, 65	61 - 7, 28, 54	108 - 5, 20, 60	155 - 2, 50, 0	202 - 2, 50, 0
15 - 2, 50, 88	62 - 1, 100, 100	109 - 1, 100, 100	156 - 4, 25, 25	203 - 8, 12, 0
16 - 3, 33, 91	63 - 1, 100, 100	110 - 2, 50, 50	157 - 6, 16, 28	204 - 2, 50, 0
17 - 9, 11, 80	64 - 8, 25, 70	111 - 2, 50, 50	158 - 7, 14, 0	205 - 2, 50, 0
18 - 9, 11, 82	65 - 2, 50, 92	112 - 1, 100, 100	159 - 9, 11, 63	206 - 17, 11, 60
19 - 1, 100, 100	66 - 3, 33, 83	113 - 2, 50, 50	160 - 4, 25, 0	207 - 14, 14, 69
20 - 3, 33, 0	67 - 5, 20, 81	114 - 3, 33, 80	161 - 1, 100, 100	208 - 11, 6, 69
21 - 3, 66, 94	68 - 5, 40, 80	115 - 4, 25, 88	162 - 1, 100, 100	209 - 6, 16, 37
22 - 2, 100, 100	69 - 2, 50, 66	116 - 12, 8, 69	163 - 1, 100, 100	210 - 10, 10, 66
23 - 5, 20, 87	70 - 3, 33, 87	117 - 11, 9, 47	164 - 5, 40, 93	211 - 23, 8, 41
24 - 9, 11, 69	71 - 5, 20, 60	118 - 5, 40, 66	165 - 1, 100, 100	212 - 7, 14, 40
25 - 7, 14, 80	72 - 5, 20, 63	119 - 16, 6, 85	166 - 3, 33, 92	213 - 5, 20, 42
26 - 1, 100, 100	73 - 4, 25, 25	120 - 3, 33, 91	167 - 1, 100, 100	214 - 3, 33, 60
27 - 2, 50, 92	74 - 7, 28, 50	121 - 3, 33, 81	168 - 5, 40, 96	215 - 7, 28, 64
28 - 8, 12, 82	75 - 3, 33, 50	122 - 1, 100, 100	169 - 7, 14, 84	216 - 6, 16, 28
29 - 9, 11, 96	76 - 1, 100, 100	123 - 4, 40, 88	170 - 5, 20, 71	217 - 14, 7, 45
30 - 7, 14, 25	77 - 1, 100, 100	124 - 1, 100, 100	171 - 2, 50, 93	218 - 10, 10, 64
31 - 4, 25, 66	78 - 2, 50, 88	125 - 12, 16, 37	172 - 3, 33, 75	219 - 5, 20, 20
32 - 4, 25, 75	79 - 1, 100, 100	126 - 6, 16, 88	173 - 8, 12, 22	220 - 3, 33, 50
33 - 3, 33, 80	80 - 2, 50, 66	127 - 11, 18, 79	174 - 4, 25, 78	221 - 2, 50, 75
34 - 2, 50, 75	81 - 5, 20, 42	128 - 3, 33, 0	175 - 18, 11, 60	222 - 19, 5, 56
35 - 2, 50, 95	82 - 1, 100, 100	129 - 9, 22, 74	176 - 2, 50, 50	223 - 9, 11, 50
36 - 1, 100, 100	83 - 5, 20, 55	130 - 2, 50, 88	177 - 1, 100, 100	224 - 2, 50, 66
37 - 19, 5, 60	84 - 2, 50, 66	131 - 4, 50, 50	178 - 7, 14, 33	225 - 21, 4, 20
38 - 17, 5, 56	85 - 5, 20, 76	132 - 2, 50, 75	179 - 1, 100, 100	226 - 10, 10, 40
39 - 1, 100, 100	86 - 5, 20, 80	133 - 5, 20, 90	180 - 5, 40, 72	227 - 4, 25, 25
40 - 18, 5, 46	87 - 1, 100, 100	134 - 3, 33, 0	181 - 8, 25, 76	228 - 7, 14, 45
41 - 7, 14, 40	88 - 1, 100, 100	135 - 12, 8, 59	182 - 1, 100, 100	229 - 2, 50, 85
42 - 7, 28, 77	89 - 1, 100, 100	136 - 8, 12, 22	183 - 13, 15, 77	230 - 3, 33, 60
43 - 18, 5, 51	90 - 1, 100, 100	137 - 6, 16, 61	184 - 2, 100, 100	231 - 4, 25, 50
44 - 15, 6, 68	91 - 1, 100, 100	138 - 9, 11, 57	185 - 1, 100, 100	232 - 3, 33, 0
45 - 3, 66, 66	92 - 2, 50, 75	139 - 5, 40, 70	186 - 2, 50, 90	233 - 2, 50, 0
46 - 1, 100, 100	93 - 1, 100, 100	140 - 3, 33, 80	187 - 1, 100, 100	234 - 6, 16, 37
47 - 1, 100, 100	94 - 1, 100, 100	141 - 9, 11, 70	188 - 1, 100, 100	