Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Ananda Regina Pereira Martins

Sistemática da seção *Atlides sensu* Robbins
(Lepidoptera: Lycaenidae, Theclinae, Eumaeini)

São Paulo

2014

Ananda Regina Pereira Martins

Sistemática da seção *Atlides sensu* Robbins
(Lepidoptera: Lycaenidae, Theclinae, Eumaeini)

Dissertação apresentada ao Museu de Zoologia da
Universidade de São Paulo (MZUSP) para obtenção
do título de Mestre em Sistemática, Taxonomia
Animal e Biodiversidade.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Duarte da Silva

Versão corrigida

(Versão original disponível na biblioteca do Museu de Zoologia da USP)

São Paulo

2014

Autorização para reprodução

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Nota taxonômica

A presente dissertação faz parte dos requisitos para obtenção do título de mestre no programa de pós-graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), não podendo ser considerada uma publicação segundo o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Assim, quaisquer informações nomenclaturais inéditas e hipóteses de relacionamentos filogenéticos não estão disponíveis na literatura zoológica.

Ficha catalográfica

Martins, Ananda Regina Pereira

Sistemática da seção de *Atlides* sensu Robbins Lepidoptera:
Lycaneidae, Teclinae, Eumaeinae; orientador Marcelo Duarte da
Silva. – São Paulo, SP: 2014.

136 fls.

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós- Graduação em
Sistemática, Taxonomia Animal, Biodiversidade , Museu de
Zoologia da Universidade de São Paulo

1. Lepidoptera - Lycaenidae. 2. Lepidoptera - Atlides. I.
Silva, Marcelo Duarte, orient. II. Título.

Banca examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Dedicatória

Aos meus maiores amores, Silma Pereira e Lucas Martins.

Agradecimentos

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) pela estrutura física e intelectual que possibilitaram a realização deste trabalho.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Marcelo Duarte, por ter aberto as portas da coleção de Lepidoptera do MZUSP, pela orientação, críticas construtivas e oportunidades oferecidas.

Aos funcionários do MZUSP, em especial à Dione, pela atenção e ajuda com as referências bibliográficas.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão das bolsas (processos 2012/03854-8 e 2013/00952-1) que permitiram a minha estadia na cidade de São Paulo e possibilitou a oportunidade de visitar coleções dentro e fora do país, além dos auxílios concedidos ao laboratório para criação da infraestrutura que permitiu o desenvolvimento desse trabalho (FAPESP: processos 2002/13898-0, 2010/14682-8, 2011/50225-3; CNPq/ SISBIOTA: processo 563332/2010-7).

Ao Smithsonian Institution, especialmente ao Dr. Robert Robbins, pela valiosa colaboração neste trabalho, pelo acesso irrestrito à coleção de Lycaenidae do National Museum of Natural History, pelo carinho durante minha estadia em Washington, DC, e pelas importantes discussões acadêmicas.

Aos curadores das coleções brasileiras de Lepidoptera, Dra. Mirna Casagrande e Dr. Olaf Mielke (DZUP), Dr. Miguel Monné Barrios (MNRJ), e Dra. Jane Margaret Costa (IOC), pelo acesso aos materiais depositados nas coleções sem os quais não poderia ser realizado este trabalho.

Aos companheiros de laboratório, Lucas Waldvogel, Simeão Moraes, Pedro Ivo, Livia Pinheiro, Anderson Quintero, Fabiano Albertoni, Eduardo Abrantes, Higor Rodrigues, Renato Oliveira e Nalva Lisboa pelo carinho, aprendizado e companheirismo.

Aos grandes amigos que fiz em São Paulo, Tainá Stauffer, Marina Loeb, Vinícius Ferreira, Thiago Ranzini, Felipe Barbosa, Lucas Waldvogel, Simeão Moraes, Livia Pinheiro, Hingrid Yara, Ingrid Costa, Juares Fuhrmann, Daniela Bená, Sérgio de Almeida, Henrique Miranda, Ilana Fichberg, Hilton Galvão, Renata Montalvão, Diogo Couto, Roberta Graboski, Márcia Francine e Ana Paula Dornellas, por todas as conversas, conselhos e risadas que permitiram uma estadia em São Paulo e em DC repleta de momentos felizes.

Às minhas professoras de graduação Dra. Gisele Garcia Azevedo e Dra. Patrícia Albuquerque, que despertaram em mim o amor pela sistemática e pelos insetos.

Aos meus melhores amigos, “cuervos”, pelo imenso amor, pela irmandade e por me fazer sentir amaparada em todos os momentos.

À Ana Paula Martins, pela amizade de anos, por todas as críticas e conselhos, por ser meu porto seguro.

À Mariana Coimbra, Charlyanne Garçone e Fernanda Bittencourt pelo companheirismo de anos.

Aos meus amigos “paulistas-maranhenses”, Jair Mendes, Thayza Freitas, Marcos Alencar, Camila Gonzalez, Cícero Alves, Victor Alexandre e Thaís Estrêla, pela valiosa amizade e por trazerem um pouquinho de casa à São Paulo, atenuando assim, a saudade do Maranhão.

À minha família, por ser meu alicerce. Agradeço em especial a minha mãe, Silma Pereira e ao meu irmão Lucas Martins, pelo amor e apoio incondicional e de quem eu compartilho, com muito orgulho, o amor pela biologia.

Epígrafe

*“A maior riqueza do homem é a sua incompletude,
Nesse ponto sou abastado,
Palavras que me aceitam como sou - eu não aceito.*

*Não agüento ser apenas um sujeito que abre portas,
que puxa válvulas, que olha o relógio,
que compra pão às 6 horas da tarde,
que vai lá fora, que aponta lápis,
que vê a uva etc. etc.*

*Perdoai
Mas eu preciso ser outros.
Eu penso renovar o homem usando borboletas”*

Manoel de Barros

Resumo

A criação de seções em Eumaeini contribuiu significativamente para a classificação de uma tribo ainda com tantos problemas taxonômicos. No entanto, estudos ainda devem ser realizados no intuito de esclarecer relações filogenéticas entre gêneros e espécies das seções, além de reconstruir a história evolutiva de caracteres biologicamente relevantes (p. ex. órgãos sexuais secundários), fornecendo assim subsídios para a compreensão dos processos de especiação que contribuem para a diversidade do grupo. Dessa forma, o principal objetivo do presente trabalho é estabelecer uma classificação mais estável para seção *Atlides*, inferindo relações filogenéticas entre os gêneros e espécies da seção. Como desdobramentos desse objetivo, pode-se: testar o monofiletismo do gênero *Theritas* Hübner, com base em caracteres morfológicos; propor grupos monofiléticos dentro de *Theritas*, para posterior revisão das espécies; descrever nova espécie listada como sp. #128 na checklist do *Atlas of Neotropical Lepidoptera*; e fornecer subsídios para o entendimento da evolução dos caracteres sexuais secundários encontrados na seção *Atlides*. Foram levantados 82 caracteres morfológicos: dois de cabeça, 65 de asas, dois de tórax, um de abdômen (externo), oito de genitália masculina e quatro de genitália feminina. As relações filogenéticas foram estudadas de acordo com o método cladístico. Testes assumindo pesos iguais e diferentes dos caracteres foram realizados. A pesagem dos caracteres seguiu o método de pesagem implícita com constante de concavidade (k) com valores iguais a 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 25, 50, 250 e 1000. Foram resultadas três árvores mais parcimoniosas no estudo com pesagem uniforme de caracteres ($L=296$, $Ci=50$, $Ri=78$). Como resultado do estudo cladístico tem-se que a seção *Atlides* não constitui um grupo monofilético da forma como havia sido proposta; o gênero *Theritas* Hübner não constitui um grupo monofilético, sendo desmembrado em três gêneros: *Theritas* Hübner, 1818 (*sensu stricto*), *Denivia* Johnson, 1992, **revalidado** e *Margaritheclus* Bálint, 2002, **revalidado**. A espécie listada como sp. #128 pertence à *Denivia* Johnson e foi descrita como *Denivia silma* Martins & Robbins, **espécie nova**. São propostas três novas combinações, uma em *Margaritheclus* Bálint e duas em *Denivia* Johnson, além de um sinônimo novo em *Theritas* Hübner. Os órgãos sexuais secundários mostraram-se homoplásticos, tendo a regulação gênica como uma explicação plausível para o padrão evolutivo apresentado.

Palavras-chave: seção *Atlides*, relações filogenéticas, caracteres morfológicos, órgãos sexuais secundários.

Abstract

The establishment of sections in Eumaeini contributed significantly to the classification of this tribe, which still has many taxonomic problems. However, many studies have yet to be performed, aiming to understand phylogenetic relationships of genera and species, and to reconstruct the evolutionary history of biologically relevant characters (ex. secondary sexual organs), providing supports for understanding speciation processes that contribute to the diversity of the group. Thus, the main objective of the present study is to establish a more stable classification for the *Atlides* section. As consequences of this objective, it was possible to test the monophyly of the genus *Theritas* Hübner, based on morphological characters; proposing monophyletic groups within *Theritas*, for further review of the species; describing a new species listed as sp. # 128 in checklist of the *Atlas of Neotropical Lepidoptera*; and providing guide lines for understanding the evolution of secondary sexual characters found in the *Atlides* section. A total of 82 morphological characters were collected: two from head, 65 from wings, two from thorax, one from external abdomen, eight from male genitalia and four from female genitalia. Phylogenetic relationships were studied according to the cladistic method. Tests assuming equal and different characters weights were performed. The characters weights were established using the implicit weighting method with values of 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 25, 50, 250 and 1000 for the constant of concavity (k). Three most parsimonious trees were obtained with equal characters weights analyses (L=296, Ci= 50, Ri= 78). Cladistics results showed that *Atlides* section does not constitute a monophyletic group as it had been proposed; *Theritas* Hübner, 1818 does not constitute a monophyletic group and it has being dismembered into three genera: *Theritas* Hübner, 1818 (*sensu stricto*), *Denivia* Johnson, 1992, **revalidated** and *Margaritheclus* Bálint, 2002, **revalidated**. The new species listed as sp. # 128 belongs to *Denivia* Johnson and it was described as *Denivia silma* Martins & Robbins, **new species**. It was proposed three new combinations, one in *Margaritheclus* Bálint and two in *Denivia* Johnson, and one new synonym in *Theritas* Hübner. The secondary sexual organs proved to be homoplastic, with gene regulation as a plausible explanation for the evolutionary pattern presented.

Keywords: *Atlides* section, phylogenetic relationships, morphological characters, secondary sexual organs.

Lista de tabelas

Tabela 1. Genitálias dissecadas -----	80
Tabela 2. Lâminas de asas -----	91
Tabela 3. Código de cores HTML -----	94
Tabela 4. Matriz de dados para os terminais estudados da seção <i>Atlides</i> e grupos externos -----	95

Lista de figuras

Figura 1. Cladograma baseado na árvore de consenso estrito das quatro árvores mais parcimoniosas de Quental (2008) para a tribo Eumaeini -----	17
Figura 2. Espécies do grupo externo (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). a) <i>Paiwarria telemus</i> , b) <i>Lamasina draudti</i> , c) <i>Evenus regalis</i> , d) <i>Brangas caranus</i> , e) <i>Brangas getus</i> -----	103
Figura 3. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). Gêneros <i>Pseudolycaena</i> e <i>Atlides</i> . a) <i>P. marsyas</i> , b) <i>P. damo</i> , c) <i>P. dorcus</i> , d) <i>A. halesus</i> , e) <i>A. polybe</i> , f) <i>A. cosa</i> -----	104
Figura 4. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). Gênero <i>Arcas</i> . a) <i>A. imperialis</i> , b) <i>A. ducalis</i> , c) <i>A. cypria</i> , d) <i>A. delphia</i> , e) <i>A. tuneta</i> , f) <i>A. gozmanyi</i> ,-----	105
Figura 5. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). Gênero <i>Arcas</i> . a) <i>A. splendor</i> , b) <i>A. jivaro</i> , c) <i>A. alleluia</i> -----	106
Figura 6. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). Gênero <i>Theritas</i> e <i>Margaritheclus</i> . a) <i>T. marvors</i> , b) <i>T. triquetra</i> , c) <i>T. paupera</i> , d) <i>T. drucei</i> , e) <i>M. danaus</i> , f) <i>M. margaritacea</i> -----	107
Figura 7. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). Gênero <i>Denivia</i> . a) <i>D. hemon</i> , b) <i>D. phegeus</i> , c) <i>D. augustula</i> , d) <i>D. arene</i> , e) <i>D. monica</i> , f) <i>D. acontius</i> -----	108
Figura 8. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). Gênero <i>Denivia</i> . a) <i>D. chaluma</i> , b) <i>D. deniva</i> , c) <i>D. curitibaensis</i> , d) <i>D. augustinula</i> , e) <i>D. theocritus</i> , f) <i>D. viresco</i> -----	109
Figura 9. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). Gêneros <i>Denivia</i> e <i>Margaritheclus</i> . a) <i>D. espiritosanto</i> , b) <i>D. silma</i> , nova espécie c) <i>D. lisus</i> , d) <i>M. crines</i> , e) <i>M. boliboyerus</i> , f) <i>M. harrietta</i> , g) <i>M. dabrerus</i> -----	110
Figura 10. Esquema de asas anteriores e posteriores da seção <i>Atlides</i> . a) Venação, b) Regiões das asas. Escala: 1 cm. c) Órgão sexual secundário (dobra da asa e androcônias), asa posterior de <i>Arcas cypria</i> , d) corte transversal de órgão sexual da	

asa posterior de <i>Arcas imperialis</i> -----	111
Figura 11. Detalhes de asas anteriores de machos. Linha vermelha: inclinação da margem externa, linha verde: inclinação da margem costal, linha azul: forma do ápice. a) <i>Brangas getus</i> , b) <i>Pseudolycaena marsyas</i> , c) <i>Margaritheclus danaus</i> , d) <i>Arcas ducalis</i> -----	112
Figura 12. Detalhes de asas anteriores de machos: órgão sexual secundário. a) <i>Denivia espiritosanto</i> : órgão ausente, b) <i>Arcas delphia</i> : órgão simples, c) <i>Theritas mavors</i> : órgão duplo, d) <i>Atlides polybe</i> : órgão triplo, e) <i>Lamasina draudti</i> : órgão quádruplo -----	113
Figura 13. Asas de machos do grupo externo. a) <i>Paiwarria telemus</i> , b) <i>Lamasina draudti</i> , c) <i>Evenus regalis</i> , d) <i>Brangas caranus</i> , e) <i>Brangas getus</i> -----	114
Figura 14. Asas de machos do grupo interno. a) <i>Pseudolycaena marsyas</i> , b) <i>Pseudolycaena damo</i> , c) <i>Atlides halesus</i> , d) <i>Atlides polybe</i> , e) <i>Atlides cosa</i> -----	115
Figura 15. Asas de machos do grupo interno. Gênero <i>Arcas</i> . a) <i>A. imperialis</i> , b) <i>A. ducalis</i> , c) <i>A. cypria</i> , d) <i>A. delphia</i> , e) <i>A. tuneta</i> , f) <i>A. gozmanyi</i> , g) <i>A. splendor</i> , h) <i>A. jivaro</i> , i) <i>A. alleluia</i> -----	116
Figura 16. Asas de machos do grupo interno. Gênero <i>Theritas lato sensu</i> , <i>Margaritheclus</i> e <i>Denivia</i> . a) <i>T. mavors</i> , b) <i>T. triquetra</i> , c) <i>T. paupera</i> , d) <i>T. drucei</i> , e) <i>M. danaus</i> , f) <i>M. margaritacea</i> , g) <i>D. hemon</i> , h) <i>D. phegeus</i> , i) <i>D. arene</i> -----	117
Figura 17. Asas de machos do grupo interno. Gênero <i>Denivia</i> . a) <i>D. monica</i> , b) <i>D. acontius</i> , c) <i>D. chaluma</i> , d) <i>D. deniva</i> , e) <i>D. curitibaensis</i> , f) <i>D. augustinula</i> , g) <i>D. theocritus</i> , h) <i>D. viresco</i> , i) <i>D. espiritosanto</i> .-----	118
Figura 18. Asas de machos do grupo interno. Gêneros <i>Denivia</i> e <i>Margaritheclus</i> . a) <i>D. silma</i> , espécie nova , b) <i>D. lisus</i> , c) <i>M. crines</i> -----	119
Figura 19. Detalhes de asas anteriores e posteriores. a) <i>Denivia silma</i> , espécie nova : ápice das asas anteriores sem escamas brancas dispersas (face ventral), b) <i>Denivia espiritosanto</i> : ápice das asas anteriores com escamas brancas dispersas (face ventral), c) <i>Pseudolycaena marsyas</i> : mácula submarginal arredondada nas asas posteriores de machos, d) <i>Arcas gozmanyi</i> : mácula submarginal triangular nas asas posteriores de machos, e) <i>Denivia hemon</i> : fissura e estrutura lobo-anal arredondada, f) <i>Arcas ducalis</i> : fissura e estrutura lobo-anal triangular -----	120
Figura 20. Genitálias masculinas em vista lateral e ventral. a) <i>Brangas getus</i> : I. Margem posterior da valva digitiforme, II. Projeção dorsal do vínculo, b) <i>Arcas</i>	

gozmanyi: III. Margem posterior da valva arredondada, IV. Projeção ventral do tegumen, c) <i>Pseudolycaena marsyas</i> : V. Margem posterior da valva triangular, d) <i>Arcas ducalis</i> : ausência de projeção ventral da valva, e) <i>Margaritheclus margaritacea</i> : presença de projeção ventral da valva -----	121
Figura 21. Genitálias masculinas em vista lateral. a) <i>Arcas jivaro</i> : margem anterior do órgão-escova não atinge a extremidade do vínculo, b) <i>Theritas drucei</i> : margem anterior atinge a extremidade do vínculo, c) <i>Denivia lisus</i> : margem anterior vai além do vínculo, d) <i>Brangas caranus</i> : margem anterior atinge o saco -----	122
Figura 22. Genitálias femininas. a) <i>Arcas ducalis</i> : duto da bolsa copuladora em forma de “S”, b) <i>Denivia augustinula</i> : duto da bolsa copuladora reto, c) <i>Margaritheclus crines</i> : área membranosa em forma de ampulheta, d) <i>Brangas getus</i> : ausência de processo esclerotizado na base do duto da bolsa copuladora, e) <i>Denivia augustinula</i> : presença de processo esclerotizado na base do duto da bolsa copuladora -----	123
Figura 23. Primeiro cladograma mais parcimonioso resultado da análise com pesagem uniforme e da análise com pesagem implícita de caracteres (k = 25, 50, 250 e 100). L = 296, Ci = 50, Ri = 78 -----	124
Figura 24. Segundo cladograma mais parcimonioso resultado da análise com pesagem uniforme de caracteres. L = 296, Ci = 50, Ri = 78 -----	125
Figura 25. Terceiro cladograma mais parcimonioso resultado de análise com pesagem uniforme de caracteres. L = 296, Ci = 50, Ri = 78 -----	126
Figura 26. Árvore de consenso estrito da análise com pesagem uniforme de caracteres. L = 297, Ci = 50, Ri = 78 -----	127
Figura 27. Cladograma resultado da análise com pesagem implícita de caracteres (k = 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10). L = 299, Ci = 50, Ri = 78 -----	128
Figura 28. Árvore de consenso estrito resultado da análise com pesagem uniforme de caracteres e pesagem implícita (k = 25, 50, 250 e 1000), com <i>Pseudolycaena marsyas</i> como grupo externo. L = 265, Ci = 51, Ri = 79 -----	129
Figura 29. Cladograma resultado da análise com pesagem implícita (k = 3), com <i>Pseudolycaena marsyas</i> como grupo externo. L = 266, Ci = 51, Ri = 79 -----	130
Figura 30. Cladograma resultado da análise com pesagem implícita de caracteres (k = 4, 5, 6, 7, 8 e 10), com <i>Pseudolycaena marsyas</i> como grupo externo. L = 266, Ci = 51, Ri = 79 -----	131

Figura 31. Árvore de consenso estrito da análise com pesagem uniforme de caracteres. L = 297, Ci = 50, Ri = 78. Evolução do caráter oito (macho, asa anterior, face dorsal, órgão sexual secundário) -----	132
Figura 32. Árvore de consenso estrito da análise com pesagem uniforme de caracteres. L = 297, Ci = 50, Ri = 78. Evolução do caráter 62 (asa posterior, célula CuA2-2A, dobra da membrana da asa, androcônias) -----	133
Figura 33. Árvore de consenso estrito da análise com pesagem uniforme de caracteres. L = 297, Ci = 50, Ri = 78. Evolução do caráter 74 (órgão-escova) -----	134
Figura 34. <i>Denivia silma</i> n. sp. a) face dorsal ♂: holótipo, b) face ventral ♂: holótipo, c) face dorsal e ventral ♂ : parátipo, d) face dorsal e ventral 2♂: parátipo, e) face dorsal e ventral 1♀: parátipo, f) face dorsal e ventral 2♀: parátipo -----	135
Figura 35. Genitálias de <i>Denivia silma</i> n. sp. e <i>Denivia espiritosanto</i> . a) genitália de macho de <i>D. silma</i> , b) genitália de macho de <i>D. espiritosanto</i> , c) genitália de fêmea de <i>D. silma</i> .-----	136

Lista de abreviaturas

L: número de passos de um cladograma, **l:** número de passos de um caráter;

Ci: índice de consistência de um cladograma, **ci:** índice de consistência de um caráter;

Ri: índice de retenção de um cladograma, **ri:** índice de retenção de um caráter;

Sc: veia subcostal;

R1: primeira veia radial;

R2: segunda veia radial;

R3: terceira veia radial;

M1: primeira veia média;

M2: segunda veia média;

M3: terceira veia média;

CuA1: primeira veia cubital;

CuA2: segunda veia cubital;

2A: veia anal 2;

3A: veia anal 3;

Sc+R1: veia subcostal fundida à primeira veia radial;

Rs: segunda e terceira veia radial fundidas;

dp: desvio padrão;

N: número de indivíduos analisados.

Sumário

1. Introdução

1.1. Ordem Lepidoptera -----	01
1.2. Borboletas -----	02
1.3. Lycaenidae -----	03
1.3.1. Sistemática e distribuição geográfica -----	03
1.3.2. Ciclo de vida e biologia -----	04
1.4. Theclinae -----	06
1.5. Tribo Eumaeini -----	06
1.6. Seção <i>Atlides</i> -----	08
1.6.1. <i>Atlides</i> Hübner -----	09
1.6.2. <i>Theritas</i> Hübner -----	10
1.6.3. <i>Arcas</i> Swainson -----	10
1.6.4. <i>Pseudolycaena</i> Wallengren -----	11

2. Justificativa -----	13
------------------------	----

3. Objetivos

3.1. Objetivo geral -----	13
3.2. Objetivos específicos -----	13

4. Materiais e métodos

4.1. Material biológico -----	14
4.2. Estudo morfológico e imagens -----	14

4.2.1. Genitálias -----	14
4.2.2. Asas -----	15
4.2.3. Outras estruturas -----	15
4.3. Terminologia -----	15
4.4. Análise cladística -----	16
4.4.1. Seleção de táxons -----	16
4.4.2. Seleção de caracteres -----	18
4.4.3. Codificação e ordenação de caracteres -----	19
4.4.4. Análise de dados -----	20
5. Resultados e discussão	
5.1. Lista de caracteres -----	22
5.2. Análises do tipo I -----	38
5.3. Análises do tipo II -----	39
5.4. Considerações sobre a análise cladística -----	40
5.5. Gênero <i>Brangas</i> Hübner, 1819 -----	40
5.6. Gênero <i>Atlides</i> Hübner, 1819 -----	41
5.7. Gênero <i>Pseudolycaena</i> Wallengren, 1858 -----	42
5.8. Gênero <i>Arcas</i> Swainson, 1832 -----	44
5.9. Gênero <i>Theritas</i> Hübner, 1818 -----	46
5.10. Gêneros <i>Denivia</i> Johnson, 1992 e <i>Margaritheclus</i> Bálint, 2002 -----	48
5.11. Definição da seção <i>Atlides</i> -----	51

5.12. Descrição de uma nova espécie de <i>Denivia</i> Johnson -----	52
5.13. Atualização da Checklist da seção <i>Atlides</i> -----	54
5.14. Órgãos sexuais secundários -----	62
6. Conclusões -----	65
7. Referências bibliográficas -----	67
8. Apêndices	
8.1. Tabelas -----	80
8.2. Figuras -----	103

1. Introdução

1.1. Ordem Lepidoptera

Lepidoptera forma a segunda maior ordem de insetos, apresentando entre 146.000 (Heppner, 1991) e 180.000 espécies descritas (Lamas, 2008), distribuídas em 43 superfamílias e 133 famílias (van Nieukerken *et. al.*, 2011). Segundo Kristensen *et. al.* (2007), a estimativa para o número total de espécies da ordem é de 500.000. No Brasil, são conhecidas mais de 25 mil espécies (Brown & Freitas, 1999), representando cerca de 60% das famílias de lepidópteros reconhecidas atualmente (Duarte *et. al.*, 2012).

A ordem inclui mariposas e borboletas. Estes são insetos holometábolos, com uma grande variedade de formatos, tamanhos, cores e hábitos alimentares durante os diferentes estágios de vida (Duarte *et. al.*, 2012). O primeiro dos quatro estágios, o ovo, tem curta duração (geralmente alguns dias). O segundo estágio, a larva, possui de três a sete ecdises e representa o estágio de crescimento do animal. Nesta fase, os lepidópteros apresentam aparelho bucal mastigador e são geralmente fitófagos. Devido a este tipo de hábito alimentar, algumas espécies são consideradas importantes do ponto de vista econômico, visto que são potenciais pragas de cultivo agrícola. Ao fim do último ínstar, a larva se torna menos ativa e entra no estágio de pupa, geralmente do tipo adéctica e obtectá. O último estágio, o adulto, apresenta corpo e apêndices cobertos por escamas e aparelho bucal geralmente do tipo sugador em forma de probóscide. Na fase adulta alimentam-se, geralmente, de néctar e pólen, sendo considerados importantes polinizadores. Podem ainda se alimentar de frutos fermentados (frugívoros), excretas animais (detritívoros) e sangue (hematófagos) (Krenn, 2010; Zaspel *et. al.*, 2011; Duarte *et. al.*, 2012).

A diversidade no padrão de coloração dos lepidópteros faz com que estes sejam bastante populares. Porém, apesar da popularidade, estudos de morfologia comparada de Lepidoptera ainda são escassos, mas considerados de extrema importância para o entendimento de padrões de caracteres morfológicos, aspectos ecológicos, comportamentais e evolutivos (Duarte *et. al.*, 2001; Duarte & Moraes, 2009).

1.2. Borboletas

Duas superfamílias são conhecidas popularmente como borboletas: Papilionoidea e Hesperioidea. As duas superfamílias são divididas em seis famílias: Papilionidae, Nymphalidae, Pieridae, Lycaenidae e Riodinidae (Papilionoidea) e HesperIIDae (Hesperioidea) (Brown & Freitas, 1999). O grupo irmão de Papilionoidea e Hesperioidea é uma pequena família de mariposas chamada Hedylidae (Grimaldi & Engel, 2005). O nome Rhopalocera aplica-se ao grupo monofilético formado por Papilionoidea, Hesperioidea e Hedylidae (Scoble, 1995; Ackery *et. al.*, 1998; Kristensen *et. al.*, 2007; van Nieukerken *et. al.*, 2011).

A classificação de borboletas tem sido baseada, ao longo dos anos, em trabalhos de morfologia de adultos (Ehrlich, 1958; Kristensen, 1976; Scott & Wright, 1990; DeJong *et al.*, 1996; Ackery *et. al.*, 1998) e ainda não há consenso quanto à classificação, aos relacionamentos e à monofilia entre e dentro das famílias. Um exemplo da falta de consenso quanto à classificação é que a família Riodinidae, por diversas vezes, foi tratada como uma subfamília de Lycaenidae (Robbins, 1982). Porém, trabalhos recentes utilizando dados combinados de caracteres morfológicos e moleculares, como Wahlberg *et. al.* (2005), corroboram a hipótese de parentesco de Lycaenidae e Riodinidae, atribuindo status de família para ambas. No trabalho de Wahlberg *et. al. (op. cit.)* são propostas as seguintes relações: (HesperIIDae (Papilionidae (Pieridae (Nymphalidae (Lycaenidae, Riodinidae)))).

A diversidade de borboletas é essencialmente atribuída às famílias Nymphalidae e Lycaenidae. As duas famílias representam 85% de todas as espécies. Quanto à riqueza de espécies por região, a Neotropical possui cerca de 40% de todas as espécies de borboletas (DeVries, 1987, 2001). As estimativas do número total de espécies no mundo variam de 7.700 (Kirby, 1872) a 20.000 (Fox & Fox, 1964; Vane-Wright, 1978; Robbins, 1982; Landing, 1984; Shields, 1989; Kristensen *et. al.*, 2007). O número de espécies de borboletas descritas representa apenas de 9 a 12% de todas as espécies da ordem Lepidoptera (Kristensen, 1984; Grimaldi & Engel, 2006)

1.3. Lycaenidae

Lycaenidae é tradicionalmente reconhecida como a segunda família mais rica de borboletas Papilionoidea. Estimativas apontam cerca de 5.000 espécies de licenídeos distribuídos mundialmente (Brown & Freitas, 1999). Alguns autores, no entanto, consideram Riodinidae uma subfamília de Lycaenidae (Kristensen, 1976; De Jong *et. al.*, 1996), o que colocaria a família no posto de mais rica dentro de Papilionoidea (New, 1993).

Além do grande número de espécies, a família Lycaenidae é conhecida por ter diferentes padrões de coloração e forma de asas (D'Abrera, 1995). São caracterizadas por sua pequena envergadura, geralmente menor que 6 cm; olho composto emarginado na base da antena; presença de um lobo espatulado nas pernas abdominais da larva; ausência de glândula protorácica eversível durante o estágio larval e redução da teca alar metatorácica (Eliot, 1973).

Apesar da riqueza de Lycaenidae, a raridade de algumas espécies e a carência de taxonomistas faz com que este grupo apresente uma baixa representatividade em museus e inventários (Brown & Freitas, 1999).

1.3.1. Sistemática e distribuição geográfica

Ehrlich (1958) propôs a divisão da família Lycaenidae em três subfamílias: Styginae, Lycaeninae e Riodininae. Em seu trabalho, o autor propõe uma tricotomia das três subfamílias. Trabalhos mais recentes, como o de Eliot (1973), utilizando caracteres morfológicos externos e de genitália masculina, propõe a divisão de Lycaenidae em oito subfamílias: Lipteninae, Poritiinae, Liphyrinae, Miletinae, Curetinae, Theclinae, Lycaeninae e Polyommattinae, sendo que as três últimas formam uma tricotomia. Em seu trabalho, Eliot (*op. cit.*) aponta que a falta da utilização de outros tipos de caracteres, como moleculares e fisiológicos, é uma falha de seu estudo. Contudo, ele sugere que a utilização de outros tipos de caracteres poderia confirmar os resultados das relações filogenéticas baseadas em caracteres morfológicos.

Na proposta de Ackery (1984), há o reconhecimento de dez subfamílias dentro de Lycaenidae. O seu trabalho propõe a inclusão de Riodinidae e Stygidae na família Lycaenidae, utilizando assim um conceito mais amplo de subfamília.

Dentre as propostas mais recentes, a de Eliot (1973) foi mais amplamente adotada, apesar de ainda existirem dúvidas quanto aos relacionamentos dentro da família (New, 1993). A classificação adotada neste trabalho para a família Lycaenidae segue Eliot (1973).

A família Lycaenidae é mais diversa nos trópicos, particularmente na região neotropical, seguido pelo sudeste da Ásia e África. Na região neotropical a fauna é rica em Theclinae e apresenta poucas espécies de Polyommatainae e Lycaeninae. A região neártica apresenta uma diversidade baixa quando comparada à região paleártica. Poucas espécies da família apresentam distribuição ampla. Lícenídeos, de modo geral, não atravessam fragmentos entre habitats (New, 1993), o que torna a travessia de barreiras geográficas ainda mais improvável. Contudo, existem algumas exceções, como é o caso de *Lampides boeticus* (Linnaeus, 1767), cuja distribuição vai desde a Europa à Austrália e ao Havaí, e o de *Celastrina argiolus* (Linnaeus, 1758) que ocorre nas regiões Paleártica, Oriental e Neártica. Ocasionalmente, alguns lícenídeos atravessaram barreiras oceânicas, mas esse não parece ser o principal fator que explica o padrão de distribuição atual das espécies (New, 1993). Existem alguns padrões de distribuição difíceis de serem explicados. Um exemplo pode ser observado no trabalho de Robbins & Small (1981), em que os autores atribuíram a existência de algumas espécies no Panamá pela dispersão através do vento. O trabalho relata que 128 espécies de lícenídeos da tribo Eumaeini sofreram processo de dispersão através de correntes de vento durante a estação seca. Estes insetos foram “transportados” para habitats onde a maioria não ocorreria naturalmente.

Trabalhos com enfoque biogeográfico de lícenídeos ainda são escassos quando comparados ao número de trabalhos com outros grupos. O padrão biogeográfico da família, portanto, ainda carece de estudos para ser melhor compreendida (Robbins & Small, 1981; New, 1993).

1.3.2. Ciclo de vida e biologia

Assim como outros lepidópteros, os Lycaenidae são holometábolos, apresentando estágio de ovo, larva (lagarta) com um número variável de ínstar, pupa e fase adulta. Durante o estágio larval, os lícenídeos são em geral fitófagos, apresentando aparelho bucal mastigador, alimentando-se principalmente de plantas das famílias Fabaceae, Fagaceae e Loranthaceae (Robbins & Airello, 1982; Fiedler, 1995). Porém, algumas espécies apresentam afitofagia durante o estágio larval, o que inclui hábitos alimentares constituídos de fungos, líquens (Johnson, 1985; Robbins & Duarte, 2005; Duarte *et. al.*, 2005) e detritivoria, como ocorre nas espécies da subtribo Calycopidina (Lycaenidae: Theclinae: Eumaeini) (Duarte & Robbins, 2012). Durante a fase adulta alimentam-se de néctar (Uehara-Prado *et. al.*, 2004).

Algumas espécies de licenídeos apresentam relações de mutualismo com formigas (mirmecofilia) e representantes da ordem Hemiptera (família Aphididae) (Cottrell, 1984).

A mirmecofilia é um tipo de interação presente entre lagartas de algumas espécies de licenídeos e riodinídeos com formigas. Em geral, as formigas protegem as larvas de inimigos naturais, enquanto estas fornecem alimento ao produzir substâncias ricas em aminoácidos e açúcares através de glândulas e órgãos estridulatórios (New, 1993; Pierce *et. al.*, 2002). Este tipo de interação é tão comum em Lycaenidae e Riodinidae que durante algum tempo foi considerado uma sinapomorfia que unia os dois grupos. Porém, este comportamento apresenta-se de modo diferente nas duas famílias (DeVries, 1991, 1992, 1997; Fiedler, 1991; Pierce *et. al.*, 2002).

Os licenídeos apresentam órgãos especializados em secretar substâncias voláteis que atraem e alertam formigas. Estes são chamados de órgãos tentaculares e estão localizados no oitavo segmento abdominal. Um segundo tipo de órgão utilizado nas interações com formigas é o órgão nectário dorsal. Este encontra-se no sétimo segmento abdominal e secreta substâncias nutritivas ricas em açúcares. Espécies de Riodinidae que apresentam mimercofilia possuem órgãos tentaculares anteriores no terceiro segmento torácico. Estes provavelmente emitem substâncias voláteis. No oitavo segmento abdominal de riodinídeos encontram-se os órgãos nectários tentaculares, os quais secretam substâncias ricas em aminoácidos. Assim, apesar da mimercofilia estar presente nas duas famílias, este não parece ser um comportamento homólogo (DeVries, 1997; Pierce *et. al.*, 2002).

Outro comportamento comum a diferentes gêneros pertencentes à Lycaenidae, bem demonstrado por diversos autores, é o territorialismo (Alcock, 1983; Cordero & Soberón 1990; Fischer & Fiedler 2001). Os machos disputam intraespecificamente (geralmente no ápice de colinas ou em clareiras) por território e/ou fêmeas através de voos frenéticos no início da tarde, com registros entre 12h15min e 15h15min (Alcock, 1983; Cordero & Jiménez, 2000; Takeuchi & Imafuku, 2005; Salazar, 2006). A defesa de território é um comportamento presente também em outros grupos de lepidópteros neotropicais, como observado em Papilionidae (Pinheiro, 1991; Salazar, 2006), Riodinidae (Callaghan, 1983; Alcock, 1988; Salazar, 2006) e Nymphalidae (Freitas *et. al.*, 1997; Salazar, 2006).

Licenídeos podem ser encontrados em florestas, cerrados, savanas, pântanos e desertos (New, 1993). Representantes desta família necessitam de características ambientais específicas que variam de espécie para espécie. Assim, são considerados animais suscetíveis às mudanças de elementos bióticos e abióticos dos seus microambientes (Brown, 1993;

Huges, 2000) e consequentemente considerados bons indicadores ambientais e importantes em estudos de conservação (New, 1993).

1.4. Theclinae

Theclinae, uma das oito subfamílias de Lycaenidae proposta por Eliot (1973), é cosmopolita e bem representada, particularmente nos trópicos. Das três subfamílias de Lycaenidae que ocorrem na região neotropical – Lycaeninae, Polyommattinae e Theclinae, a última é a mais diversa (Duarte *et. al.*, 2009).

Borboletas da subfamília Theclinae também são conhecidas como “*hairstreaks*”, devido aos prolongamentos das asas posteriores presentes em muitas espécies. Existe a hipótese de que os prolongamentos das asas, o padrão de coloração e o comportamento desses licenídeos (movimentar das asas no eixo cabeça-abdômen enquanto pousados), criam a impressão de uma falsa cabeça, o que induziria o ataque de possíveis predadores a regiões menos vulneráveis das borboletas (Robbins, 1980, 1981).

Algumas das características diagnósticas propostas por Eliot (1973) para a subfamília são: asas anteriores com 10 a 12 veias, asas posteriores sem veia pré-costal, presença de uma estrutura lobo-anal nas asas posteriores, presença de um a três prolongamentos nas asas posteriores, dimorfismo sexual no número de prolongamentos das asas, caracteres sexuais secundários geralmente presentes.

Theclinae está dividida em 19 tribos, com base em caracteres morfológicos (Eliot, 1973): Luciini, Theclini, Arhopalini, Ogyrini, Zesiini, Amblypodini, Catapaecilmatini, Oxydidini, Hypotheclini, Loxurini, Horagini, Cherittrini, Aphnaeini, Iolaini, Remelanini, Hypolycaenini, Deudorigini, Tomarini e Eumaeini.

1.5. Tribo Eumaeini

Eumaeini, uma das 19 tribos de Theclinae, apresenta cerca de 1.100 espécies. Destas, mais de 200 são reconhecidas como novas para a ciência, mas ainda não foram descritas (Robbins, 2004). A tribo Eumaeini ocorre em diferentes habitats, podendo ser encontrada desde o Alasca até a Patagônia, desde o nível do mar até altitudes acima de 4.000 metros nos Andes (Quental, 2008).

Segundo Eliot (1973), as características diagnósticas da tribo são: presença de 10 veias nas asas anteriores, asas posteriores geralmente com prolongamentos, olhos com cerdas,

presença de caracteres sexuais secundários nas asas, e genitálias de machos de espécies neotropicais com presença de “brush-organs” (órgãos-escova).

Cerca de 40% das espécies neotropicais de Eumaeini possuem órgãos sexuais secundários (Robbins, 1991; Robbins *et. al.*, 2012). Os machos podem ter os três tipos de órgãos sexuais secundários: (1) órgãos odoríferos na face dorsal das asas anteriores, (2) dobra na célula CuA2-2A das asas posteriores associada à androcônias e (3) órgãos-escova associados à genitália. Algumas espécies, no entanto, podem apresentar um, dois, ou nenhum dos órgãos sexuais secundários, indicando que este tipo de estrutura pode surgir independentemente (Robbins *et. al.*, 2012).

Estudos de comunicação e seleção sexual geralmente focam em traços visuais. No entanto, a comunicação química está presente em diferentes grupos animais e garantem a escolha por parceiros sexuais e, consequentemente a reprodução (Wyatt, 2003; Symonds & Elgar, 2008). Pesquisas em ecologia e evolução de feromônios produzidos por fêmeas para a atração de machos são abundantes, porém o mesmo não acontece em relação aos feromônios produzidos por machos (Nieberding *et. al.*, 2008).

Os órgãos odoríferos (órgãos sexuais secundários) de machos, dorsal e ventral nas asas anteriores e/ou posteriores, são associados a androcônias (Robbins, 1991). Estas são escamas modificadas, geralmente menores que as escamas comuns, podendo apresentar variadas formas. Podem formar aglomerados ou ser encontradas espalhadas nas asas. Geralmente, localizam-se em locais protegidos, como invaginações de membrana. As androcônias são formadas por um canal que liga a base ao ápice da escama. A base apresenta um pedicelo que se encaixa a aberturas presentes nas asas (Thomas, 1893). Algumas regiões das asas de lepidópteros apresentam glândulas produtoras de feromônios, chamadas de células odoríferas. Estas se comunicam com o ambiente através das androcônias (Constanzo & Monteiro, 2007). Os feromônios liberados por machos são geralmente de curto-alcance e são utilizados durante a corte (Nieberding *et. al.*, 2008).

Os órgãos-escova, presentes nos machos neotropicais de Eumaeini, são órgãos formados por um conjunto de escamas modificadas em cerdas, que estão inseridas na membrana intersegmentar localizada no oitavo segmento abdominal sobre o vínculo. Cada cerda dos órgãos-escova possui uma câmara que possivelmente contém células odoríferas responsáveis pela produção de feromônios (Robbins, 1991). Os órgãos-escova só ocorrem em espécies de Eumaeini, com 35% das espécies da tribo possuindo esse tipo de órgão (Quental, 2008).

Eumaeini, assim como outros licenídeos, apresenta muitos problemas taxonômicos. Entre eles está a enorme quantidade de sinónimas para a fauna da região neotropical (Robbins, 2004). Na checklist do “*Atlas of Neotropical Lepidoptera*” foram incluídas 1.058 espécies de Eumaeini neotropicais, classificadas em 83 gêneros e 15 seções. Nessa classificação, o autor procurou representar a filogenia de alguns grupos estudados sob o paradigma da Sistemática Filogenética, mas para a grande maioria dos Eumaeini o que se tem são apenas hipóteses não testadas, fundamentadas em caracteres aparentemente informativos do ponto de vista filogenético. Muitas dessas informações ainda precisam ser trabalhadas seguindo um protocolo metodológico padrão para uma sistemática mais estável das seções e gêneros reconhecidos no trabalho de Robbins (2004).

1.6. Seção *Atlides*

A seção *Atlides* compreende um dos grupos de Eumaeini que ainda carece de estudo para compreensão da variabilidade observada em seus táxons e para uma hipótese melhor fundamentada em evidências morfológicas e/ou moleculares sobre a validade e os relacionamentos de gêneros e espécies. Segundo Robbins (2004), quatro gêneros pertencem a esta seção: *Atlides* Hübner, 1819; *Theritas* Hübner, 1818; *Pseudolycaena* Wallengren, 1858 e *Arcas* Swainson, 1832.

Dois caracteres são considerados para definir a seção. O primeiro caráter está relacionado aos órgãos sexuais secundários localizados na face ventral das asas posteriores, entre as veias cubital 2 (CuA2) e anal 2 (2A) (Robbins, 2004). Os órgãos odoríferos foram primeiramente estudados por Godman & Salvin (1887) em *Theritas hemon* Cramer, 1775 e em alguns representantes de *Pseudolycaena* Wallengren e, mais recentemente, em *Arcas* Swainson (Robbins, 2004; Bálint, 2006; Robbins *et. al.*, 2012). O segundo caráter, também observado primeiramente por Godman & Salvin (*op. cit.*), trata-se de uma dobra localizada na margem superior da veia 2A da asa posterior. Esta dobra varia de tamanho e localização, podendo ser, por exemplo, longa e localizada distante da base da asa em *Pseudolycaena marsyas* Linnaeus, 1758 ou curta e próximo à base da asa, como observado em *Arcas ducalis* Westwood, 1852.

Órgãos sexuais secundários são comuns e bastante diversificados entre os machos de Lepidoptera (Brown, 1993). A complexidade destas estruturas tornaria “improvável” o surgimento independente em diferentes clados. Estas seriam, segundo alguns autores,

provavelmente estruturas homólogas entre os táxons que as compartilham (De Jong, 1982; Brown, 1993).

Além dos caracteres anteriormente citados, Nicolay (1971) observou semelhanças nos órgãos genitais dos gêneros *Arcas* e *Atlides* e, baseado nos órgãos odoríferos ventrais, Bálint (2006) considerou *Theritas* como gênero-irmão de *Arcas*, pois ambos possuem órgãos odoríferos semelhantes, localizados na base da veia cubital na face ventral das asas posteriores. O autor supõe que este caráter é sinapomórfico, sendo *Arcas* e *Theritas* um grupo monofilético, suportado ainda pela similaridade estrutural dos órgãos odoríferos presentes na face dorsal das asas anteriores.

Utilizando dados moleculares, Quental (2008) também mostrou que *Arcas* e parte do gênero *Theritas* formam um grupo monofilético. No entanto, em sua proposta, o monofiletismo da seção *Atlides* não foi corroborado, considerando-se os quatros gêneros previamente incluídos por Robbins (2004). De acordo com Quental (*op. cit.*), o gênero *Brangas* Hübner 1819 tem mais semelhanças compartilhadas com os gêneros da seção *Atlides* do que com qualquer outro grupo de Eumaeini.

1.6.1. Gênero *Atlides* Hübner, 1819

Atlides Hübner, 1819 (espécie-tipo: *Papilio halesus* Cramer, 1777) é um gênero de Eumaeini neotropical caracterizado pela coloração alaranjada do abdômen e pelas manchas avermelhadas nas bases das asas, em regiões próximas ao tórax. Esta coloração chamativa possivelmente é utilizada como advertência para potenciais predadores (Bálint, 2003). O número de espécies dentro do gênero não é definido, variando de autor para autor (Bálint, *op. cit.*). Neste trabalho, seguimos Robbins (*in prep.*) que considera o gênero formado por 20 espécies.

A espécie-tipo, *Atlides halesus*, é encontrada do sul dos Estados Unidos até o norte da Guatemala. São licenídeos relativamente grandes, com envergadura variando de três a cinco centímetros. Possuem face dorsal azulada e face ventral castanha, com fêmeas ligeiramente maiores que os machos (VanCamp, 2001).

O nome “*Atlides*” foi introduzido por Hübner (1819). Posteriormente Scudder (1875) designou *Papilio halesus* como espécie-tipo. Draudt (1919-1920) desconsiderou a proposta de classificação existente na época e incluiu a espécie tipo e as demais espécies “semelhantes” no gênero *Thecla* Fabricius, 1807 (espécie tipo: *Papilio betulae* Linnaeus, 1758). Ao tomar essa decisão, Draudt (*op. cit.*) uniu as espécies do gênero *Brangas* e *Atlides* em um único

gênero. A sinonimização destes foi formalizada posteriormente por Hemming (1967). Trabalhos mais recentes como D'Abrera (1995), no entanto, mostraram diferenças marcantes, principalmente quanto à presença e ausência de órgãos sexuais secundários e diferenças estruturais nas genitálias entre os gêneros *Brangas* e *Atlides*. Na check list do “*Atlas of Neotropical Lepidoptera*” os gêneros *Brangas* e *Atlides* são distintos e pertencem a seções diferentes (Robbins, 2004).

1.6.2. Gênero *Theritas* Hübner, 1818

Theritas Hübner, 1818 (espécie-tipo: *Theritas mavors* Hübner, 1818) é um gênero neotropical com 27 espécies que, segundo Robbins (2004), formam cinco grupos provavelmente monofiléticos: grupo “*mavors*”, “*hemon*”, “*crines*”, “*anna*” e “*danaus*”.

A espécie-tipo ocorre na floresta tropical da bacia amazônica, com registros para os estados do Amazonas, Roraima, Rondônia, Pará, Maranhão, Mato Grosso, Goiás e Tocantins.

O nome do gênero não foi amplamente utilizado até a publicação de D'Abrera (1995), no qual o gênero foi definido com base principalmente na fenda localizada no ângulo anal das asas posteriores, formando uma estrutura lobo-anal quadrangular.

De acordo com Bálint (2006) e Quental (2008), parte de *Theritas* e *Arcas* formaria um grupo monofilético, tendo como sinapomorfias: a presença de órgãos odoríferos ventrais, órgãos odoríferos na face dorsal das asas anteriores e a morfologia das genitálias masculinas e femininas. Algumas das características que distinguem *Theritas* de *Arcas* são: face ventral das asas de coloração castanha ou verde escura, asas posteriores com prolongamentos curtos ou sem prolongamentos, região frontal da cabeça do macho verde opaca (Robbins *et. al.*, 2012). As análises moleculares realizadas por Quental (2008) propõem uma filogenia em que *Theritas* aparece como um grupo difilético.

1.6.3. Gênero *Arcas* Swainson, 1832

Arcas Swainson, 1832 (espécie-tipo: *Papilo imperialis* Cramer, 1775) é um dos gêneros melhor conhecidos de Lycaenidae. O gênero foi descrito primeiramente como um subgênero de *Thecla* Fabricius, 1807. Apresenta chamativa coloração verde esmeralda na face ventral, longos prolongamentos nas asas posteriores e órgãos odoríferos presentes na face dorsal das asas anteriores. Foi um dos primeiros gêneros de licenídeos neotropicais cujos

caracteres de genitálias masculinas e femininas foram utilizados na classificação taxonômica (Nicolay, 1971).

Nos últimos 40 anos, a classificação de *Arcas* em nível de espécie mudou pouco e a hipótese de monofilia do gênero nunca foi questionada (Robbins, 2004). Hoje, nove espécies de *Arcas* são válidas: *A. imperialis* Cramer, 1775, *A. cypria* Geyer, 1837, *A. ducalis* Westwood, 1852, *A. tuneta* Hewitson, 1877, *A. splendor* H.H. Druce, 1907, *A. delphia* Nicolay, 1971, *A. jivaro* Nicolay, 1971, *A. alleluia* Bálint, 2002 e *A. gozmanyi* Bálint, 2006.

Segundo Robbins *et. al.* (2012) as sinapomorfias do gênero são: coloração da fronte verde esmeralda, comprimento do terceiro segmento do palpo labial maior que 0,45 mm, largura da margem escura no ápice das asas anteriores de machos maior que 4 mm, ausência de linha pós-mediana na face ventral das asas posteriores de fêmeas.

Todas as espécies de *Arcas* ocorrem em áreas de clima tropical, tendo *A. imperialis* a distribuição geográfica mais ampla, encontrada do México até a América do Sul, incluindo a floresta tropical dos Andes, as regiões da Amazônia e Guiana, do nível do mar a 1200m de altitude (Salazar, 2009). Todas as espécies ocorrem em habitats de floresta natural, onde geralmente os machos são encontrados no ponto mais elevado de uma determinada área (Nicolay, 1971). No entanto, podem também habitar locais com um grau moderado de degradação causada pela ação antrópica (Salazar, 2009).

1.6.4. Gênero *Pseudolycaena* Wallengren, 1858

As espécies de *Pseudolycaena* Wallengren, 1858 (espécie-tipo: *Papilio marsyas* Linnaeus, 1758) apresentam como características: porte grande comparado a outras espécies de Eumaeini, chegando a medir seis centímetros de envergadura alar; face dorsal com coloração azul intenso; longos prolongamentos das asas posteriores; face ventral lilás acinzentada com a presença de máculas escuras; e presença de órgãos sexuais secundários masculinos em forma de escova (órgãos-escova) (Eliot, 1973). O gênero ocorre desde o norte do México até o sul do Brasil (ausente nas Antilhas, exceto para St. Lucia). São encontrados em diferentes habitats, desde regiões com grande diversidade, como a floresta amazônica, até ambientes como o deserto do Atacama (Godman & Salvin, 1887; Draudt, 1919-1920; Kaye, 1921; Hayward, 1958; Brown & Mielke, 1967; Lamas, 1977; Robbins *et. al.*, 1996; Austin *et. al.*, 2007; Gareca *et. al.*, 2009; Duarte *et. al.*, 2009). Podem também ser encontrados em áreas antropizadas, sendo comum em parques e jardins de cidades (Robbins, *n.p.*).

Duas espécies são tradicionalmente reconhecidas, *Pseudolycaena marsyas* (Linnaeus) e *Pseudolycaena damo* H. Druce, 1875. Austin *et. al.* (2007), no entanto, reconheceram a existência de dois grupos dentro do gênero, distinguíveis principalmente pela presença de órgãos-escova. Austin *et. al.* (2007) utilizaram 13 caracteres para definir os grupos, porém não foi realizada análise cladística e a proposta de Austin *et. al.* (*op. cit.*) ainda precisa ser testada. O grupo “*marsyas*” seria formado por três espécies: *P. cybele* Godman & Salvin, 1896, *P. marsyas* (Linnaeus) e *P. nellyae* Lamas, 1981, e o grupo “*damo*” formado pelas espécies *P. dorcas* H.H. Druce, 1907 e *P. damo* (H. Druce).

O presente trabalho segue a classificação de Robbins (*in prep.*) que considera o gênero formado por três espécies: *P. marsyas*, *P. damo* e *P. dorcas*.

2. Justificativa

A criação de seções para a tribo Eumaeini contribuiu para a classificação de um grupo ainda confuso taxonomicamente. No entanto, estudos ainda devem ser realizados no intuito de esclarecer relações filogenéticas entre gêneros e espécies das seções, além de reconstruir a história evolutiva de caracteres relevantes, ajudando assim na compreensão dos processos de especiação que contribuem para a significativa diversidade do grupo.

3. Objetivos

3.1. Objetivo geral

Inferir relações filogenéticas entre gêneros e espécies da seção *Atlides* utilizando caracteres morfológicos, de modo a estabelecer uma classificação mais estável para o grupo.

3.2. Objetivos específicos

- (1) Propor relações filogenéticas entre *Theritas*, *Arcas*, *Pseudolycaena* e *Atlides*;
- (2) Propor relações filogenéticas entre as espécies pertencentes aos quatro gêneros da seção *Atlides*;
- (3) Testar o monofiletismo do gênero *Theritas* utilizando caracteres morfológicos;
- (4) Propor grupos monofiléticos dentro do gênero *Theritas* para posterior revisão das espécies;
- (5) Descrever nova espécie listada na checklist do “*Atlas of Neotropical Lepidoptera*” como *sp.* #128;
- (6) Fornecer subsídios para o entendimento da evolução dos caracteres sexuais secundários encontrados na seção *Atlides*.

4. Materiais e métodos

4.1. Material biológico

O presente estudo contou com a análise de 40 terminais pertencentes aos quatro gêneros da seção *Atlides*, além de cinco táxons considerados como grupos externos. Ao todo foram analisados 240 espécimes. O material estudado pertence às seguintes instituições:

(MZUSP) Laboratório de Lepidoptera, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, Brasil (Marcelo Duarte da Silva)

(DZUP) Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brasil (Olaf H. H. Mielke e Mirna M. Casagrande).

(MNRJ) Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brasil (Miguel A. Monné Barrios).

(IOC) Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, RJ, Brasil (Jane Margaret Costa)

(USNM) Department of Entomology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC, EUA (Robert K. Robbins).

4.2. Estudo morfológico e imagens

4.2.1. Genitálias

O estudo morfológico das espécies contou com a dissecação de genitálias de, sempre que possível, três exemplares de cada espécie, incluindo as do grupo externo, totalizando 120 dissecções (Tabela 1). Para tal estudo, os exemplares tiveram seus abdômens retirados e aquecidos, em banho-maria, a temperatura de 100°C, em solução de hidróxido de potássio a 10%, por aproximadamente cinco minutos ou foram deixados em solução de hidróxido de potássio por aproximadamente 12 horas, objetivando o amolecimento de tecidos e clarificação do exoesqueleto. Para neutralizar o efeito do hidróxido de potássio, os abdômens foram posteriormente lavados em água destilada (Ehrlich & Ehrlich, 1961). As genitálias foram fotografadas utilizando câmera fotográfica Canon EOS 5D e as imagens foram editadas utilizando os softwares Camlift V2.5.0, Adobe Photoshop Lightroom 2.6 e Helicon Focus 5.3 X64 Roy Larimer. O estudo de genitálias envolveu ambos os sexos e foram analisadas, além das dissecções, as preparações de genitálias depositadas nas coleções visitadas.

4.2.2. Asas

No estudo da venação alar, as asas foram retiradas dos exemplares, mergulhadas em álcool 70% para remoção de gordura, diafanizadas em água sanitária, lavadas em água destilada e montadas entre lâminas de vidro (Ehrlich & Ehrlich, 1961). Foram montadas 52 lâminas (Tabela 2). As lâminas foram digitalizadas em Scanner EPSON Perfection 3200 PHOTO e desenhadas posteriormente no Adobe Illustrator CS6. Lâminas previamente preparadas e depositadas nas coleções também foram analisadas neste trabalho.

4.2.3. Outras estruturas

Caracteres relacionados à cabeça, ao tórax e ao padrão de coloração das asas foram estudados diretamente sob estereomicroscópio.

As ilustrações das estruturas foram realizadas com auxílio de câmara clara acoplada a um estereomicroscópio ou fotografadas e posteriormente digitalizadas e desenhadas nos programas Adobe Illustrator CS6 e Adobe Photoshop CS6, permitindo um acabamento mais fino nos desenhos a traço. Fotografias coloridas dos adultos foram feitas para ambos os sexos utilizando uma câmera Nikon D3100.

4.3. Terminologia

O presente trabalho segue a terminologia adotada no capítulo “Lepidoptera” do livro Insetos do Brasil (Duarte *et. al.*, 2012), além da terminologia utilizada para a família Lycaenidae baseada no gênero *Rekoa* (Lycaenidae: Theclinae) (Robbins, 1991). As obras de Snodgrass (1935), Tuxen (1970) e Matsuda (1976) também foram consultadas por serem importantes trabalhos de morfologia geral de insetos.

4.4. Análise cladística

4.4.1. Seleção de táxons

O grupo interno foi, inicialmente, formado por todas as espécies descritas e uma nova espécie do gênero *Theritas*, as nove espécies do gênero *Arcas*, as três espécies de *Pseudolycaena*, e três representantes do gênero *Atlides* (*A. halesus* Cramer, 1777; *A. cosa* Hewitson, 1867 e *A. polybe* Linnaeus, 1763). O grupo externo foi, inicialmente, formado por duas espécies da seção *Brangas* – *Brangas caranus* Stoll, 1780 e *Brangas getus* Fabricius, 1787.

Algumas mudanças na composição dos grupos interno e externo, no entanto, foram necessárias. A mudança no grupo interno consistiu na retirada das espécies *Theritas adamsi* (H.H. Druce, 1909) e *Theritas anna* (Druce, 1907) da análise. A retirada da primeira ocorreu devido à falta de exemplares nas coleções e informações insuficientes sobre a espécie. A retirada de *T. anna* ocorreu pois, segundo as análises de Quental (2008), a espécie não pertence a *Theritas*. A mudança no grupo externo ocorreu visto que, segundo as árvores mais parcimoniosas do trabalho de Quental (2008), o gênero *Brangas* pertenceria a seção *Atlides* (Fig.1), o que faria com que as espécies previamente escolhidas constituíssem um grupo externo funcionalmente inviável para enraizamento. No entanto, *Brangas caranus* e *Brangas getus* permaneceram na análise para que a proposta de Quental (*op. cit.*) pudesse ser testada.

De acordo com a árvore de consenso estrito das árvores mais parcimoniosas de Quental (2008), a espécie *Paiwarria telemus* Cramer, 1775 (seção *Eumaeus*), *Allosmaitia strophius* Godart, 1824 (seção *Allosmaitia*), *Thestius meridionalis* Draudt, 1920 (seção *Thestius*) e *Lamasina draudti* Lathy, 1926 (seção *Brangas*) formariam o grupo irmão da seção *Atlides*. Porém, de acordo com este resultado, as relações filogenéticas dentro do grupo externo, assim como a sua relação com a seção *Atlides*, não parecem ser suportadas por nenhum suporte de clados (Fig. 1). Usando diferentes métodos de análise, como máxima verossimilhança e análise bayesiana, as relações com a seção *Atlides* parecem ainda mais confusas. Os resultados das análises usando máxima verossimilhança mostram que o comprimento do ramo que enraiza a seção *Atlides* é curto, o que tornaria difícil a determinação das relações filogenéticas. Resultados utilizando análise bayesiana com diferentes modelos de evolução mostram a seção *Atlides*, incluindo o gênero *Brangas*, como um grupo monofilético. Porém, a seção forma uma politomia com os outros táxons de *Eumaeini*.

algumas espécies da seção *Brangas* pertenceriam à seção *Atlides*. Optou-se por retirar as demais espécies pré-selecionadas como grupo externo pela dificuldade em estabelecer homologias primárias utilizando somente caracteres morfológicos.

Um segundo tipo de análise foi realizado utilizando a espécie *P. marsyas* como grupo externo. A escolha dessa espécie deve-se ao fato de que os resultados de Quental (2008), obtidos com base em diferentes métodos de análise (máxima parcimônia, máxima verossimilhança e análise bayesiana), mostram o gênero *Pseudolycaena* como grupo irmão do restante da seção *Atlides* e este parece ser um grupo externo adequado para propor relações filogenéticas entre os demais gêneros da seção. A escolha desse tipo de análise foi baseada no trabalho de Wahlberg *et. al.* (2003) com a família Nymphalidae. Neste trabalho, a atração de ramos longos dificultou o enraizamento das árvores, decidindo-se assim utilizar o gênero *Libythea* Fabricius, 1807 para enraizamento, pois segundo evidências morfológicas e moleculares, o gênero seria o grupo irmão do restante da família Nymphalidae.

4.4.2. Seleção de caracteres

Existe um grande número de fontes de caracteres (moleculares, morfológicos, fisiológicos, comportamentais, biogeográficos, etc), mas os critérios para seleção de caracteres vai além da natureza do caráter. Definir quais caracteres devem ser incluídos ou excluídos da análise, o tipo de caráter (qualitativo ou quantitativo, discreto ou contínuo), e o tipo de codificação a ser utilizado são critérios importantes e que podem influenciar os resultados das análises filogenéticas (Pleijel, 1995; Hawkins, Hughes & Scotland, 1997; Kitching *et. al.*, 1998; Brazeau, 2011).

No presente trabalho foram selecionados caracteres morfológicos preferencialmente qualitativos. Segundo Stevens (1991) não existe uma distinção real quanto às propriedades dos caracteres qualitativos e quantitativos. A diferença seria apenas quanto ao modo de apresentação dos caracteres e estados. Assim, a terminologia utilizada para descrever caracteres qualitativos estaria baseada em dados quantitativos. Em outras palavras, todo caráter qualitativo poderia ser expresso quantitativamente.

Os caracteres contínuos e que apresentavam sobreposição não foram inseridos na análise devido à dificuldade de codificação e por estarem sujeitos a erros de amostragem (Kitching *et. al.*, 1998).

Caracteres relacionados ao padrão de coloração foram considerados na análise por três motivos. Primeiramente, é comum encontrar trabalhos utilizando esse tipo de caráter para

lepidópteros (Willmontt *et. al.*, 2001; Robbins, Busby & Duarte, 2010; Garzón-Orduña, 2012; Robbins *et. al.*, 2012). Segundo, apesar desse tipo de caráter ser criticado por alguns autores (Areekul & Quicke, 2006), não foram encontrados parâmetros que pudessem distinguir previamente a análise se os caracteres seriam “melhores” ou “piores” filogeneticamente. Terceiro, seguindo De Queiroz (2000), as análises mais conclusivas sobre a evolução de caracteres são baseadas a partir de um maior número de dados, não sendo recomendável excluir um ou outro tipo de caráter. Os caracteres relacionados ao padrão de coloração foram codificados utilizando o código HTML a fim de minimizar os possíveis problemas de subjetividade na interpretação dos estados dos caracteres (Tabela 3). Apesar do código HTML nunca ter sido usado com esse objetivo em trabalhos científicos, este mostrou ser útil por simples (cada código é formado por uma combinação de letras e números); por ser exclusivo, cada código representa uma única cor; e de fácil acesso.

Todos os caracteres foram, inicialmente, considerados homólogos, baseados em semelhanças de composição e posição, seguindo o conceito de homologia primária (De Pinna, 1991) e o princípio auxiliar (Hennig, 1966), no qual a origem por convergência não deve ser assumida *a priori*. A homologia secundária dos caracteres só foi estabelecida após a análise nos casos em que as hipóteses de homologia primária foram confirmadas (De Pinna, *op. cit.*).

Quanto à descrição dos caracteres, o presente trabalho seguiu a proposta de Sereno (2007). A apresentação do caráter é formada por quatro componentes básicos: (1) o(s) localizador(es), indicando a localização precisa do caráter; (2) as variáveis, que representam o aspecto no qual o caráter varia; (3) o(s) qualificador(es) das variáveis, elemento não obrigatório, mas quando presente modifica a variável e pode estar localizado na descrição do caráter ou estar implícito nos estados, e (4) os estados dos caracteres, que representam as condições mutualmente exclusivas da variável.

4.4.3. Codificação e ordenação de caracteres

Um ponto crucial para estudos de filogenia é a codificação das características observadas em matrizes de dados. A codificação deve ser realizada criteriosamente, visto que o método de codificação aplicado pode afetar as hipóteses de relacionamento (Pleijel, 1995; Hawkins, Hughes & Scotland, 1997; Kitching *et. al.*, 1998; Brazeau, 2011). Existem diferentes métodos de codificação de caracteres. Os métodos diferenciam-se basicamente quanto à dependência e independência dos caracteres (Pleijel, 1995; Hawkins, Hughes & Scotland, 1997; Kitching *et. al.*, 1998). No presente trabalho, optou-se pela codificação

contingente (Hawkins, Hughes & Scotland, 1997) visto que este método permite a independência dos caracteres evitando a perda de informação filogenética (Pleijel, 1995; Hawkins, Hughes & Scotland, 1997).

Para os táxons com caracteres inaplicáveis foi utilizado o símbolo “-”, enquanto que aqueles com informações indisponíveis ou desconhecidas foram codificados com um “?” (Platnick *et. al.*, 1995).

Os caracteres multiestados foram analisados como não-ordenados (Fitch, 1971), visto que não existem propostas prévias quanto às transformações de estados dos caracteres utilizados, além de não existirem estudos ontogenéticos com o grupo (Scotland & Pennington, 2000).

4.4.4. Análise de dados

As relações filogenéticas foram estudadas de acordo com o método cladístico, seguindo os critérios de máxima parcimônia proposto por Hennig (1966) e revisado por Kitching *et. al.* (1998), Schuh (2000) e Amorim (2002). Os dados selecionados para análise, levantados durante o estudo da morfologia de cada espécie, foram transpostos em uma matriz do software Mesquite 2.74 (Maddison & Maddison, 2010). A polarização dos caracteres seguiu o método de comparação com grupo externo e o enraizamento, assim como a polarização, foi realizado *a posteriori* de acordo com Nixon & Carpenter (1993).

A matriz de dados foi analisada com o programa TNT – “*Tree analysis using New Technology*” (Goloboff *et. al.*, 2008). Testes assumindo pesos iguais e diferentes dos caracteres foram realizados. A pesagem dos caracteres seguiu o método de pesagem implícita. Este é um método não interativo, que não depende de estimativas iniciais de pesos e que atribui pesos aos caracteres durante a busca por árvores. O método, portanto, não necessita de nenhuma hipótese prévia de pesos dos caracteres como acontece nos métodos de pesagem *a priori*, nem de uma topologia gerada por uma análise inicial, em que geralmente os caracteres recebem pesos iguais, como ocorre no método de pesagem sucessiva (Legg, 2013).

Na pesagem implícita o peso dos caracteres depende do valor da constante de concavidade “*k*”. A atribuição de pesos para os caracteres foi determinada pela equação de Goloboff, $f = k / (e+k)$, em que “*f*” é a medida de *fitness* de cada caráter, “*e*” representa o número de passos extras em um cladograma e “*k*” é a constante de concavidade (Goloboff, 1993). Na pesagem implícita quanto maior o valor atribuído ao *k* mais a pesagem se aproxima do método de pesagem uniforme (Mirande, 2009). Segundo (Goloboff, 1993) não existe um

critério geral para determinar qual(is) o(s) valor(res) de k deve(m) ser utilizado(s) na análise. A escolha dos valores da constante de concavidade está possivelmente ligada aos dados da matriz. Foi utilizado o script *propk.run*, desenvolvido por Salvador Arias (Universidad de Tucumán – CONICET), para encontrar o intervalo de valores “apropriados” para o k da matriz de dados. O intervalo encontrado para k foi de 4 a 8. No presente trabalho, foram utilizados os valores 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 25, 50, 250 e 1000 para a constante de concavidade. Os valores testados para o k que não pertencem ao intervalo gerado pelo *propk.run* foram realizados somente com o intuito de avaliar as possíveis mudanças nas topologias dos cladogramas.

Alguns autores são contrários ao uso de pesagem de caracteres sob o argumento de que a pesagem fere o princípio da parcimônia (Watrous & Wheeler, 1981; Maddison *et. al.*, 1984). Primeiramente, o uso da pesagem uniforme pode ser visto, tecnicamente, como um caso particular de pesagem implícita, em que é atribuído um valor alto ao k . Segundo, a pesagem implícita é realizada durante a análise e propõe que sejam dados pesos as dissonâncias encontradas nas hipóteses primárias de homologia. Essa proposta não fere ao princípio da parcimônia que se baseia na minimização de hipóteses *ad hoc*. No caso de estudos filogenéticos as hipóteses *ad hoc* seriam as homoplasias (De Medeiros, 2011).

As buscas heurísticas foram conduzidas utilizando o método “*Stepwise Addition*” com o TBR (*Tree bisection and reconnection*), pois outros métodos heurísticos seriam inviáveis devido ao tamanho da matriz de dados. Foram utilizadas 1000 réplicas para cada análise e 100 árvores salvas por replicação. Ramos com comprimento igual a zero foram colapsados com intuito de evitar o aparecimento de clados sem sustentação por sinapomorfias.

Os caracteres foram mapeados através do software WinClada (Nixon, 2002). A discussão dos cladogramas foi realizada segundo a otimização ACCTRAN (*accelerated transformation*), pois segundo De Pinna (1991) é a forma de otimização que melhor preserva as hipóteses de homologia primária.

A estabilidade dos cladogramas obtidos foi avaliada utilizando o suporte de Bremer (Bremer, 1994).

5. Resultados e discussão

5.1. Lista de caracteres

A análise cladística contou com 82 caracteres: dois de cabeça, 65 de asas, dois de tórax, um de abdômen (externo), oito de genitália masculina e quatro de genitália feminina (matriz de caracteres na Tabela 4).

Optou-se por priorizar caracteres de machos, pois de modo geral apresentaram maior número de espécimes depositados nas coleções. No entanto, alguns caracteres de fêmeas foram utilizados devido ao dimorfismo sexual presente na seção *Atlides*.

Cada caráter listado apresenta, respectivamente, o número de passos (l), índice de consistência (ci) e índice de retenção (ri), resultados da árvore de consenso estrito sem pesagem de caracteres e com pesagem implícita ($k = 3, 4, 5, 6, 7, 8$ e 10), nos casos em que os índices foram diferentes.

Cabeça

1. Macho, frontoclípeo, coloração (Tabela 3):

- (0) verde esmeralda
- (1) verde limão
- (2) verde escuro
- (3) verde amarelado
- (4) turquesa
- (5) alaranjada
- (6) castanha

l= 6, ci= 100, ri= 100

2. Macho, área paraocular, coloração (Tabela 3):

- (0) verde esmeralda
- (1) verde limão
- (2) verde escuro
- (3) verde amarelado
- (4) branca
- (5) azulada

l= 7, ci= 71, ri= 89

Asas

3. Macho, asa anterior, face ventral, coloração base (Tabela 3, Figs. 2-9):

- (0) verde esmeralda
- (1) verde limão
- (2) verde musgo
- (3) verde escuro
- (4) verde amarelado
- (5) verde oliva
- (6) lilás
- (7) castanha
- (8) azulada

l= 12, ci= 58, ri= 82

4. Macho, asa posterior, face ventral, coloração base (Tabela 3, Figs. 2-9):

- (0) verde esmeralda
- (1) verde limão
- (2) verde musgo (castanho esverdeado)
- (3) verde escuro
- (4) verde oliva
- (5) verde amarelado
- (6) lilás
- (7) castanha

l= 10, ci= 70, ri= 88

5. Macho, asa anterior, margem externa, inclinação (Figs. 10b, 11, 13-18):

- (0) reta
- (1) obtusa

l= 1, ci= 100, ri= 100

6. Macho, asa anterior, margem costal, inclinação (Figs. 10b, 11, 13-18):

- (0) reta
- (1) arqueada
- (2) levemente arqueada

l= 3, ci= 66, ri= 75

7. Macho, asa anterior, ápice, células R2-M1, forma (Figs. 10b, 11, 13-18):

- (0) ângulo reto
- (1) ângulo agudo
- (2) ângulo obtuso, com curvatura acentuada
- (3) ângulo obtuso

l= 10, ci= 30, ri= 46

8. Macho, asa anterior, face dorsal, órgão sexual secundário (Figs. 12, 13-18):

- (0) ausente
- (1) presente

l= 6, ci= 16, ri= 58

l= 7, ci= 14, ri= 50

9. Asa anterior, face dorsal, órgão sexual secundário, tipo (Figs. 12, 13-18):

- (0) simples
- (1) duplo
- (2) triplo
- (3) quadrúplo

l= 5, ci= 60, ri= 75

10. Asa anterior, face dorsal, órgão sexual secundário dentro da célula discal (Figs. 10, 13-18):

- (0) ausente
- (1) presente

l= 3, ci= 33, ri= 84

11. Asa anterior, face dorsal, órgão sexual secundário dentro da célula discal, tipo (Figs. 13-18):

- (0) simples
- (1) duplo

l= 1, ci= 100, ri= 100

12. Asa anterior, face dorsal, órgão sexual secundário em forma de barra achatada, fora da célula discal, entre as veias M3 e M1 (Figs. 6e, 6f):

- (0) ausente

(1) presente

l= 1, ci= 100, ri= 100

13. Asa anterior, face dorsal, superfície do órgão sexual secundário (Figs. 2-9):

(0) desprovida de escamas

(1) com aglomerado de escamas cobrindo parte do órgão

(2) com aglomerado de escamas cobrindo todo o órgão

(3) com escamas dispersas cobrindo todo o órgão

l= 3, ci= 100, ri= 100

14. Macho, asa anterior, face ventral, região entre a margem costal e a veia Sc (Figs. 2-10):

(0) desprovida de mácula vermelha

(1) com mácula vermelha (ex: Fig. 3d)

l= 1, ci= 100, ri= 100

15. Macho, asa anterior, face ventral, região entre a margem costal e a veia Sc, mácula vermelha, tamanho (Figs. 2-10):

(0) curta (como um "ponto" na base da asa) (ex: Fig. 3d)

(1) longa (atinge 1/3 do comprimento da margem costal) (ex: Fig. 2e)

l= 1, ci= 100, ri= 100

16. Macho e fêmea, asa posterior, face ventral, região entre a margem costal e a veia Sc+R1, mácula vermelha (Figs. 2-10):

(0) ausente

(1) presente (ex: Fig. 2e)

l= 1, ci= 100, ri= 100

17. Macho e fêmea, asa posterior, face ventral, região entre a margem costal e a veia Sc+R1, mácula vermelha, tamanho (Figs. 2-10):

(0) longa (atinge 1/3 do comprimento da margem costal) (ex: Fig. 2d)

(1) curta (como um "ponto" na base da asa) (ex: Fig. 3f)

l= 1, ci= 100, ri= 100

18. Macho e fêmea, asa posterior, face ventral, célula 3A-2A, mácula vermelha (Figs. 2-10):

(0) ausente

(1) presente

l= 1, ci= 100, ri= 100

19. Macho e fêmea, asa posterior, face ventral, célula 3A-2A, mácula vermelha, tamanho (Figs. 2-10):

(0) longa (atinge 1/3 do comprimento da célula)

(1) curta (como um "ponto" na base da asa)

l= 1, ci= 100, ri= 100

20. Macho e fêmea, asa anterior, face ventral, mácula vermelha na célula discal (caráter proposto por Bálint & Faynel, 2008) (Figs. 2-10):

(0) ausente

(1) presente (Figs. 2d,e)

l= 1, ci= 100, ri= 100

21. Macho e fêmea, asa posterior, face ventral, mácula vermelha na célula discal (caráter proposto por Bálint & Faynel, 2008) (Figs.2-10):

(0) ausente

(1) presente

l= 1, ci= 100, ri= 100

22. Macho, asa anterior, face ventral, base, célula discal e veia CuA2, escamas iridescentes azuladas (Figs. 2-10):

(0) ausentes

(1) presentes (ex: Fig. 7a)

l= 10, ci= 10, ri= 43

l= 11, ci= 9, ri= 37

23. Fêmea, asa anterior, face ventral, base, célula discal e veia CuA2, escamas iridescentes azuladas (Figs. 2-10):

(0) ausentes

(1) presentes

l= 1, ci= 100, ri= 100

24. Macho, asa anterior, face ventral, banda submarginal (Figs. 2-10):

(0) ausente

(1) presente

l= 9, ci= 11, ri= 55

25. Macho, asa anterior, face ventral, banda submarginal, coloração (Figs. 2-9):

(0) preta

(1) castanha

(2) azulada

(3) máculas pretas com contorno esbranquiçado

(4) esverdeada

(5) esbranquiçada

l= 6, ci= 83, ri= 90

26. Fêmea, asa anterior, face ventral, banda submarginal (Figs. 2-10):

(0) ausente

(1) presente

l= 8, ci= 12, ri= 53

l= 7, ci= 14, ri= 60

27. Fêmea, asa anterior, face ventral, banda submarginal, coloração (Figs. 2-9):

(0) preta

(1) castanha

(2) máculas pretas com contorno esbranquiçado

(3) esverdeada

l= 5, ci= 60, ri= 71

l= 4, ci= 75, ri= 85

28. Macho, asa anterior, face ventral, banda pós-mediana (Figs. 2-10):

(0) ausente

(1) presente

l= 5, ci=20, ri= 71

l= 4, ci= 25, ri= 78

29. Macho, asa anterior, face ventral, banda pós-mediana, padrão (Figs. 2-9):

- (0) linear (exemplo na Fig. 6b)
- (1) com porção central, M1-CuA1, deslocada distalmente (Fig. 2d, 2e)
- (2) máculas arredondadas afastadas (Fig. 3a, 3b, 3c)
- (3) tracejada (exemplo na Fig. 7d)

l= 4, ci= 75, ri= 92

30. Macho, asa anterior, face ventral, banda pós-mediana, coloração (Figs. 2-9):

- (0) máculas pretas com contorno esbranquiçado
- (1) máculas brancas com contorno castanho
- (2) castanha
- (3) preta
- (4) azulada
- (5) esverdeada
- (6) preta com escamas esverdeadas

l= 7, ci= 85, ri= 93

31. Fêmea, asa anterior, face ventral, banda pós-mediana (Figs. 2-10):

- (0) ausente
- (1) presente

l= 3, ci= 33, ri= 81

32. Fêmea, asa anterior, face ventral, região submarginal, escamas esbranquiçadas (caráter modificado de Robbins *et. al.*, 2012) (Figs. 4d, 4e)

- (0) ausente
- (1) presente

l= 1, ci= 100, ri= 100

33. Fêmea, asa anterior, face ventral, banda pós-mediana, forma (Figs. 2-9):

- (0) reta (Fig. 6a)
- (1) formando um "V" próximo à veia CuA2 (Fig. 6c)
- (2) máculas arredondadas afastadas (Figs. 3a,b,c)
- (3) fragmentos entre margem costal e a veia CuA2 deslocados distalmente (Figs. 2d,e)
- (4) fragmentos nas células M3-CuA1 e CuA1-CuA2 deslocados externamente (Fig.8a)

(5) fragmentos desde a margem costal até M1 deslocados basalmente

l= 7, ci= 71, ri= 71

34. Macho, asa anterior, face ventral, banda da célula discal (Figs. 2-10):

(0) ausente

(1) presente

l= 4, ci= 25, ri= 66

35. Macho, asa anterior, face ventral, banda da célula discal, coloração (Figs. 2-9):

(0) preta

(1) castanha

(2) verde

l= 2, ci= 100, ri= 100

36. Fêmea, asa anterior, face ventral, ápice, escamas brancas dispersas (Figs. 2-9, 19a,b):

(0) ausentes

(1) presentes

l= 2, ci= 50, ri= 87

l= 1, ci= 100, ri= 100

37. Macho, asa anterior, surgimento da veia R2 (Figs. 10, 13-18):

(0) ápice da célula discal (Fig. 16i)

(1) lateral da célula discal (Fig. 17g)

l= 6, ci= 16, ri= 68

l= 7, CIC= 14, ri= 62

38. Macho, asa anterior, surgimento da veia R3 (caráter proposto por Robbins *et. al.*, 2012) (Figs.10, 13-18):

(0) da célula discal (Fig. 14a)

(1) de um ramo ligado à célula discal (Fig. 15i)

l= 8, ci= 12, ri= 58

l= 9, ci= 11, ri= 52

39. Fêmea, asas anterior e posterior, face dorsal, coloração (Figs. 2-9):

(0) azulada

(1) castanha

l= 3, ci= 33, ri= 50

40. Macho, asa posterior, veia CuA2, extremidade do prologamento de asa, escamas brancas (Fig.10a,b):

(0) ausentes

(1) presentes

l= 1, ci= 100, ri= 100

41. Macho, asa posterior, faces dorsal e ventral, célula CuA2-CuA1, mácula submarginal (Figs. 2-10, 19c,d)

(0) ausente

(1) presente

l= 4, ci= 25, ri= 62

42. Macho, asa posterior, faces dorsal e ventral, célula CuA1-CuA2, mácula submarginal, forma (Figs. 10, 19c,d):

(0) arredondada

(1) triangular

l= 1, ci= 100, ri= 100

43. Macho, asa posterior, face ventral, venação visível, coberta por escamas pretas (caráter modificado de Bálint, 2003):

(0) ausente

(1) presente (Figs. 3e, 3f)

l= 2, ci= 50, ri= 0

44. Macho, asa posterior, face ventral, margem interna, linha azulada/esbranquiçada:

(0) ausente

(1) presente (Figs. 2d, 2e, 3d, 3e, 10b)

l= 1, ci= 100, ri= 100

45. Fêmea, asa posterior, face ventral, região central, mácula rosa (caráter proposto por D' Abrera, 1995):

(0) ausente

(1) presente (Figs. 4a, 4b)

l= 1, ci= 100, ri= 100

46. Macho, asa posterior, banda pós-mediana: (Figs. 2-10)

(0) ausente

(1) presente

l= 2, ci= 50, ri= 75

47. Macho, asa posterior, banda pós-mediana, comprimento (Figs. 2-9):

(0) completa (desde a região anal até a margem costal) (Fig. 4c)

(1) incompleta (não atinge a margem costal) (Fig. 4a)

l= 1, ci= 100, ri= 100

48. Macho, asa posterior, face ventral, banda pós-mediana, padrão (Figs. 2-9):

(0) descontínua (Fig. 7d)

(1) máculas agregadas (padrão *Brangas*) (Figs. 2d, 2e)

(2) máculas arredondadas afastadas (padrão *Pseudolycaena*) (Figs. 3a, 3b, 3c)

(3) contínua (Fig. 6b)

l= 4, ci= 75, ri= 93

49. Macho, asa posterior, face ventral, banda pós-mediana, estrutura:

(0) conspícua (Fig. 6a)

(1) inconspícua (Figs. 8b, 8c)

l= 1, ci= 100, ri= 100

50. Macho e fêmea, asa posterior, face ventral, banda pós-mediana deslocada em direção à base (Figs. 2-9):

(0) ausente

(1) presente

l= 1, ci= 100, ri= 100

51. Macho, asa posterior, face ventral, banda pós-mediana unindo-se à banda submarginal na veia CuA2 (caráter proposto por Bálint *et. al.*, 2007):

(0) ausente

(1) presente (Fig. 6c,d)

l= 2, ci= 50, ri= 50

52. Macho, asa posterior, face ventral, banda pós-mediana, região entre a margem interna e a veia CuA1, forma (Figs. 2-9):

(0) forma um "W" (Fig. 6d)

(1) forma um "V" (Fig. 5b)

(2) curva (Fig. 7a)

(3) reta (Fig. 4a)

(4) atingindo até 3A (Fig. 9g)

l= 5, ci= 80, ri= 93

l= 7, ci= 57, ri= 80

53. Macho, asa posterior, face ventral, banda pós-mediana, segmento da célula Sc+R1-Rs, localização (Figs. 2-10):

(0) deslocada basalmente

(1) deslocada basalmente, junto à base da asa

(2) linear com o resto da banda pós-mediana

l= 3, ci= 66, ri= 93

l= 2, ci= 100, ri= 100

54. Macho, asa posterior, face ventral, banda da célula discal (Figs. 2-10):

(0) ausente

(1) presente

l= 7, ci= 14, ri= 45

55. Macho, asa posterior, face ventral, banda da célula discal, coloração (Figs. 2-9):

(0) preta

(1) castanha

(2) azulada

l= 3, ci= 66, ri= 75

56. Macho, asa posterior, face ventral, região submarginal, banda avermelhada:

(0) ausente

(1) presente (Figs. 2b, c)

l= 2, ci= 50, ri= 0

l= 1, ci= 100, ri= 100

57. Fêmea, asa posterior, face ventral, região submarginal, banda avermelhada (Figs. 2a, 2b, 2c):

(0) ausente

(1) presente (Figs. 2a, b, c)

l= 1, ci= 100, ri= 100

58. Macho, asa posterior, face dorsal, dobra na região central da margem interna (Fig.10b):

(0) ausente

(1) presente (Figs. 16e, f)

l= 1, ci= 100, ri= 100

59. Macho, asa posterior, célula CuA2-2A, dobra da membrana da asa (Figs. 10, 13-18):

(0) ausente

(1) presente

l= 5, ci= 20, ri= 69

l= 6, ci= 16, ri= 61

60. Macho, asa posterior, célula CuA2-2A, margem anterior da dobra da membrana da asa, localização (Figs. 10, 13-18):

(0) próximo à base da asa

(1) distante da base da asa, na origem de CuA1

(2) distante da base da asa, mas antes da origem de CuA1

l= 2, ci= 100, ri= 100

61. Macho, asa posterior, célula CuA2-2A, margem posterior da dobra da membrana da asa, localização (Figs. 10, 13-18):

(0) antes da origem de CuA1

(1) na origem de CuA1

- (2) além da origem de M2
 - (3) até a banda pós-mediana
 - (4) até a banda submarginal
- l= 7, ci= 57, ri= 57**

62. Asa posterior, célula CuA2-2A, dobra da membrana da asa, androcônias (Figs. 10, 13-18):

- (0) ausentes
 - (1) presentes
- l= 5, ci= 20, ri= 73**

63. Macho, asa posterior, face ventral, célula 2A-3A, órgão sexual secundário (Figs. 10, 13d, 13e):

- (0) ausente
 - (1) presente
- l= 1, ci= 100, ri= 100**

64. Asa posterior, região anal, fissura (Figs. 19e, 19f):

- (0) ausente
 - (1) presente
- l= 1, ci= 100, ri= 100**

65. Asa posterior, região anal, fissura, tamanho (Figs. 2-10):

- (0) não atinge a região submarginal
 - (1) atinge a região submarginal
 - (2) atinge a região pós-mediana
- l= 2, ci= 100, ri= 100**

66. Macho, asa posterior, estrutura lobo-anal, forma (Figs. 19e, 19f):

- (0) arredondada
 - (1) triangular
- l= 1, ci= 100, ri= 100**

67. Macho, asa posterior, projeção da asa, número (Figs. 2-10):

- (0) três prolongamentos (M2-M3, M3-CuA1, CuA1-CuA2)

- (1) dois prolongamentos (M3-CuA1, CuA1-CuA2)
 - (2) dois prolongamentos (M3-CuA1, CuA1-CuA2) e um “stub”¹ (M2-M3)
 - (3) um prolongamento (CuA1-CuA2)
 - (4) um prolongamento (CuA1-CuA2) e um "stub" (M3-CuA1)
- l= 10, ci= 40, ri= 72**
- l= 11, ci= 36, ri= 68**

Tórax

68. Macho, tórax, máculas arredondadas esbranquiçadas/ azuladas:

- (0) ausentes
- (1) presentes

l= 1, ci= 100, ri= 100

69. Macho, tórax coberto por cerdas brancas:

- (0) ausente
- (1) presente

l= 1, ci= 100, ri= 100

Abdômen

70. Macho, abdomen, face ventral, coloração (Tabela 3, Figs. 2-9):

- (0) amarelada
- (1) castanha
- (2) alaranjada
- (3) branca

l= 7, ci= 42, ri= 77

l= 6, ci= 50, ri= 83

Genitália masculina

71. Valva, margem posterior, vista lateral (Fig. 20):

- (0) digitiforme
- (1) arredondada
- (2) triangular

¹ stub: projeção de membrana curto na veia Cu1, sem escamas brancas na porção terminal

l= 7, ci= 28, ri= 77

72. Valva, face ventral, projeção delgada surgindo da região central e terminando além da extremidade posterior (Fig. 20):

(0) ausente

(1) presente

l= 1, ci= 100, ri= 100

73. Saco, comprimento (cm):

(0) curto (0.05-0.07)

(1) médio (0.11-0.20)

(2) longo (0.30 - 0.40)

l= 4, ci= 50, ri= 83

l= 5, ci= 40, ri= 75

74. Órgão-escova (Fig. 21):

(0) ausente

(1) presente

l= 3, ci= 33, ri= 66

75. Órgão-escova, vista lateral, comprimento (caráter modificado de Bálint *et. al.*, 2007) (Fig. 21):

(0) margem anterior não atinge a extremidade do vínculo

(1) margem anterior atinge a extremidade do vínculo

(2) margem anterior vai além do vínculo

(3) margem anterior atinge o saco

l= 12, ci= 25, ri= 47

76. Vínculo, projeção dorsal (Fig. 20):

(0) ausente

(1) presente

l= 2, ci= 50, ri= 75

77. Vínculo, projeção dorsal, localização:

- (0) próximo à base dos órgãos-escova
- (1) na região central dos órgãos-escova

l= 1, ci= 100, ri= 100

78. Tegumen, projeção ventral (Fig. 20):

- (0) ausente
- (1) presente

l= 5, ci= 20, ri= 33

Genitália feminina

79. Duto da bolsa copuladora, formato (Fig. 22):

- (0) reto
- (1) em forma de "S"

l= 1, ci= 100, ri= 100

80. Duto da bolsa copuladora, região posterior, área membranosa (Fig. 22):

- (0) ausente
- (1) presente

l= 3, ci= 33, ri= 86

81. Duto da bolsa copuladora, área membranosa, constrição:

- (0) presente
- (1) ausente
- (2) presente, porém mais estreita na região central da área (Fig. 22c)

l= 2, ci= 100, ri= 100

82. Duto da bolsa copuladora, base, região lateral, processo esclerotizado (Fig. 22):

- (0) ausente
- (1) presente

l= 3, ci= 33, ri= 85

5.2. Análises do tipo I

As análises do tipo I foram realizadas utilizando as espécies *Paiwarria telemus*, *Lamasina draudti*, *Evenus regalis*, *Brangas caranus* e *Brangas getus* como grupos externos, com enraizamento em *Paiwarria telemus*, visto que algumas espécies da seção *Brangas* pertenceriam à seção *Atlides* (*sensu* Quental, 2008).

A análise utilizando pesagem uniforme de caracteres resultou em três cladogramas mais parcimoniosos (Figs. 23-25) com $L = 296$, $Ci = 50$ e $Ri = 78$. A árvore de consenso estrito (Fig. 26) apresenta $L = 297$, $Ci = 50$ e $Ri = 78$. A única diferença na topologia dos cladogramas mais parcimoniosos encontra-se no clado do gênero *Arcas*, no relacionamento entre as espécies *A. gozmanyi*, *A. jivaro* e *A. alleluia*.

Os resultados mostram que as duas espécies selecionadas do gênero *Brangas* (*B. caranus* e *B. getus*) pertencem à seção *Atlides*, formando um grupo monofilético com as espécies do gênero *Atlides*. Assim, a seção *Atlides* como foi primeiramente proposta, composta por *Atlides*, *Pseudolycaena*, *Arcas* e *Theritas*, não forma um grupo monofilético. É possível ainda observar a existência de alguns grupos monofiléticos que delimitam gêneros válidos, como *Brangas*, *Atlides*, *Pseudolycaena* e *Arcas*. Vale resaltar que não foram utilizadas todas as espécies descritas de *Brangas* e *Atlides*, fazendo-se necessária uma análise completa dos dois gêneros para testar este resultado. A monofilia do gênero *Theritas* não é corroborada. *Theritas* precisa, portanto, de um rearranjo de suas espécies. Segundo a análise, *Theritas* forma três grupos monofiléticos: “grupo *mavors*”, formado por *T. mavors* (Hübner, 1818), *T. triquetra* (Hewitson, 1865), *T. drucei* (Lathy, 1926), *T. paupera* (C. Felder & R. Felder, 1865) e *T. harrietta* (Weeks, 1901), esse formando um grupo monofilético com o gênero *Arcas*; “grupo *crines*”, formado por *T. crines* (Druce, 1907), *T. boliboyerus* (Bálint & Wojtusiak, 2006), *T. dabrerus* (Bálint, 2002), *T. danaus* (C. Felder & R. Felder, 1865) e *T. margaritacea* (Draudt, 1919); e “grupo *lisus*”, formado por *T. lisus* (Stoll, 1790), *T. viresco* (H.H. Druce, 1907), *T. silma* n.sp. (Martins & Robbins, nova espécie), *T. espiritosanto* (Bálint & Moser, 2007), *T. chaluma* (Jones, 1912), *T. acontius* (Goodson, 1945), *T. hemon* (Cramer, 1775), *T. phegeus* (Hewitson, 1865), *T. augustula* (Kirby, 1877), *T. arene* (Goodson, 1945), *T. monica* (Hewitson, 1867), *T. augustinula* (Goodson, 1945), *T. theocritus* (Fabricius, 1793), *T. deniva* (Hewitson, 1874) e *T. curitibaensis* (Johnson, 1992).

A análise utilizando pesagem implícita foi realizada com os valores 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 25, 50, 250 e 1000 para a constante de concavidade k . Foi gerado um único cladograma com $L = 299$, $Ci = 50$ e $Ri = 78$ para o k igual a 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 (Fig. 27). O cladograma recupera alguns grupos monofiléticos gerados nos cladogramas com pesagem uniforme de

caracteres, como os clados dos gêneros *Arcas*, *Brangas*, *Atlides*, *Pseudolycaena*, os três grupos de *Theritas*, além do clado ((*Pseudolycaena* (*Brangas*, *Atlides*)) “grupo *lisus*”). Algumas relações entre esses grupos, no entanto, não são congruentes com os cladogramas gerados na pesagem uniforme. O gênero *Arcas* aparece como grupo irmão do restante da seção e o “grupo *mavors*” ocupa a posição de grupo irmão do clado ((*Pseudolycaena* (*Brangas*, *Atlides*)) “grupo *lisus*”). Para k igual a 25, 50, 250 e 100 também foi gerada uma única árvore, com $L = 296$, $Ci = 50$, $Ri = 78$. O cladograma gerado é igual ao primeiro cladograma resultado da análise com pesagem uniforme (Fig. 23).

O suporte Bremer calculado resultou, para a maioria dos clados, valores relativamente baixos (Fig. 26). Matrizes com uma quantidade grande de caracteres, como ocorre em análises com dados moleculares, apresentam valores mais altos de suporte Bremer quando comparados com matrizes com “poucos” caracteres, como ocorre em análises morfológicas. Não é sensato, portanto, interpretar valores baixos de suporte em cladogramas resultados de dados morfológicos como indicação de um baixo grau de confiabilidade (Reis, 2008). Deste modo, optou-se por discutir os clados com base no número de sinapomorfias apresentadas.

5.3. Análises do tipo II

O gênero *Pseudolycaena* foi utilizado como grupo externo nas análises do tipo II. A escolha de *Pseudolycaena* se deve ao fato de que todos os resultados de Quental (2008), utilizando diferentes métodos (máxima parcimonia, máxima verossimilhança e análise bayesiana), mostram o gênero como grupo irmão do restante da seção *Atlides*.

Nas análises utilizando pesagem uniforme de caracteres foram encontradas duas árvores mais parcimoniosas com $L = 264$, $Ci = 51$ e $Ri = 79$. Analisando a árvore de consenso estrito (Fig. 28) ($L = 265$, $Ci = 51$, $Ri = 79$) pode-se verificar que os grupos monofiléticos gerados nas análises do tipo I foram recuperados. A diferença entre as topologias dos cladogramas mais parcimoniosos mantém-se no clado do gênero *Arcas*, no relacionamento entre as espécies *A. gozmanyi*, *A. jivaro* e *A. alleluia*.

Nas análises com pesagem implícita foram testados os mesmos valores de k usados para as análises do tipo I. Para k igual a 3 foi gerado um único cladograma com $L = 266$, $Ci = 51$, $Ri = 79$ (Fig. 29). O cladograma segue o mesmo padrão encontrado no resultado da análise do tipo I com pesagem uniforme. Para k igual 4, 5, 6, 7, 8 e 10 foi gerado um cladograma com $L = 266$, $Ci = 51$, $Ri = 79$ (Fig. 30). O cladograma gerado possui algumas congruências com os demais cladogramas resultados de outras análises, porém nesta proposta

alguns táxons encontram-se em novos posicionamentos, como é o caso da espécie *Theritas lisus* e do “grupo *crines*”. Para k igual a 25, 50, 250 e 1000 foi gerada uma única árvore mais parcimoniosa de mesma topologia resultado da análise com pesagem uniforme de caracteres e *Pseudolycaena marsyas* como grupo externo (Fig. 28).

5.4. Considerações sobre a análise cladística

A discussão das análises cladísticas foram baseadas principalmente na árvore de consenso estrito sem pesagem de caracteres (Fig. 26) e com pesagem de caracteres para o k igual a 4, 5, 6, 7 e 8 (Fig. 27) da análise tipo I. A escolha dos cladogramas da análise do tipo I ocorreu por serem resultados de análises de matriz completa, em que todos os táxons (grupo interno e externo) estão presentes. Contudo, comentários sobre grupos recuperados em outros cladogramas das análises tipo II também são realizados.

5.5. Gênero *Brangas* Hübner, 1819

As duas espécies escolhidas do gênero *Brangas* (*B. caranus*, *B. getus*) aparecem nos cladogramas como um grupo monofilético nas análises tipo I e tipo II, suportado por: (6) margem costal das asas anteriores de machos reta, (15) mácula vermelha longa entre a margem costal e a veia Sc na face ventral das asas anteriores de machos, (20) mácula vermelha atingindo a célula discal na face ventral das asas anteriores de machos e fêmeas, (21) mácula vermelha atingindo a célula discal na face ventral das asas posteriores de machos e fêmeas, (29) banda pós-mediana das asas anteriores de machos com porção central, M1-CuA1, deslocada distalmente, (63) presença de órgão sexual secundário na célula 2A-3A, na face ventral das asas posteriores de machos, (65) fissura anal das asas posteriores de machos não atinge a região submarginal, (71) margem posterior da valva digitiforme (Fig. 20a), (73) saco curto (0.05 - 0.07mm) e (75) margem anterior do órgão-escova atinge o saco.

O gênero *Brangas* estabelecido por Hübner em 1819 foi primeiramente caracterizado como um grupo de cinco espécies (*B. pelops* Stoll, 1781; *B. dydimaon* Cramer, 1777; *B. syncellus* Dyar, 1916 e *B. bitias* Cramer, 1777), apresentando máculas vermelho-sangue nas asas em regiões próximas ao tórax e máculas brancas nas asas. Essa caracterização, no entanto, mostrou-se muito generalista e hoje sabe-se que o gênero não delimitava um grupo monofilético da forma como havia sido proposto por Hübner.

Godman & Salvin (1887) e Draudt (1919-1920) não seguiram as classificações de Hübner para os gêneros *Brangas* e *Atlides*. Draudt (*op. cit.*) incluiu a espécie-tipo e demais espécies “semelhantes” no gênero *Thecla* Fabricius, 1807 (espécie tipo: *Papilio betulae* Linnaeus, 1758), unindo assim *Brangas* e *Atlides*. Posteriormente, Hemming (1967) formalizou a sinonimização de *Brangas*.

Trabalhos mais recentes como o de Eliot (1973), Brown (1993) e D’Abrera (1995) consideram o gênero *Brangas* um grupo monofilético válido. No entanto, foram utilizados somente duas das 18 espécies do gênero, sendo necessário a realização de um estudo mais completo sobre o gênero para que possam ser feitas inferências filogenéticas mais conclusivas.

5.6. Gênero *Atlides* Hübner, 1819

As três espécies escolhidas do gênero *Atlides* (*A. halesus*, *A. polybe*, *A. cosa*) formaram um grupo monofilético em todas as análises tipo I e tipo II. Na árvore de consenso estrito (Fig. 26) e com pesagem implícita para o k igual a 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 (Fig. 27), o gênero é suportado por: (7) ápice das asas anteriores formam cerca de um ângulo reto, (8) presença de órgão sexual secundário nas asas anteriores, (17) presença de mácula vermelha curta na região entre a margem costal e a veia Sc+R1 na face ventral das asas posteriores, (19) presença de mácula vermelha curta na célula 2A-3A na face ventral das asas posteriores, (30) banda pós-mediana castanha nas asas anteriores de macho, (33) banda pós-mediana das asas anteriores de fêmeas com segmentos desde a margem costal até M1 deslocados basalmente, (43) presença de escamas pretas cobrindo a venação das asas posteriores de machos, (46) ausência de banda pós-mediana nas asas posteriores de machos e (70) face ventral do abdômen de machos alaranjada. Alguns caracteres tiveram mudanças secundárias de estado, como por exemplo, o surgimento de ápice triangular nas asas anteriores de *A. halesus*.

Dentre as três espécies de *Atlides* selecionadas para o presente trabalho, tem-se que *A. halesus* e *A. polybe* são filogeneticamente mais próximas que *A. cosa* em todas as análises do tipo I e do tipo II (Figs. 23-30). Porém, assim como em *Brangas*, é necessária a realização de estudos cladísticos utilizando um maior número de espécies do gênero, para que possam ser feitas novas inferências sobre relacionamentos.

O gênero *Atlides* forma um grupo monofilético com o gênero *Brangas*, como já mencionado. Este grupo, por sua vez, forma um clado com o gênero *Pseudolycaena* suportado por nove sinapomorfias não-homoplásticas e cinco homoplásticas na árvore de consenso

estrito sem pesagem (Fig. 26) e nove sinapomorfias não-homoplásticas e três homoplásticas na árvore com pesagem (Fig. 27).

5.7. Gênero *Pseudolycaena* Wallengren, 1858

O gênero *Pseudolycaena* forma um grupo monofilético e é o grupo irmão do clado formado por *Brangas* e *Atlides* em todos os cladogramas das análises tipo I (Figs. 23-27). As sinapomorfias que sustentam a monofilia do gênero são: (1) frontoclípeo de machos de coloração castanha, (5) margem externa das asas anteriores obtusa, (6) margem costal das asas anteriores levemente arqueada em machos, (7) ápice formando um ângulo agudo, (25) banda submarginal das asas anteriores de machos formada por máculas pretas com contorno esbranquiçado, (27) banda submarginal das asas anteriores de fêmeas formada por máculas pretas com contorno esbranquiçado, (29) banda pós-mediana das asas anteriores de machos com máculas arredondadas afastadas, (48) banda pós-mediana das asas posteriores de machos com máculas arredondadas afastadas, (69) machos com tórax coberto por cerdas brancas, (70) abdômen de machos de coloração branca em vista ventral. O gênero também é suportado pela sinapomorfia homoplástica (41) presença de mácula submarginal na célula CuA1-CuA2 das asas posteriores de machos e fêmeas, presente também no clado do gênero *Arcas*.

Considerando-se que existem três espécies de *Pseudolycaena* (segundo Robbins, *in prep.*), tem-se que *P. damo* é mais próximo de *P. dorcas* que de *P. marsyas*. O clado (*P. damo*, *P. dorcas*) é sustentado pela perda do órgão-escova na genitália masculina.

O clado que une os gêneros *Pseudolycaena*, *Brangas* e *Atlides* ((*P. marsyas* (*P. damo*, *P. dorcas*)) ((*B. caranus*, *B. getus*) (*A. cosa* (*A. halesus*, *A. polybe*)))) (Figs. 26, 27) é suportado por nove sinapomorfias não-homoplásticas e cinco homoplásticas: (1) frontoclípeo de machos de coloração alaranjada, (2) área paraocular de machos de coloração branca, (3) face ventral das asas anteriores de machos de coloração lilás, (4) face ventral das asas posteriores de machos de coloração lilás, (9) órgão sexual secundário da face dorsal duplo, (33) banda pós-mediana das asas anteriores de fêmeas com máculas arredondadas afastadas, (34) presença de banda da célula discal na face ventral das asas anteriores de machos, (48) banda pós-mediana das asas anteriores de machos com máculas agregadas (padrão do gênero *Brangas*), (53) segmento da célula Sc+R1/Rs da banda pós-mediana deslocado basalmente, junto à base da asa, (54) presença de banda da célula discal na face ventral das asas posteriores de machos, (55) banda da célula discal na face ventral das asas posteriores de machos de coloração preta, (60) margem anterior da dobra da membrana da asa na célula

CuA2-2A distante da base, na origem de CuA1, (61) margem posterior da dobra da membrana da asa na célula CuA2-2A atinge a região da banda pós-mediana, (71) margem posterior da valva triangular. Alguns dos caracteres acima citados tiveram mudanças secundárias de estado, como por exemplo, o aparecimento do frontoclípeo de coloração castanha no clado *Brangas* e o aparecimento da cor castanha na face ventral das asas anteriores e posteriores de machos no clado (*Brangas*, *Atlides*).

Wallengren (1858) propôs o nome do gênero *Pseudolycaena* para a espécie *Papilio marsyas* Linnaeus, 1758. Posteriormente Felder & Felder (1865) incluíram 17 espécies dentro de *Pseudolycaena*. Estas atualmente pertencem a outros gêneros (Robbins, 2004). A primeira descrição “moderna” de *Pseudolycaena* foi realizada por Clench em 1964. Clench reconheceu o gênero como monotípico e algumas das características utilizadas para defini-lo foram: asas posteriores com prolongamentos e uma fissura na região anal, ausência de órgãos odoríferos nas asas anteriores, frontoclípeo com escamas achatadas e sem cerdas eretas, olhos com cerdas curtas dispersas, genitália masculina grande e com presença de “cerdas laterais” (provavelmente Clench se referia aos órgãos-escova), presença de projeção do tegumen, presença de projeção do vínculo, saco oito a nove vezes mais longo que a largura da genitália (largura medida no meio da genitália), laterais da genitália masculina subparalelas, valva curta, larga e denticulada, pênis reto com extremidade alargada.

Clench (1964) sugeriu que *Pseudolycaena* seria um gênero próximo a *Atlides* e *Arcas*, principalmente do último. Segundo o autor, os três gêneros compartilham características como: saco extremamente longo e delgado, valva compacta, pênis apicalmente alargado e reto, projeções do vínculo relacionadas a fixação dos órgãos-escova, fissura na região anal das asas posteriores. Robbins (2004) seguiu, em parte, o arranjo sistemático proposto por Clench e incluiu *Pseudolycaena*, *Atlides* e *Arcas* em uma mesma seção, porém reconheceu *P. marsyas* e *P. damo* como espécies distintas. O presente trabalho corrobora a hipótese de parentesco entre os três gêneros acima citados, ratificando a permanência dos três em uma mesma seção. Contudo, segundo os resultados aqui apresentados, *Pseudolycaena* mostra-se filogeneticamente mais próximo de *Atlides* e *Brangas*, sendo o grupo-irmão do clado formado por estes.

Austin *et. al.* (2007) ao revisar o gênero *Pseudolycaena* reconheceu cinco espécies e as dividiu em em dois grupos, utilizando 13 caracteres morfológicos: (1) coloração dorsal das asas, (2) largura da margem escurecida na face dorsal das asas de machos, (3) largura da margem escurecida na face dorsal das asas de fêmeas, (4) coloração ventral das asas, (5) padrão das máculas presentes na face ventral das asas, (6) forma da mácula submarginal

presente na célula CuA1-CuA2, (7) presença de escamas azul iridescente na face ventral das asas anteriores, (8) largura da cápsula genital, (9) presença de órgãos-escova, (10) comprimento do saco, (11) largura da valva, (12) comprimento do edeago, (13) forma da lamela pós-vaginal. Embora Austin (2007) tenha levantado caracteres “provavelmente” informativos, não foi realizado nenhuma análise filogenética com o gênero. Alguns dos caracteres estudados não haviam sido notados anteriormente no gênero e mostraram-se relevantes no presente trabalho, como por exemplo, a ausência de órgãos-escova em *P. damo* e *P. dorcias*.

No trabalho de Quental (2008), o gênero *Pseudolycaena* posiciona-se como grupo-irmão do restante da seção *Atlides*. Entretanto, os resultados das análises tipo I do presente trabalho não corroboram essa hipótese de relacionamento.

5.8. Gênero *Arcas* Swainson, 1832

O gênero *Arcas* mostrou-se monofilético em todos os cladogramas gerados neste trabalho (Figs. 23-30), corroborando com os trabalhos de Bálint & Wojtusiak (2006), Quental (2008) e Robbins *et. al.* (2012). Segundo o cladograma da Fig. 26, o gênero é caracterizado por: (1) frontoclípeo de machos de coloração verde esmeralda, (2) área paraocular de machos de coloração verde esmeralda, (27) banda submarginal das asas anteriores de fêmeas de coloração preta, (28) ausência da banda pós-mediana nas asas anteriores de machos, (31) ausência da banda pós-mediana nas asas anteriores de fêmeas, (41) presença de mácula submarginal na célula CuA1-CuA2 das asas posteriores de machos e fêmeas, (65) fissura da asa na região anal atingindo a região pós-mediana, (66) estrutura lobo-anal das asas posteriores triangular, (73) saco longo, (79) duto da bolsa copuladora em forma de “S”, (80) região posterior do duto da bolsa copuladora com área membranosa.

O gênero *Arcas*, revisado por Nicolay em 1971, teve sua classificação estável por mais de três décadas (Bálint, 2002a), incluindo a idéia de que os dois grupos filogeneticamente mais próximos seriam *Atlides* Hübner e *Pseudolycaena* Wallengren (Bálint & Wojtusiak, 2006).

Observando o clado do gênero *Arcas* em todos os cladogramas gerados nas análises dos tipos I e II nota-se um padrão dentro do grupo. O clado ((*A. splendor* (*A. delphia*, *A. tuneta*)) (*A. cypria* (*A. imperialis*, *A. ducalis*))) é recuperado em todos os cladogramas, corroborando em parte os resultados de Robbins *et. al.* (2012). Assim como no trabalho de Robbins *et. al.* (2012) as espécies *A. imperialis* e *A. ducalis* formam um clado. As

semelhanças entre essas duas espécies e o fato da figura original de *A. ducalis* ter sido publicada sem uma descrição formal, fez com que questões importantes sobre as mesmas fossem motivo de contradições na literatura. O nome *Thecla oakesii* Butler, 1884, por exemplo, foi atribuído às espécies que apresentavam discos rosados na face ventral das asas posteriores (caráter 45) (Nicolay, 1971). Bálint (2002a) argumentou que o disco rosado em *A. imperialis* seria “artificial” e se originaria devido a uma alteração física ocorrida nas escamas. Em 1921, Draudt sinonimizou *T. oakesii* e *Thecla ducalis* Westwood, 1851 (hoje reconhecidas como *Arcas imperialis* e *Arcas ducalis*, respectivamente), propondo que *A. ducalis* seria uma “raça” de *A. imperialis*. Em 1930, Lathy demonstrou preocupação com problemas de identificação nas coleções: “*Há uma confusão considerável nas coleções no que diz respeito a estas espécies [A. imperialis e A. ducalis] ... A. ducalis é uma espécie distinta e não uma raça de A. imperialis, visto que as duas ocorrem simpatricamente no sul do Brasil...*”.

Assim como nos resultados de Robbins *et. al.*, 2012, *Arcas cypria* aparece como o táxon irmão do clado (*A. imperialis*, *A. ducalis*) (Fig. 23-30). O grupo é suportado por: (7) ápice das asas anteriores arredondado, (9) órgão sexual secundário duplo nas asas anteriores, (52) banda pós-mediana reta na região entre a margem interna e a veia CuA1. *Arcas cypria* é visualmente uma espécie distinta das outras do gênero, principalmente em relação ao formato das asas anteriores. Provavelmente, essa é a razão de sua taxonomia ter se mantido estável ao longo dos anos (R.K. Robbins, USNM, com. pess.).

Arcas delphia e *A. tuneta* mostraram ser espécies filogeneticamente próximas, sendo o clado é suportado por: (32) escamas esbranquiçadas na região submarginal das asas anteriores de fêmeas, (38) veia R3 surgindo da célula discal, (59) ausência de dobra na membrana das asas posteriores na célula CuA2-2A, (62) ausência de androcônias na célula CuA2-2A. Este resultado confirma a declaração de Nicolay (1971): “... *it is obvious that [Arcas] delphia is closely related to [Arcas] tuneta*”. Brown (1993) propôs que as duas espécies representavam populações em alopatria. O padrão de venação das asas e a semelhança morfológica da genitália reportada por Nicolay (1971) serviu de base para a hipótese de Brown. Porém, segundo Robbins *et. al.* (2012), as espécies podem ser diferenciadas pelo comprimento do terceiro artigo dos palpos labiais em machos, *A. tuneta* possui palpômero distal inferior a 0.3mm de comprimento e *A. delphia* variando entre 0.45 e 0.75mm; pela presença de escamas brancas no ápice das asas posteriores, na face ventral de *A. tuneta*, caráter ausente em *A. delphia*; e diferenças na localização e forma dos órgãos odoríferos dorsais.

As relações entre as espécies *A. gozmanyi*, *A. jivaro* e *A. alleluia* não mantiveram um padrão em todos os cladogramas, porém as três espécies sempre aparecem como táxons irmãos do clado ((*A. splendor* (*A. delphia*, *A. tuneta*)) (*A. cypria* (*A. imperialis*, *A. ducalis*))). Este resultado não está de acordo com a proposta de Robbins *et. al.* (2012). Em sua proposta a espécie *A. jivaro* é o táxon-irmão de *A. delphia* e *A. tuneta*, suportado por duas sinapomorfias homoplásticas: (1) comprimento do artículo distal do palpo labial de machos variando entre 0,45-0,75mm e (2) veia R3 das asas anteriores originando-se de um ramo ligado à célula discal. No mesmo trabalho, as espécies *A. gozmanyi*, *A. splendor* e *A. alleluia* formam uma tricotomia suportada por uma sinapomorfia: (1) banda submarginal na face ventral das asas anteriores de fêmeas de coloração preta (chamada de banda pós-mediana no trabalho de Robbins *et. al.*, 2012). As diferenças de relacionamentos apresentadas nos dois trabalhos pode ser explicada pelo maior número de caracteres utilizados e pela decisão de evitar o uso de caracteres quantitativos no presente trabalho.

5.9. Gênero *Theritas* Hübner, 1818

O gênero *Theritas* (*sensu* Robbins, 2004) não forma um grupo monofilético em nenhum dos cladogramas das análises tipo I e II, fazendo-se necessária uma reformulação na classificação do gênero. De acordo com as árvores da análise do tipo I (Figs. 23-27), o gênero (*sensu* Robbins, 2004) forma três grupos monofiléticos: “grupo *mavors*”, “grupo *crines*” e “grupo *lisus*”.

Segundo os cladogramas da análise tipo I sem pesagem de caracteres (Figs. 23-26), o “grupo *mavors*” (gênero *Theritas sensu stricto*) é grupo-irmão do gênero *Arcas*. Este resultado está de acordo com os resultados de Quental (2008) e Bálint (2006). O trabalho de Bálint (2006) aponta que o grupo monofilético formado por *Theritas* e *Arcas* é suportado por: (1) presença de uma dobra na veia CuA2 das asas posteriores de machos, (2) presença de androcônias na dobra da membrana das asas posteriores de machos, (3) similaridades estruturais dos órgãos sexuais secundários localizados na face dorsal das asas anteriores de machos e (4) similaridades estruturais nas genitálias masculinas e femininas. Bálint (2006) ainda propõe que o grupo-irmão de *Arcas* e *Theritas* seria o gênero *Margaritheclus* (= “grupo *crines*”). Essa proposta é baseada na similaridade dos órgãos sexuais secundários localizados na face dorsal das asas anteriores de machos, no comprimento das genitálias femininas e na forma tubular das genitálias femininas. Esta última proposta não é suportada pelos resultados das análises tipo I deste trabalho. Apesar de citar caracteres “provavelmente” informativos, as

propostas de relacionamentos de Bálint (2006) não são baseadas em resultados de análises cladísticas.

Segundo os resultados apresentados na árvore da Fig. 26 deste trabalho, o clado formado por *Theritas* (= “grupo *mavors*”) e *Arcas* é suportado por uma sinapomorfia não-homoplástica e cinco homoplásticas: (22) ausência de escamas iridescentes azuladas na base da célula discal e veia CuA2 das asas anteriores de machos (face ventral), (24) ausência de banda submarginal na face ventral das asas anteriores de machos, (38) veia R3 das asas anteriores de machos surgindo de um ramo ligado à célula discal, (42) presença de mácula submarginal triangular na célula CuA1-CuA2 das asas posteriores de machos, (59) presença de dobra da membrana na célula CuA2-2A das asas posteriores de machos e (62) presença de androcônias na dobra da membrana na célula CuA2-2A das asas posteriores de machos. Os dois últimos caracteres são congruentes com os apresentados por Bálint (2006). Alguns caracteres tiveram mudanças secundárias de estado em clados mais inclusivos, como por exemplo a perda da mácula submarginal triangular na célula CuA1-CuA2 das asas posteriores de machos no grupo ((*T. mavors*, *T. triquetra*) (*T. drucei* (*T. paupera*, *T. harrietta*))).

De acordo com os resultados apresentados na árvore de consenso estrito (Fig. 26), *Theritas* (= “grupo *mavors*”) é suportado por: (3) face ventral das asas anteriores de machos de cor verde escuro opaco, (4) face ventral das asas posteriores de machos de cor verde escuro opaco, (9) órgão sexual secundário duplo na face dorsal das asas anteriores de machos, (34) presença da banda da célula discal na face ventral das asas anteriores de machos, (37) veia R2 das asas anteriores surgindo do ápice da célula discal, (39) face dorsal das asas anteriores e posteriores de fêmeas de cor castanho, (53) segmento da banda pós-mediana na célula Sc+R1-Rs das asas posteriores de machos deslocado basalmente (face ventral), (54) presença de banda da célula discal na face ventral das asas posteriores de machos.

As relações entre as espécies de *Theritas* (= “grupo *mavors*”) são recuperadas em todos os cladogramas das análises tipo I e II ((*T. mavors*, *T. triquetra*) (*T. drucei* (*T. paupera*, *T. harrietta*))) (Figs. 23-30).

5.10. Gêneros *Denivia* Johnson, 1992 e *Margaritheclus* Bálint, 2002

Segundo Robbins (2004), *Theritas* é constituído de 27 espécies neotropicais. Contudo, análises usando sequências de DNA de exemplares de Eumaenini (incluindo quatro espécies de *Theritas*: *T. mavors*, *T. paupera*, *T. hemon* e *T. lisus*), sugerem que o gênero é um grupo parafilético (Quental, 2008) (Fig. 1). Assim, segundo Quental (2008) algumas espécies do gênero *Theritas* devem ser realocadas para o gênero *Denivia* Johnson, 1992.

Os resultados apresentados nos cladogramas das Figs. 23-29 mostram que as espécies do “grupo *lisus*” devem ser realocadas no gênero *Denivia*, corroborando com Bálint & Moser (2007) e Quental (2008). Os resultados também revelam que as espécies do “grupo *crines*” devem ser realocadas no gênero *Margaritheclus* Bálint, 2002b, corroborando com a proposta de Bálint & Wojtusiak (2006).

Denivia Johnson, 1992 (espécie-tipo: *Thecla deniva* Hewitson, 1874) foi descrito como um grupo monofilético que incluía espécies de borboletas *Thecla* dos grupos *deniva* e *theocritus*, propostos por Draudt (1919 – 1920). Johnson (1992) incluiu quatro espécies no gênero: *D. deniva* (*Thecla deniva* Hewitson, 1874); *D. maggae* Johnson, 1992; *D. hamila* (*Thecla hamila* Jones, 1912) e *D. hemon* (*Thecla hemon* Cramer, 1775). *Denivia* foi definido baseado em caracteres de genitália e padrões de asas (Bálint & Moser, 2007). A diagnose feita por Johnson (1992) contava com caracteres como: asas posteriores com prolongamentos longos na região anal, face ventral das asas anteriores e posteriores com elementos formando bandas (discal, pós-mediana, submarginal), duto da bolsa copuladora com área membranosa formando um “pescoço”, dividindo o duto em região anterior e posterior. Os primeiros caracteres utilizados na diagnose do gênero mostraram-se muito generalistas, podendo ser observados em outros gêneros como *Arcas*, *Pseudolycaena* e *Theritas*. O último caráter, no entanto, foi desmembrado em dois caracteres e utilizados nas análises deste trabalho, mostrando-se informativos (caracteres 80 e 81).

Segundo Bálint & Moser (2007), o gênero *Denivia* é melhor definido baseado nos órgãos sexuais secundários localizados na face ventral das asas posteriores de machos. Os autores consideram que a presença desse caráter é uma apomorfia do gênero e as espécies antes incluídas em *Denivia* que não possuem androcônias ou a dobra da membrana na face ventral das asas posteriores, haviam sido agrupadas por homoplasias. Os mesmos autores propõem que a espécie *Papilio lisus* e táxons próximos não pertenceriam ao gênero *Denivia* com base na ausência desses órgãos sexuais. Bálint & Moser (2007) dividiram *Denivia* em três grupos: (1) “grupo *theocritus*”, formado por *D. acontius* (Goodson, 1956), *D. arene* (Goodson, 1945), *D. augustula* (Kirby, 1877), *D. augustinula* (Goodson, 1945), *D. electryon*

(Goodson, 1945), *D. monica* (Hewitson, 1867) e *D. theocritus* (Fabricius, 1793), as espécies desse grupo apresentariam máculas “brilhantes” na face ventral das asas; (2) “grupo *phegeus*”, formado por *D. chaluma* (Schaus, 1902), *D. curitibaensis* (Johnson, 1992), *D. deniva* (Hewitson, 1874), *D. espiritosanto* (Bálint & Moser, 2007), *D. laudonia* (Hewitson, 1867) e *D. phegeus* (Hewitson, 1865), apesar de isolado geograficamente do grupo anterior, apresenta similaridades na estrutura lobo-anal das asas posteriores, genitália feminina com uma longa região posterior do duto da bolsa copuladora, e número assimétrico de espinhos da lamela pós-vaginal; (3) “grupo *hemon*”, formado por *D. adamsi* (Druce, 1909), *D. gispa* (Hewitson, 1865) e *D. hemon* (Cramer, 1775), as espécies deste grupo apresentariam máculas conspícuas (= órgãos sexuais secundários) na face dorsal das asas anteriores e região anterior do duto da bolsa copuladora “muito mais” longo que a região posterior.

De acordo com os resultados apresentados nas Figs. 23-30, não há evidências morfológicas para suportar a monofilia dos grupos propostos por Bálint & Moser (2007). Vale resaltar que a proposta desses autores foi baseada em caracteres aparentemente informativos, mas nenhuma análise filogenética foi realizada. Segundo os resultados de todos os cladogramas do presente trabalho (Figs. 23-30), as espécies que constituem o gênero *Denivia* são: *D. lisus*, *D. viresco*, *D. silma* **nova espécie**, *D. espiritosanto*, *D. chaluma*, *D. acotius*, *D. hemon*, *D. phegeus*, *D. augustula*, *D. arene*, *D. monica*, *D. augustinula*, *D. theocritus*, *D. deniva* e *D. curitibaensis*. Utilizando a árvore de consenso estrito sem pesagem de caracteres das análises tipo I (Fig. 26), tem-se que o gênero é suportado por três sinapomorfias não-homoplásticas e quatro homoplásticas: (10) ausência de órgão sexual secundário dentro da célula discal das asas anteriores de machos, (13) presença de escamas dispersas cobrindo toda a superfície do órgão sexual secundário localizado na face dorsal das asas anteriores (algumas espécies do gênero sofrem uma perda secundária do órgão), (30) banda pós-mediana de coloração preta com escamas esverdeadas, (35) banda da célula discal na face ventral das asas anteriores de coloração esverdeada, (59) presença de dobra da membrana na célula CuA2-2A das asas posteriores, (75) margem anterior do órgão-escova vai além do vínculo, (80) presença de área membranosa no duto da bolsa copuladora.

Apesar de todos os cladogramas (Figs. 23-30) apresentarem as mesmas espécies e *Denivia* sempre aparecer como grupo-irmão de ((*Pseudolycaena marsyas* (*P. damo*, *P. dorcas*)) ((*Brangas caranus*, *B. getus*) (*Atlides cosa* (*A. polybe*, *A. halesus*))))), os relacionamentos dentro do gênero variaram. Nas análises do tipo I sem pesagem e com pesagem de caracteres ($k = 25, 50, 250, 1000$) (Figs. 23-26), os relacionamentos entre as espécies foram: (*D. lisus* (*D. viresco* (*D. silma* **n. sp.** (*D. espiritosanto* (*D. chaluma* ((*D.*

acontius (*D. hemon*, *D. phegeus*)) (*D. augustula* (*D. arene* (*D. monica* ((*D. augustinula*, *D. theocritus*) (*D. curitibaensis*, *D. deniva*)))))))). Na análise tipo I com pesagem de caracteres ($k = 3, 4, 5, 6, 7, 8$ e 10) (Fig. 27) foi obtido um resultado diferente: (*D. lisus* (*D. viresco* (*D. silma* (*D. acoutius* (*D. hemon*, *D. phegeus*) ((*D. chaluma*, *D. espiritosanto*) (*D. augustula* (*D. arene* (*D. monica* ((*D. augustinula*, *D. theocritus*) (*D. deniva*, *D. curitibaensis*)))))))). Apesar das diferenças apresentadas é possível perceber um padrão, com alguns grupos sendo recuperados em 100% das árvores (Figs. 23-30).

O gênero *Margaritheclus* Bálint, 2002b (espécie-tipo: *Thecla danaus* C. Felder & R. Felder, 1865) estava incluso no gênero *Theritas* Hübner, 1818 (*sensu* Robbins, 2004). Contudo, os resultados do presente trabalho mostram que as espécies *T. crines* (Druce), *T. boliboyerus* (Bálint & Wojtusiak), *T. dabrerus* (Bálint), *T. danaus* (C. Felder & R. Felder) e *T. margaritacea* (Draudt) formam um grupo monofilético em todos os cladogramas (Figs. 23-30) e em nenhum deles forma um clado com a espécie tipo do gênero *Theritas*. Assim, as espécies do “grupo *crines*” devem ser realocadas para o gênero *Margaritheclus*, e este deve receber o status de gênero **revalidado**.

Segundo Bálint & Wojtusiak (2006), as características que diferenciam *Theritas* de *Margaritheclus* são: machos apresentando órgão sexual secundário na face dorsal das asas anteriores atingindo a região da célula discal; e presença de androcônias ao longo da veia cubital na face ventral das asas posteriores. No entanto, *T. crines* apresenta órgão odorífero atingindo a célula discal. Esta espécie não pertenceria ao gênero *Margaritheclus* segundo Bálint & Wojtusiak (2006), porém, segundo os resultados aqui apresentados, esta necessita ser incluída no gênero, fazendo com que o primeiro caráter apresentado por Bálint & Wojtusiak (2006) não constitua uma sinapomorfia para *Margaritheclus*.

Segundo a árvore de consenso estrito da Fig. 26, *Margaritheclus* é suportado por cinco sinapomorfias não-homoplásticas e quatro homoplásticas: (25) face ventral das asas anteriores de machos com banda submarginal de coloração azulada, (28) ausência de banda pós-mediana na face ventral das asas anteriores de machos, (30) face ventral das asas anteriores de machos com banda pós-mediana de coloração azulada, (60) margem anterior da dobra da membrana na célula CuA2-2A localiza-se distante da base da asa, mas antes da origem de CuA1, (61) margem posterior da dobra da membrana na célula CuA2-2A atinge a região da banda submarginal, (67) presença de um prolongamento e um “stub²” nas asas posteriores, (74)

² stub: projeção de membrana curto na veia CuA1, sem escamas brancas na porção terminal

ausência de órgão-escova, (76) ausência de projeção dorsal do vínculo, (81) região posterior do duto da bolsa com área membranosa em forma de ampulheta.

As relações entre as espécies do gênero *Margaritheclus* foram recuperadas em todos os cladogramas (Figs. 23-30): (*M. crines* ((*M. boliboyerus*, *M. dabrerus*) (*M. danaus*, *M. margaritacea*))). As relações entre o gênero e demais grupos da seção *Atlides* variaram nas análises. Nas análises do tipo I (Figs. 23-27), o gênero *Margaritheclus* aparece como grupo-irmão de (*Denivia* (*Pseudolycaena* (*Brangas*, *Atlides*))) na análise sem pesagem de caracteres e como grupo-irmão de (*Theritas* (*Denivia* (*Pseudolycaena* (*Brangas*, *Atlides*)))). Neste trabalho seguimos a proposta da árvore representada na Fig. 26, por estar de acordo com a proposta de Quental (2008).

5.11. Definição da seção *Atlides*

A seção *Atlides* como foi primeiramente proposta por Robbins (2004), composta por quatro gêneros - *Atlides*, *Pseudolycaena*, *Arcas* e *Theritas*, não forma um grupo monofilético em nenhum cladograma. Esse resultado está de acordo com a proposta de Draudt (1919 – 1920) que sugeriu a proximidade entre *Atlides* e *Brangas*, baseado em padrões de asa. Os resultados do presente trabalho também corroboram a proposta de Quental (2008) que, de acordo com dados moleculares, propõe que *Brangas* pertence à seção *Atlides*, sendo grupo-irmão do gênero *Atlides*.

De acordo com os resultados obtidos no presente estudo, a seção *Atlides* é formada por sete gêneros: *Atlides*, *Brangas* (pelo menos em parte), *Pseudolycaena*, *Theritas*, *Arcas*, *Denivia* e *Margaritheclus*. Segundo a árvore de consenso estrito da análise I com pesagem uniforme de caracteres (Fig. 26), a seção *Atlides* é suportada por oito sinapomorfias não-homoplásticas e duas homoplásticas: (1) frontoclípeo de machos com coloração verde-escuro opaco, (2) área paraocular de machos com coloração verde-escuro opaco, (3) face ventral das asas anteriores de machos com coloração verde esmeralda, (4) face ventral das asas posteriores de machos com coloração verde esmeralda, (27) banda submarginal castanha nas asas anteriores de fêmeas, (56) ausência da banda submarginal avermelhada na face ventral das asas posteriores de machos, (57) ausência da banda submarginal avermelhada na face ventral das asas posteriores de fêmeas, (64) presença de fissura na região anal das asas posteriores, (67) presença de dois prolongamentos das asas posteriores, (71) margem posterior da valva arredondada (vista lateral).

5.12. Descrição de uma nova espécie de *Denivia* Johnson

Denivia silma Martins & Robbins, espécie nova

Material tipo. Holótipo: ♂ (Figs. 34a, 34b): [Guiana Francesa: Matoury, 0 -100m. 4° 50'N, 52°21'W. 30 October 1988. leg. D. J. Harvey]. **Parátipos:** 1♂ (Fig. 34c): [Brasil: Rondônia, 62Km S Ariquemes. Faz[enda] Rancho Grande, 165m. 10.53°S, 62.80°W. 19-29.IX.1996. leg. B. Harris] . 2♂ (Fig. 34d): [Cotunde Napo, Equador, 800m. 3.IX.[19]77. leg S.S. Nicolay]. 1♀ (Fig. 34e): WT Foster Collector. *lisus* Stoll. ♀ genitália on slide 18.IX.1946. W.D.F. 2243]. 2♀ (Fig. 34f): [Colômbia: Meta, Rio Negro, 750m. 17.VIII.[19]80. leg. C. J. Callaghan. Genitália Nº 1992: 151 ♀. R. K. Robbins]. Todos os exemplares examinados estão depositados na coleção de Lepidoptera do USNM – Smithsonian Institution.

Material estudado. o material disponível para estudo corresponde ao holótipo e parátipos mencionados acima.

Etimologia. A espécie é uma homenagem à geneticista brasileira Dra. Silma Regina Ferreira Pereira, que com dedicação e entusiasmo apoia as atividades entomológicas dos filhos biólogos. O nome da espécie é não latinizado em aposição.

Diagnose e descrição. *D. silma* pretence ao gênero *Denivia* segundo todas as análises filogenéticas utilizando caracteres morfológicos apresentadas neste trabalho (Figs. 23-30). A espécie havia sido listada previamente como sp. #128, pertencente ao gênero *Theritas* Hübner, na checklist do *Atlas of Neotropical Lepidoptera* (Robbins, 2004).

A espécie apresenta duto da bolsa copuladora com uma região membranosa formando uma constrição (caracteres 80 e 81). A constrição formada pela região membranosa diferencia fêmeas de *D. silma* e *D. lisus*. Machos de *D. silma* não apresentam órgãos sexuais secundários dorsais nas asas anteriores, o que distingue a espécie de todas as demais do gênero, com exceção de *D. lisus*, *D. espiritosanto*, *D. viresco*, *D. theocritus* e *D. augustinula*. A ausência da banda da célula discal de coloração verde na face ventral das asas anteriores distingue *D. silma* de *D. theocritus* e *D. augustinula*. A dobra da membrana na face ventral das asas posteriores (Fig.10) em *D. silma* estende-se até a origem da veia CuA1 (caráter 61). Este caráter diferencia *D. silma* de *D. lisus* e *D. viresco* que possuem dobra terminando antes da origem de CuA1. Por fim, *D. silma* distingue-se de *D. espiritosanto* pela ausência de escamas brancas dispersas no ápice das asas anteriores da fêmea (face ventral) (Figs. 19a, 19b), pelo

abdômen amarelado do macho (vista ventral) (Figs. 9a, 9b), e pela morfologia da genitália masculina (Figs. 35a, 35b).

O padrão de venação (Fig.18a), genitálias masculina (Fig. 35a) e feminina (Fig. 35c) de *D. silma* foram ilustrados. A média do comprimento das asas anteriores (medida da base ao ápice) de machos é de 17,9mm (dp = 1,4; N = 3). Média do comprimento das asas posteriores (medida da base ao ângulo anal) de machos é de 7,8mm (dp = 0,8; N = 3). Média do comprimento das asas anteriores de fêmeas é de 16,7mm; desvio padrão = 0,7; número de indivíduos analisados = 2. Média do comprimento das asas posteriores de fêmeas é de 8,2mm (dp = 0; N = 2).

Habitat: *Denivia silma* ocorre em florestas úmidas em altitudes abaixo de 600m.

Distribuição: região Amazônica (região caracterizada por Brown, 1982).

Biologia e comportamento: Não há registro de informações.

5.13. Atualização da Checklist da seção *Atlides*

- ***Brangas* Hübner, 1819**

Espécie-tipo: *Papilio caranus* Stoll, 1780

Brangas caranus (Stoll, 1780) (*Papilio*), localidade-tipo: Suriname

Brangas getus (Fabricius, 1787) (*Papilio*), localidade-tipo: Suriname

pelops (Stoll, 1781) (*Papilio*), localidade-tipo: Suriname

Brangas neora (Hewitson, 1867) (*Thecla*), localidade-tipo: Guatemala

Brangas rita (Goodson, 1945) (*Thecla*), localidade-tipo: Colômbia

Brangas moserorum Bálint & Faynel, 2008, localidade-tipo: Brasil (São Paulo)

Brangas dydimaon (Cramer, 1777) (*Papilio*), localidade-tipo: Suriname

Brangas coccineifrons (Godman & Salvin, 1887) (*Thecla*), localidade-tipo: Nicarágua, Colômbia

Brangas torfrida (Hewitson, 1867) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil (Pará)

Brangas carthaea (Hewitson, 1868) (*Thecla*), localidade-tipo: México

***Brangas* sp. #39**, localidade-tipo: Costa Rica

***Brangas* sp. #42**, localidade-tipo: Venezuela

Brangas rambutorum Bálint & Faynel, 2008, localidade-tipo: Colômbia

Brangas neildonatus Bálint & Faynel, 2008, localidade-tipo: Venezuela

Brangas silumena (Hewitson, 1867) (*Thecla*), localidade-tipo: ?

Brangas felderi (Goodson, 1945) (*Thecla*), localidade-tipo: Colômbia, Equador
contrastus (Bálint, 2008), localidade-tipo: Equador

***Brangas* sp. #06**, provável localidade-tipo: Colômbia

Brangas polonus Bálint & Faynel, 2008, localidade-tipo: Peru

Brangas insolitus Bálint & Faynel, 2008, localidade-tipo: Peru

- ***Pseudolycaena* Wallengren, 1858**

Espécie-tipo: *Papilio marsyas* Linnaeus, 1758

Pseudolycaena marsyas (Linnaeus, 1758) (*Papilio*), localidade-tipo: América meridional

cybele (Godman & Salvin, 1896) (*Thecla*), localidade-tipo: St. Vincent
nellyae Lamas, 1981, localidade-tipo: Peru

Pseudolycaena damo (H. Druce, 1875) (*Thecla*), localidade-tipo: Panamá

Pseudolycaena dorcias (H.H. Druce, 1907) (*Thecla*), localidade-tipo: Peru.

- ***Atlides* Hübner, 1819**

Espécie-tipo: *Papilio halesus* Cramer, 1777

Riojana D'Abrera & Bálint, 2001

Espécie-tipo: *Thecla thargelia* Burmeister, 1878

Atlides halesus (Cramer, 1777) (*Papilio*), localidade-tipo: Estados Unidos (Virgínia)

dolichos Hübner, 1823, localidade-tipo: Estados Unidos (Geórgia)

juanita (Scudder, 1868) (*Thecla*), localidade-tipo: Estados Unidos USA (Flórida)

cynara (Godman & Salvin, 1887) (*Thecla*), localidade-tipo: México (Oaxaca)

corcorani Gunder, 1934, localidade-tipo: Estados Unidos (Califórnia)

descrito como *Atlides* tr. f. *corcorani*

estesi Clench, 1942, localidade-tipo: Estados Unidos (Califórnia)

descrito como *Atlides haesus corcorani* f. *estesi*.

Atlides polybe (Linnaeus, 1763) (*Papilio*), localidade-tipo: "Indiis"

Atlides cosa (Hewitson, 1867) (*Thecla*), localidade-tipo: ?

Atlides gaumeri (Godman, 1901) (*Thecla*), localidade-tipo: México (Yucatán)

Atlides dahnersi Bálint, Constantino & K. Johnson, 2003, localidade-tipo: Colômbia

Atlides inachus (Cramer, 1775) (*Papilio*), localidade-tipo: West Indies

baeton (Sepp, 1829) (*Papilio*), localidade-tipo: Suriname

carphophora (Hewitson, 1868) (*Thecla*), localidade-tipo: México

Atlides misma D'Abrera, 1995, localidade-tipo: Brasil (Paraná)

Atlides atys (Cramer, 1779) (*Papilio*), localidade-tipo: Suriname

scamander Hübner, 1819, localidade-tipo: Suriname

Atlides halljasoni Bálint, Kertész, & Wajtusziak, 2006, localidade-tipo: Equador

Atlides bacis (Godman & Salvin, 1887) (*Thecla*), localidade-tipo: Panamá

vulnerata (Staudinger, 1888) (*Thecla*), localidade-tipo: Colômbia

descrito como *Thecla* var. *vulnerata*

melidor (H.H. Druce, 1909) (*Thecla*), localidade-tipo: Peru

Atlides carpasia (Hewitson, 1868) (*Thecla*), localidade-tipo: México

Atlides browni Constantino, Salazar & K. Johnson, 1993, localidade-tipo: Colômbia

centralis (Salazar & Henao, 2004), localidade-tipo: Colômbia

descrito como *Atlides browni centralis*

Atlides rustan (Stoll, 1790) (*Papilio*), localidade-tipo: "China" (erro)

macaria (Swainson, 1822) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil (Pernambuco)

Atlides polama (Schaus, 1902) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil (Paraná/ Rio de Janeiro)

Atlides havila (Hewitson, 1865) (*Thecla*), localidade-tipo: Colômbia

Atlides zava (Hewitson, 1878) (*Thecla*), localidade-tipo: ?

iracema (J. Zikán & W. Zikán, 1968) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil (Rio de Janeiro/Minas Gerais)

Atlides thargelia (Burmeister, 1878) (*Thecla*), localidade-tipo: Argentina

Atlides sp. #77, localidade-tipo: Peru

Atlides sp. #81, localidade-tipo: Costa Rica

Atlides sp. #94, localidade-tipo: Brasil (Bahia)

- ***Arcas* Swainson, 1832**

Espécie-tipo: *Papilio imperialis* Cramer, 1775

Arcas imperialis (Cramer, 1775) (*Papilio*), localidade-tipo: Suriname

actaeon (Fabricius, 1775) (*Papilio*), localidade-tipo: ?

venus (Fabricius, 1781) (*Papilio*), localidade-tipo: Suriname

oakesii (Butler, 1884) (*Theritas*), localidade-tipo: Colômbia

magnifica Austin & K. Johnson, 1995, localidade-tipo: Brasil (Rondônia)

Arcas ducalis (Westwood, 1852) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil

Arcas cypria (Geyer, 1837) (*Theritas*), localidade-tipo: México (Yucatán)
paphia (C. Felder & R. Felder, 1865) (*Pseudolycaena*), localidade-tipo: Colômbia
publica (Röber, 1923) (*Thecla*), localidade-tipo: Colômbia

Arcas jivaro Nicolay, 1971, localidade-tipo: Equador

Arcas delphia Nicolay, 1971, localidade-tipo: Costa Rica
katia Salazar, 2001, localidade-tipo: Colômbia
katia K. Johnson & Salazar, 2002, localidade-tipo: Colômbia

Arcas tuneta (Hewitson, 1865) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil (Amazonas)
marginata Austin & K. Johnson, 1995, localidade-tipo: Brasil (Rondônia)
viriditas Austin & K. Johnson, 1995, localidade-tipo: Brasil (Rondônia)
arcadia Bálint, 2002, localidade-tipo: Brasil (Santa Catarina)

Arcas gozmanyi Bálint, 2006, localidade-tipo: Panamá

Arcas splendor (H.H. Druce, 1907) (*Thecla*), localidade-tipo: Colômbia
nicolayi Salazar & Constantino, 1995, localidade-tipo: Colômbia
lecromi Salazar & Constantino, 1995, localidade-tipo: Colômbia

Arcas alleluia Bálint, 2002, localidade-tipo: Peru

- ***Theritas* Hübner, 1818**

Espécie tipo: *Theritas mavors* Hübner, 1818

Aveexcrenota Salazar & K. Johnson, 1997

Espécie-tipo: *Thecla anna* Druce, 1907

Theritas mavors Hübner, 1818, localidade-tipo: Suriname

kalikimaka (Clench, 1944) (*Thecla*), localidade-tipo: México (Veracruz)

lotis (Goodson, 1945) (*Thecla*), localidade-tipo: Venezuela

Theritas triquetra (Hewitson, 1865) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil

Theritas paupera (C. Felder & R. Felder, 1865) (*Pseudolycaena*), localidade-tipo: Colômbia

ella (Draudt, 1919) (*Thecla*), localidade-tipo: Colômbia

chione (Goodson, 1945) (*Thecla*), localidade-tipo: Amazônia colombiana

gozmanyi Bálint & Wojtusiak, 2007, localidade-tipo: Equador, **sinônimo novo**

Theritas drucei Lathy, 1926 (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil (Santa Catarina)

Theritas harrietta (A.G. Weeks, 1901) (*Thecla*), localidade-tipo: Bolívia

Theritas adamsi (H.H. Druce, 1909) (*Thecla*), localidade-tipo: Peru

Theritas anna (Druce, 1907), localidade-tipo: Colômbia, **incertae sedis**

mimianna (Salazar & K. Johnson, 1997) (*Aveexcrenota*), localidade-tipo: Colômbia

- ***Margaritheclus* Bálint, 2002. Gênero revalidado.**

Espécie-tipo: *Thecla danaus* C. Felder & R. Felder, 1865

Lucilda D'Abrera & Bálint, 2001

Espécie-tipo: *Thecla crines* Druce, 1907

Margaritheclus boliboyerus Bálint & Wojtusiak, 2006, localidade-tipo: Bolívia.

Margaritheclus danaus (C. Felder & R. Felder, 1865), localidade-tipo: Venezuela.

belus (Bálint, 2002) (*Margaritheclus*), localidade-tipo: Peru

Margaritheclus margaritacea (Draudt, 1919) (*Thecla*), localidade-tipo: Colômbia.

Margaritheclus dabrerus Bálint, 2002 (*Margaritheclus*), localidade-tipo: Equador.

Margaritheclus crines (H.H. Druce, 1907) (*Thecla*), localidade-tipo: Colômbia. **Nova combinação.**

- ***Denivia* K. Johnson, 1992. Gênero revalidado.**

Espécie-tipo: *Thecla deniva* Hewitson, 1874

Denivia hemon (Cramer, 1775) (*Papilio*), localidade-tipo: Suriname.

acmon (Cramer, 1775) (*Papilio*), localidade-tipo: Suriname

aemon (Cramer, 1775) (*Papilio*), localidade-tipo: Suriname

gispa (Hewitson, 1865) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil (Pará)

callirrhoe (Goodson, 1945) (*Thecla*), localidade-tipo: ?

Denivia phegeus (Hewitson, 1865) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil (Bahia).

laudonia (Hewitson, 1867) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil

Denivia augustula (W.F. Kirby, 1877) (*Thecla*), localidade-tipo: Costa Rica.

augustinus (Butler & H. Druce, 1872) (*Mithras*), localidade-tipo: Costa Rica

Denivia arene (Goodson, 1945) (*Thecla*), localidade-tipo: Peru.

Denivia monica (Hewitson, 1867) (*Thecla*), localidade-tipo: Venezuela.

crines var.? *crinella* (Strand, 1918) (*Thecla*), localidade-tipo: Equador

electryon (Goodson, 1945) (*Thecla*), localidade-tipo: Equador

Denivia acontius (Goodson, 1945) (*Thecla*), localidade-tipo: Colômbia.

Denivia chaluma (Schaus, 1902) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil (Santa Catarina).

hamila (Jones, 1912) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil (Paraná)

secunda Bálint, K. Johnson & Kroenlein, 1998, localidade-tipo: Brasil (São Paulo)

Denivia deniva (Hewitson, 1874) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil.

maggae K. Johnson, 1992, localidade-tipo: Argentina

striata Bálint, K. Johnson & Kroenlein, 1998, localidade-tipo: Brasil (São Paulo)
ponsanota Bálint, K. Johnson & Kroenlein, 1998, localidade-tipo: Brasil (São Paulo)

Denivia curitabaensis (K. Johnson, 1992) (*Radissima*), localidade-tipo: Brasil (Paraná).

grava Bálint, K. Johnson & Kroenlein, 1998, localidade-tipo: Brasil (São Paulo)

Denivia augustinula (Goodson, 1945) (*Thecla*), localidade-tipo: Costa Rica.

augustinula aber.? *augustinula* (Strand, 1916) (*Thecla*), localidade-tipo: Costa Rica

Denivia theocritus (Fabricius, 1793) (*Hesperia*), localidade-tipo: “Índiis”.

nepia (Godman & Salvin, 1887) (*Thecla*), localidade-tipo: Guatemala

Denivia viresco (H.H. Druce, 1907) (*Thecla*), localidade-tipo: Brasil (Maranhão).
Nova combinação.

photeinos (H.H. Druce, 1907) (*Thecla*), localidade-tipo: Guiana

Denivia espiritosanto Bálint & Moser, 2007, localidade-tipo: Brasil (Rio de Janeiro).

Denivia lisus (Stoll, 1790) (*Papilio*), localidade-tipo: Suriname. **Nova combinação.**

hisbon (Godman & Salvin, 1887) (*Thecla*), localidade-tipo: Guatemala

orsina (Hewitson, 1877) (*Thecla*), localidade-tipo: Bolívia

Denivia silma Martins & Robbins, localidade-tipo: Guiana Francesa (Matoury).
Espécie nova.

5.14. Órgãos sexuais secundários

Os órgãos sexuais secundários, localizados na face ventral das asas posteriores dos machos, foram primeiramente observados por Godman & Salvin (1887) em algumas espécies hoje reunidas na seção *Atlides*. Em 1973, Eliot apontou a existência de androcônias na face ventral das asas posteriores de *Theritas* e *Pseudolycaena* como “uma invaginação profunda com escamas especializadas...”. Hoje, esse tipo de estrutura é identificado em diferentes gêneros e, na maioria das vezes, está relacionado à presença de androcônias (Bálint, 2006). O tamanho e a posição dos órgãos odoríferos nas asas posteriores variam interespecificamente (Godman & Salvin, 1887; Bálint, 2006), podendo originar-se próximo à base da asa, como é observado nos gêneros *Arcas*, *Theritas* e *Denivia*, ou distante da base, como é observado em *Pseudolycaena*.

Os órgãos odoríferos foram descritos por Robbins *et. al.* (2012) como estruturas apresentando duas câmaras flexíveis: uma câmara dorsal oca e uma ventral contendo androcônias (Figs. 10c,d). As androcônias são orientadas para a abertura dos órgãos odoríferos, e a câmara dorsal oca provavelmente permite a flexibilidade do órgão. Quando um macho da tribo Eumaeini corteja uma fêmea, ele pousa próximo a ela e vibra suas asas, um comportamento típico desse grupo de borboletas (Cordero, 1993). O vibrar de asas possivelmente permite a abertura da câmara ventral dos órgãos odoríferos, permitindo assim a disseminação de odores (Robbins *et. al.*, 2012). Estudos com mariposas mostram que a presença de dobras nas membranas das asas minimizaria a evaporação de feromônios quando as asas encontram-se fechadas (Grant, 1978).

Os órgãos odoríferos localizados na face dorsal das asas anteriores dos machos apresentam as membranas das asas separadas, formando uma câmara com invaginações contendo células produtoras de feromônios ligadas a androcônias (Robbins, 1991). Muitas espécies da seção *Atlides* produzem e liberam odores perceptíveis ao homem (Longstaff, 1912). Entre as espécies da seção já foram reportados odores “intensamente florais” em *Atlides polybe*, “aroma de uva” em *Atlides bacis* (Godman & Salvin, 1887), e aroma de chocolate em *Arcas imperialis* (Robbins, *et. al.*, 2012).

O terceiro tipo de órgão sexual secundário encontrado na seção *Atlides* é o órgão-escova. Esse tipo de órgão só é encontrado na tribo Eumaeini e a sua presença foi utilizada por Eliot (1973) como uma das características diagnósticas do grupo.

Eliot (1973) disse que “um fato curioso a respeito dos... [caracteres sexuais secundários masculinos] é que estes podem ou não estar presentes em gêneros e espécies

próximos”. Este padrão pode ser observado repetidamente na literatura taxonômica de Lepidoptera (Pierce, 1909; Dixey, 1910; Burns, 1964).

A lei de Dollo (Gould, 1970), também conhecida como lei da irreversibilidade da evolução, propõe que estruturas complexas, como os órgãos sexuais secundários, uma vez perdidos não reaparecem em sua forma original. Assim, tais caracteres poderiam ser perdidos evolutivamente, mas não surgiriam novamente. Bálint (2006), por sua vez, sugere que o surgimento de órgãos odoríferos ventrais das asas posteriores “provavelmente teve um alto custo” e concluiu que “uma vez aparecendo em uma linhagem o caráter não será perdido”. Uma terceira visão quanto à evolução dos caracteres sexuais é que provavelmente estas estruturas não surgiriam mais de uma vez (homoplasia), mas alguns genes que regulam o desenvolvimento destes órgãos poderiam ser “ativados” ou “desativados” durante a evolução (Burns, 1964; DeJong, 1982).

No presente trabalho foram utilizados seis caracteres diretamente relacionados aos órgãos sexuais secundários: (8) ausência/presença de órgão sexual secundário na face dorsal das asas anteriores, (9) tipo de órgão sexual secundário na face dorsal das asas anteriores, (59) ausência/presença de dobra da membrana na célula CuA2-2A das asas posteriores, (62) ausência/presença de androcônias na célula CuA2-2A das asas posteriores, (63) ausência/presença de órgão sexual secundário na célula 2A-3A, (74) ausência/presença de órgão-escova.

Alguns caracteres relacionados aos órgãos sexuais secundários foram otimizados em cladogramas com pesagem uniforme usando somente mudanças não-ambíguas, com o objetivo de melhor observar o padrão de evolução desses caracteres. O cladograma da Fig. 31 revela que o caráter oito foi “perdido” em quatro clados e “readquirido” no clado do gênero *Atlides* e no clado (*D. chaluma* ((*D. acoutius* (*D. phegeus*, *D. hemon*)) (*D. augustula* (*D. arene* (*D. monica* ((*D. augustinula*, *D. theocritus*) (*D. deniva*, *D. curitibaensis*)))))). Este padrão mostra-se contrário a lei de Dollo, devido ao surgimento secundário dos órgãos sexuais, aparentemente com a forma original da estrutura. O padrão evolutivo deste caráter aparenta ser congruente com a proposta de regulação gênica. Contudo, seriam necessários estudos genéticos para testar essa hipótese.

Os cladogramas das Figs. 32 e 33 propõem padrões evolutivos para os caracteres 62 e 74. Estes não são contrários a lei de Dollo, visto que só é possível observar o desaparecimento dos caracteres. Os mesmos cladogramas refutam a idéia de Bálint (2006), pois há perda secundária dos caracteres em três linhagens. A proposta de regulação gênica novamente pode

ser considerada, mas como citado anteriormente seriam necessários mais estudos para testar essa hipótese.

6. Conclusões

1. A seção *Atlides* não constitui um grupo monofilético da forma como havia sido proposta na checklist do *Atlas of Neotropical Lepidoptera* (Robbins, 2004), composta por quatro gêneros: *Atlides* Hübner, *Pseudolycaena* Wallengren, *Arcas* Swainson e *Theritas* Hübner;

2. O gênero *Brangas* Hübner pertence, pelo menos parcialmente, à seção *Atlides* e é grupo-irmão do gênero *Atlides* Hübner;

3. *Theritas* Hübner não constitui um grupo monofilético;

4. *Theritas* Hübner foi desmembrado em três gêneros: *Theritas* Hübner (*sensu stricto*), *Denivia* Johnson e *Margaritheclus* Bálint;

5. Os gêneros *Denivia* Johnson e *Margaritheclus* Bálint foram revalidados;

6. A seção *Atlides* é composta por sete gêneros: *Brangas* Hübner (em parte), *Atlides* Hübner (em parte), *Pseudolycaena* Wallengren, *Arcas* Swainson, *Theritas* Hübner, *Denivia* Johnson e *Margaritheclus* Bálint.

7. São propostas três novas combinações, uma no gênero *Margaritheclus* Bálint e duas em *Denivia* Johnson, além de um sinônimo novo em *Theritas* Hübner.

8. A espécie listada como sp. #128 na checklist do *Atlas of Neotropical Lepidoptera* pertence à *Denivia* Johnson e foi descrita como *D. silma*.

9. São propostas as seguintes relações para a seção *Atlides*: ((((*T. mavors*, *T. triquetra*) (*T. drucei* (*T. paupera*, *T. harrietta*))) (*A. gozmanyi*, *A. jivaro*, *A. alleluia* ((*A. splendor* (*A. delphia*, *A. tuneta*)) (*A. cypria* (*A. imperialis*)))))) ((*M. crines* ((*M. boliboyerus*, *M. dabrerus*) (*M. danaus*, *M. margaritacea*))) (((*P. marsyas* (*P. damo*, *P. dorcas*)) ((*B. caranus*, *B. getus*) (*A. cosa* (*A. halesus*, *A. polybe*)))) (*D. lisus* (*D. viresco* (*D. silma* (*D. espiritosanto* (*D. chaluma* ((*D. acontius* (*D. hemon*, *D. phegeus*)) (*D. augustula* (*D. arene* (*D. monica* ((*D. augustinula*, *D. theocritus*) (*D. deniva*, *D. curitibaensis*)))))))))))).

10. Os órgãos sexuais secundários mostraram-se homoplásticos. Estas estruturas podem ser “adquiridas” ou “perdidas” evolutivamente, o que faz com que a hipótese da regulação gênica seja uma possível explicação para o padrão evolutivo destes órgãos. Contudo, seriam necessários estudos moleculares para testar essa hipótese.

7. Referências bibliográficas

- Ackery, P.R.; De Jong, R. & Vane-Wright, R.I. 1998. The butterflies: Hedyloidea, Hesperoidea and Papilionoidea. *In*: Kristensen, N.P. (Ed). **Lepidoptera, moths and butterflies. Evolution, systematics and biogeography. Handbook of zoology, Lepidoptera**. Berlin, Walter de Gruyter. vol. 1, part 35, p. 263 – 300.
- Ackery, P.R. 1984. Systematic and faunistic studies on butterflies. *In*: Vane-Wright, R.I. & Ackery, P.R. (Eds.). **The Biology of Butterflies**. London, Princeton University Press. p. 9 – 21.
- Alcock, J. 1983. Territoriality by hilltopping males of the great purple hairstreak *Atlides halesus* (Lep: Lycaenidae) convergent evolution with a pompilid wasp. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 13:1.
- Alcock, J. 1988. The mating system of three territorial butterflies in Costa Rica. **The Journal of Research on the Lepidoptera**, 26 (1): 89-97.
- Amorim, D.S. 2002. **Fundamentos de sistemática filogenética**. Ribeirão Preto, Holos Editora. 154p.
- Areekul, B. & Quicke, D.L.J. 2006. The use of colour characters in phylogenetic reconstruction. **Biological Journal of the Linnean Society**, 88: 193–202.
- Austin, G.T.; Miller, L.D. & Miller, J.Y. 2007. Taxonomic comments on *Pseudolycaena* Wallengren (Lepidoptera: Lycaenidae: Theclinae: Eumaeini). **Bulletin of the Allyn Museum**, 149: 1- 22.
- Bálint, Z.S. 2002a. Miscellaneous notes on *Arcas* Swainson, 1832 (Lepidoptera: Lycaenidae, Eumaeini). **Annales Historico - Naturales Musei Nationalis Hungarici**, 94: 141–161.
- Bálint, Z.S. 2002b. A new genus in the neotropical lycaenid butterfly tribe Eumaeini (Lepidoptera: Lycaenidae). **Folia Entomologica Hungarica**, 63:119-133.
- Bálint, Z.S. 2006. *Arcas* Swainson, 1832 is revisited: review of some species-group names, identification of the sister group and a key for species (Lepidoptera, Lycaenidae: Eumaeini). **Annales Historico - Naturales Musei Nationalis Hungarici**, 98: 147-158.

Bálint, Z.S. & Faynel, C.H. 2008. Review of the genus *Brangas* Hübner, 1819 (Lepidoptera: Lycaenidae) with description of a new genus. **Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici**, 100: 271–306.

Bálint, Z.S.; Constantino, L.M. & Johnson, K. 2003. *Atlides dahnersi* sp. N. from Colombia (Lepidoptera: Lycaenidae). **Folia Entomologica Hungarica**, 64: 251-266.

Bálint, Z.S. & Moser, A. 2007. Description of a *Denivia* species from south and southeast Brazil with notes on the genus (Lepidoptera, Lycaenidae: Eumaeini). **Folia Entomologica Hungarica**, 68: 147–156.

Bálint, Z.S. & Wojtusiak, J. 2006. Contributions to the knowledge of Neotropical Lycaenidae -reinstating names of three recently described species and description of a new one (Lepidoptera: Eumaeini). **Genus**, 17 (2): 273-282.

Bálint, Z.S.; Wojtusiak, J.; Kertész, K. & Biró, L.P. 2007. The description of *Theritas gozmanyi* from the Andes and its spectroscopic characterization with some notes on the genus (Lepidoptera: Lycaenidae: Eumaeini). **Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae**, 53 (1): 211–224.

Brazeau, M. D. 2011. Problematic character coding methods in morphology and their effects. **Biological Journal of the Linnean Society**, 104: 489–498.

Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics**, 10: 295-304.

Brown Jr., K.S. 1982. Paleoecology and regional patterns of evolution in neotropical forest butterflies. In: Prance, G.T. (Ed.). **Biological diversification in the tropics**. New York, Columbia Univ. Press. p. 255–308.

Brown Jr., K.S. & Freitas, A.V.L. 1999. Lepidoptera. In: Brandão, C.R.F. & Cancellato, E.M. (Eds.). **Biodiversidade do estado de São Paulo, Brasil: Síntese do conhecimento ao final do século XX. Invertebrados terrestres**. São Paulo, FAPESP. p. 225-243.

Brown Jr., K.S. 1993. Selected Neotropical species. In: New, T.R. (Ed.). **Conservation biology of Lycaenidae (Butterflies): IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources)**. Oxford, IUCN. p. 45–61. (Occasional Papers of the Special Survival Commission, n. 8)

Brown Jr., K.S. & Mielke, O.H.H. 1967. Lepidoptera of the central Brazil Plateau. I. Preliminary list of Rhopalocera (continued): Lycaenidae, Pieridae, Papilionidae, Hesperidae.

Journal of the Lepidopterists' Society, 21:145-168.

Burns, J.M. 1964. Evolution in skipper butterflies of genus *Erynnis*. **University of California Publications in Entomology**, 37: 1-214.

Callaghan, C.J. 1983. A study of isolating mechanisms among Neotropical butterflies of the subfamily Riodinidae. . **The Journal of Research on the Lepidoptera**, 21 (3): 159-176.

Clench, H.K. 1964. A synopsis of the West Indian Lycaenidae, with remarks on their zoogeography. **Journal of Research on the Lepidoptera**, 2: 247-270.

Constanzo, K; Monteiro, A. 2007. The use of chemical and visual cues in female choice in the butterfly *Bicyclus anynana*. **Proceedings of the Royal Society B**, 274: 845–851.

Cordero, C. 1993. The courtship behavior of *Callophrys xami* (Lycaenidae). **The Journal of Research on the Lepidoptera**, 32: 99–106.

Cordero, C.R. & Soberón, J. 1990. Non-resource based territoriality in males of the butterfly *Xamia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae). **Journal of Insect Behavior**, 3: 719–732.

Cordero, C; Macías, R; Jiménez, G. 2000. The number of copulations of territorial males of the butterfly *Callophrys xami* (Lycaenidae). **The Journal of Research on the Lepidoptera**, 35: 78-89.

Cottrell, C.B. 1984. Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 79: 1–57.

D'abrera, B. 1995. Butterflies of the Neotropical region. **Part VII. Lycaenidae**. Victoria, Hill House. 1270p.

De Jong, R. 1982. Secondary sexual characters in *Celaenorrhinus* and the delimitation of the genus (Lepidoptera, Hesperiiidae). **Journal of Natural History**, 16: 695–705.

De Jong, R.; Vane-Wright, R.I., Ackery, P.R. 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): Problems and prospects. **Entomologica Scandinavica**, 27: 65–101.

De Medeiros, B. A. S. 2011. **Análise filogenética e revisão sistemática do gênero *Anchylorhynchus* Schoenherr, 1836 (Curculionidae: Derelomini), com o uso de caracteres morfológicos contínuos e discretos**. 341 f. Dissertação (Mestrado em Ciências

Biológicas na área de Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

De Pinna, M. G. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistics paradigm. **Cladistics**, 7: 367 – 394.

De Queiroz, K. 2000. Logical problems associated with including and excluding characters during tree reconstruction and their implications for the study of morphological characters evolution. *In*: Wiens, J.J. (Ed.). **Phylogenetic analysis of morphological data**. Washington, Smithsonian Institution Press. p. 192-212.

DeVries, P.J. 1992. Singing caterpillars, ants and sym- bioses. **Scientific American**, 267: 76–82.

DeVries, P.J. 1987. **The Butterflies of Costa Rica and Their Natural History: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae**. New Jersey, Princeton University Press. 327p.

DeVries, P.J. 1991. Evolutionary and ecological patterns in myrmecophilous riodinid butterflies. *In*: Huxley, C.R. & Cutler, D.F. (Eds.). **Ant-Plant Interactions**. Oxford, UK, Oxford University Press. p. 143–56.

DeVries, P. J. 1997. **The Butterflies of Costa Rica and Their Natural History**, Vol. 2: Riodinidae. New Jersey, Princeton University Press. 288p.

DeVries, P. J. 2001. Butterflies. *In*: Levin, S.A. (Ed.). **Encyclopedia of Biodiversity**. New York, Academic Press. v. 1, p. 559–73.

Dixey, F.A. 1910. The plume-scales of the Pierinae. **Transactions of the Entomological Society of London, 1909-1910**, [junto com] **Proceedings of the Entomological Society of London, Annual Meeting 1909**:xciii-cxli.

Draudt, M. 1919-1920. I. Gruppe:Theclini. *In*: Seitz, A. (Ed.). **Die Gross – Schmetterlinge der Stuttgart**. Stuttgart, Alfred Kern Verlag. v.5, p. 744–812.

Draudt, M. 1921. American Rhopalocera. *In*: Seitz, A. **Macrolepidoptera of the World**. Stuttgart. v.5, pt. 1-2.

Duarte, M.; Casagrande, M.M. & Mielke, O.H.H. 2001. Morfologia externa do adulto de *Hemiargus hanno* (Stoll) (Lepidoptera, Lycaenidae, Polyommatae, Polyommataini). I. Cabeça. **Revista Brasileira de Zoologia**, 18: 225–238.

Duarte, M.; Marconato, G.; Specht, A. & Casagrande, M. M. Lepidoptera. 2012. Lepidoptera. In: Rafael, J. A.; Melo, G. A. R.; Carvalho, C. J. B.; Casari, S. A. & Constantino, R. (Eds.). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. Ribeirão Preto, Holos Editora. v. 1, cap. 37, p. 626–682.

Duarte, M.; Moraes, S.S. 2009. Morfologia externa comparada das três espécies do complexo *Telchin licus* (Drury) (Lepidoptera, Castniidae) com uma sinonímia. **Revista Brasileira de Entomologia**, 53(2): 245–265.

Duarte, M.; Robbins, R. K.; Freitas, A.V.L.; Brown Jr., K.S.; Monteiro, R.F.; Casagrande, M.M.; Mielke, O.H.H.; Nascimento, M.S. & Alves, T.G. 2009. Borboletas da Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro: Lycaenidae (Lepidoptera). **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, 67 (3-4): 291-302.

Duarte, M.; Robbins, R.K. & Mielke, O.H.H. 2005. Immature stages of *Calycopis caulonia* (Hewitson, 1877) (Lepidoptera, Lycaenidae, Theclinae, Eumaeini), with notes on rearing detritivorous hairstreaks on artificial diet. **Zootaxa**, 1063: 1-31.

Duarte, M.; Robbins, R.K. 2012. Description and phylogenetic analysis of the Calycopidina (Lepidoptera, Lycaenidae, Theclinae, Eumaeini): a subtribe of detritivores. **Revista Brasileira de Entomologia**, 54(1): 45–65.

Ehrlich, P. R. 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). **University of Kansas Scientific Bulletin**, 39: 305–70.

Ehrlich, P.R. & Ehrlich, A.H. 1961. **How to know the butterflies**. Dubuque, Iowa, William C. Brown Company. 262p.

Eliot, J.N. 1973. The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. **Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology**, 28: 371–505.

Fiedler, K. 1991. Systematic, evolutionary and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). **Bonner Zoologische Monographien**, 31: 1–210.

Fiedler, K. 1995. Lycaenid butterflies and plants: hostplant relationships, tropical versus temperate. **Ecotropica**, 1: 51-58.

Fischer, K. & Fiedler, K. 2001. Resource-based territoriality in the butterfly *Lycaena hippothoe* and environmentally induced behavioural shifts. **Animal Behaviour**, 61: 723–732.

Fitch, W. 1971. Toward defining the course of evolution: minimal change for a specific tree topology. **Systematic Zoology**, 20: 406–416.

Fox, R.M. & Fox, J.W. 1964. **Introduction to comparative entomology**. New York, Reinhold. 450p.

Freitas, A.; Benson, W; Marini-Filho, O; Carvalho, R. M. 1997. Territoriality by the dawn's early light: The neotropical owl butterfly *Caligoidomeneus* (Nymphalidae: Brassolinae). **The Journal of Research on the Lepidoptera**, 34: 14-20.

Gareca, Y.; Reichle, S. & Robbins, R. 2009. Lista preliminar de los Lycaenidae (Lepidoptera: Rhopalocera) en Bolivia. Preliminary checklist for Lycaenidae (Lepidoptera: Rhopalocera) in Bolivia. **Kempffiana**, 5 (1): 56-64.

Garzón-Orduña, I.J. 2012. Phylogenetic evidence for loss of sound production and a shift in sexual recognition signals in *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae: Biblidinae). **Systematic Entomology**, 37 (1): 84 -101.

Godman, F.D. & Salvin, O. 1887. **Biologia Centrali-Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera**, London, Bernard Quaritch, Dulau & Co. v.2, 112p.

Goloboff, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. **Cladistics**, 9 (1): 83-91.

Goloboff, P.; Farris, S. & Nixon, K. 2008. **Tree analysis using New Technology**. Disponível em: <<http://www.cladistics.com/aboutTNT.html>>. Acesso em 03 jan. 2011.

Gould, S.J. 1970. Dollo on Dollo's Law: Irreversibility and the Status of Evolutionary Laws. **Journal of the History of Biology**, 3 (2): 189–212.

Grant, G.G. 1978. Morphology of the presumed male pheromone glands on the forewings of tortricid and phycitid moths. **Annals of the Entomological Society of America**, 71: 423–431.

Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2006. **Evolution of the insects**. New York, Cambridge University Press. 755p.

Hawkings, J.A.; Hughes, C.E. & Scotland, R.W. 1997. Primary Homology Assessment, Characters and Character States. **Cladistics**, 13: 275 – 283.

Hayward, J.K. 1958. Catálogo sinonímico de ropalóceros argentinos excluyendo HesperIIDae (segundo suplemento). **Acta zoologica Lilloana**, 16: 13-21

Hemming, F. 1967. The generic names of the butterflies and their type species (Lepidoptera: Rhopalocera). **Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology**, 9: 1–509.

Hennig, W. 1966. **Phylogenetic systematics**. Urbana, Illinois University Press.

Heppner, J.B. 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. **Tropical Lepidoptera**, 2: 1-85.

Huges, B.J. 2000. The scale of resource specialization and the distribution and abundance of lycaenid butterflies. **Oecologia**, 123(3): 375-383.

Johnson, K. 1992. Genera and Species of the Neotropical “Elfin”-like Hairstreak Butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae, Theclinae). **Reports of the Museum of Natural History**, University of Wisconsin, 22 (2): 203–205.

Johnson, S.A. 1985. Culturing a detritivore, *Calycopis isobea* (Butler & Druce). **News of the Lepidopterists’ Society**, 3: 41-42.

Kaye, W.J. 1921. A catalogue of the Trinidad Lepidoptera Rhopalocera (Butterflies). **Memoirs of the Department of Agriculture**, Trinidad and Tobago, 2: 1-163.

Kirby, W.F. 1872. On the geographical distribution of the diurnal Lepidoptera as compared with that of the birds. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 11:431-439.

Kitching, I.J.; Forey, P.L.; Humphries, C.J. & Williams, D.M. 1998. **Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis**. 2.ed. Oxford, Oxford University Press. 228p.

Krenn, H.W. 2010. Feeding mechanisms of adult Lepidoptera: structure, function, and evolution of the mouthparts. **Annual Review of Entomology**, 55: 307–327.

Kristensen, N.P.; Scoble, M. & Karsholt, O. 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. **Zootaxa**, 1668: 699–747.

Kristensen, N.P. 1976. Remarks on the family-level phylogeny of butterflies (Insecta, Lepidoptera, Rhopalocera). **Zeitschrift für Zoologische Systematik Evolution-forschung**, 14:25-33.

Kristensen, N.P. 1984. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera. **Steenstrupia**, 10:141-191.

Lamas G. 1977. A preliminary check-list of the butterflies (Lepidoptera) of Peru west of the Andes. **Revista de Ciencias**, Lima, 70 (1): 59-77.

Lamas, G. 2008. La sistemática sobre mariposas (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea) en el mundo: estado actual y perspectivas futuras. *In*: Bousquets, J.L. & Lanteri, A. (Eds.). **Contribuciones taxonómicas en ordenes de insectos hiperdiversos**. Mexico, Las Prensas de Ciencias, UNAM. p. 57–70.

Landing, B.H. 1984. **Factors in the distribution of butterfly color and behavior patterns-Selected aspects**. Los Angeles, Privately published. 200 p.

Lathy, P.I. 1930. Notes on South American Lycaenidae, with descriptions of new species. **Transactions of the Entomological Society of London**, 78: 133–137.

Legg, D.A.; Sutton, M.D. & Edgecombe, G.D. 2013. Arthropod fossil data increase congruence of morphological and molecular phylogenies. **Nature Communications**, (4) 2485: 1-7.

Longstaff, G.B; Müller, F. 1912. Butterfly hunting in many lands. Disponível em:<http://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=lecR9GkUiYcC&oi=fnd&pg=PA1&dq=longstaff+1912&ots=8kWCq0BC-e&sig=JZzx4OV_xeCXwjzZaNFhhfluQIU#v=onepage&q&f=false>. Acesso em 15 de maio 2011.

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2010. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis: version 2.74**. Disponível em <<http://mesquiteproject.org>>. Acesso em 08 de julho de 2012.

Maddison, W.P.; Donoghue, M.; Maddison, D.R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. **Systematic Zoology**, 33: 83 – 103.

Matsuda, R. 1976. **Morphology and evolution of the insect abdomen: with special reference to developmental patterns and their bearings upon systematics**. New York, Pergamon Press. 533p.

Mirande, J.M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). **Cladistics**, 25: 574 -613.

New, T.R. 1993. Introduction to the biology and conservation of the Lycaenidae. *In*: New, T. R. (Ed.). **Conservation biology of Lycaenidae (Butterflies): IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources)**. Oxford, IUCN. p. 1-21. (Occasional Papers of the Special Survival Commission, n. 8)

Nicolay, S.S. 1971. A review of the genus *Arcas* with descriptions of new species (Lyc: Strymonini). **Journal of the Lepidopterists' Society**, 25 (2): 87-109.

Nieberding, C.M.; Vos, H.; Schneider, M.V.; Lassance, J.M.; Estramil, N.; Andersson, J.; Bang, J.; Hedenstro, E.; Lofsted, C. & Breakefield, P.M. 2008. The male sex pheromone of the butterfly *Bicyclus anynana*: towards and evolutionary analysis. **PloS One**, 3 (7): 2751.

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

Nixon, K.C. 2002. WinClada. Disponível em: <<http://www.cladistics.com/aboutWinc.htm>> Acesso em 03 jan. 2011.

Pierce, F.N. 1909. **The Genitalia of the Group Noctuidae of the Lepidoptera of the British Islands: An account of the morphology of the male claspings organs**. Liverpool, A.W. Duncan. 88p; 32 pl.

Pierce, N.E.; Braby, M.F.; Heath, A.; Lohman, D.J.; Mathew, J.; Rand, D.B. & Travassos, M.A. 2002. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). **Annual Review of Entomology**, 47: 733-771.

Pinheiro, C.E. 1991. Territorial hilltopping behavior of three swallowtail butterflies (Lep: Pap.) in Western Brazil. **Journal of the Lepidopterists' Society**, 29 (1): 134-142.

Platnick, N.I.; Griswold, C.E.; Coddington, J.A. 1991. On missing entries in cladistic analysis. **Cladistic**, 7: 337 – 343.

Pleijel, F. 1995. On character coding for phylogeny reconstruction. **Cladistics**, 11: 309 – 315.

Quental, T.B. 2008. **Systematics, sexual selection and evolution of secondary sexual characters in Neotropical Eumaeini butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae)**. Dissertation, Harvard University 226p.

Reis, R.E. 2008. Inferência filogenética: suporte. Disponível em: <<http://www.pucrs.br/fabio/reis/suporte.pdf>>. Acesso em 27 jul. 2014.

Robbins, R.K. 1980. The lycaenid "false head" hypothesis: historical review and quantitative analysis. **Journal of the Lepidopterists' Society**, 34: 194-208

Robbins, R.K. 1981. The "False Head" Hypothesis: predation and wing pattern variation of Lycaenid butterflies. **The American Naturalist**, 118 (5): 770 – 775.

Robbins, R.K. 1982. How many butterfly species? **News of the Lepidopterists' Society**. 3: 4-5.

Robbins, R.K. 1991. Evolution, comparative morphology, and identification of the eumaeine butterfly genus *Rekoa* Kaye (Lycaenidae: Theclinae). **Smithsonian Contributions to Zoology**, 498: 1-64.

Robbins, R.K. 2004. Tribe Eumaeini. In: Lamas, G. (Ed.). **Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 4A. Hesperioidea - Papilionoidea**. Gainesville, Scientific Publishers. p. 118-137.

Robbins, R.K.; Lamas, G.; Mielke, O.H.H.; Harvey, D. J. & Casagrande, M. 1996. Taxonomic composition and ecological structure of the species-rich butterfly community at Pakitza, Parque Nacional del Manu, Peru. In: Wilson, D. E. & Sandoval, A. (Eds.). **Manu: the biodiversity of Southeastern Peru**. Washington, DC, Smithsonian Institution Press. p. 217-252.

Robbins, R.K. & Small, G.B. 1981. Wind dispersal of Panamanian Hairstreak Butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae) and its evolutionary significance. **Biotropica**, 13: 308-315.

Robbins, R.K.; Martins, A.R.P.; Busby, R.C. & Duarte, M. 2012. Loss of male secondary sexual structures in allopatry in the Neotropical butterfly genus *Arcas* (Lycaenidae: Theclinae: Eumaeini). **Insect Systematics and Evolution**, 43: 35-65.

Robbins, R.K. & Aiello, A. 1982. Foodplant and oviposition records for Panamanian Lycaenidae and Riodinidae. **Journal of the Lepidopterists' Society**, 36 (2): 65-75.

Robbins, R.K. & Duarte, M. 2005. Two phylogenetically significant new *Calycopis* species (Lycaenidae: Theclinae: Eumaeini). **Journal of Research on the Lepidoptera**, 38: 27-34.

Robbins, R.K.; Busby, R.; Duarte, M. 2010. Phylogeny and taxonomy of the neotropical *Thepytus* (Lepidoptera: Lycaenidae: Theclinae). **Arthropod Systematics & Phylogeny**, 68 (1): 35 – 52.

Salazar, J.A. 2006. Nomenclatural notes of *Arcas splendor* DRUCE, 1907 in Central Colombia with comments on territorial behaviour and perching locations (Lepidoptera: Lycaenidae). **Boletín Científico – Centro de Museos – Museo de Historia Natural**, 10: 209-222.

Salazar, J.A. 2009. Mariposas Colombianas XII: Notes on the territoriality and perching sites of *Arcas imperialis* (CRAMER) in Colombia (Lepidoptera: Lycaenidae). **Boletín Científico.– Museo de Historia Natural de Caldas**, 13:83-91.

Schuh, R.T. 2000. **Biological systematics: principals and applications**. New York, Cornell University Press. 236p.

Scoble, M.J. 1995. **The Lepidoptera: form, function, and diversity**. 2.ed. Oxford, Oxford University Press. 404p.

Scotland, R.E. & Pennington, R.T. 2000. **Homology and Systematics: coding characters for phylogenetic analysis**. London, The Systematic Association, Taylor & Francis. 217p. (Special Series v. 58).

Scott, J.A. & Wright, D.M. 1990. Butterfly phylogeny and fossils.. In: Kudrna, O. (Ed.). **Butterflies of Europe**. Wiesbaden, AULA-Verlag. v. 2. p. 152–208

Scudder, S.H. 1875. Synonymic list of the butterflies of North America, north of Mexico. **Bulletin of Buffalo Society of natural Sciences**, 2: 233–269.

Sereno, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, 23: 565–587.

Shields, O. 1989. World numbers of butterflies. **Journal of the Lepidopterists' Society**, 43:178-183.

Snodgrass, R.E. 1935. **Principles of insect morphology**. New York, McGraw-Hill Book Co. 667p.

Stevens, P.F. 1991. Characters states, morphological variation, and phylogenetic analysis: a review. **Systematic Botany**, 16: 553–583.

Symonds, M.R.E. & Elgar, M.A. 2008. The evolution of pheromone diversity. **Trends in Ecology & Evolution**, 23: 220–228.

Takeuchi, T. & Imafuku, M. 2005. Territorial behavior of *Favonius taxila* (Lyc.): territorial size and persistency. **Journal of Research on the Lepidoptera**, 38: 59-66.

Thomas, M.B. 1893 - The androconia of Lepidoptera. **The American Naturalist**, 27: 1018-1021.

Tuxen, S.L. (Ed.). 1970. **Taxonomist's glossary of genitalia in insects**. Munksgaard, Copenhagen. 359p.

Uehara-Prado, M.; Freitas, A.V.L.; Francini, R.B. & Brown Jr., K.S. 2004. Guia das borboletas frugívoras da reserva do Morro Grande e região de Caucaia do Alto, Cotia (São Paulo). **Biota Neotropical**, 4(1):1-9.

Van Nieuwerkerken, E. J.; Kaila, L.; Kitching, I. J.; Kristensen, N. P.; Lees, D. C.; Minet, J.; Mitter, C.; Mutanen, M.; Regier, J. C.; Simonsen, T. J.; Wahlberg, N.; Yen, S. H.; Zahiri, R.; Adamski, D.; Baixeras, J.; Bartsch, D.; Bengtsson, B. Å.; Brown, J. W.; Bucheli, S. R.; Davis, D. R.; De Prins, J.; De Prins, W.; Epstein, M. E.; Gentili-Poole, P.; Gielis, C.; Hättenschwiler, P.; Hausmann, A.; Holloway, J. D.; Kallies, A.; Karsholt, O.; Kawahara, A. Y.; Koster, S. (J. C.); Kozlov, M. V.; Lafontaine, D.; Lamas, G.; Landry, J. F.; Lee, S. M. N.; Park, K. T.; Penz, C.; Rota, J.; Schintlmeister, A.; Schmidt, B. C.; Sohn, J. C.; Solis, M. A.; Tarmann, G. M.; Warren, A. D.; Weller, S.; Yakovlev, R. V.; Zolotuhin, V. V. & Zwick, A. 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. In: Zhang, Z. Q. (Ed.). **Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness**. **Zootaxa**, 3148: 212–221.

VanCamp, C. 2001. "*Atlides halesus*" (On-line), **Animal Diversity Web**. Disponível em: <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Atlides_halesus>. Acesso em 04 de maio de 2013).

Vane-Wright, R.I. 1978. Ecological and behavioural origins of diversity in butterflies. **Symposium of Royal Entomological Society of London**, 9:56-70.

Wahlberg, N.; Braby, M. F.; Brower, A. V. Z.; De Jong, R.; Lee, M.; Nylin, S.; Pierce, N. E.; Sperling, F. A. H.; Vila, R.; Warren, A. D. & Zakharov, E. 2005. Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. **Proceedings of the Royal Society B.**, 272: 1577–1586.

Wahlberg, N.; Weingartner, E. & Nylin, S. 2003. Towards a better understanding of the higher systematics of Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 28: 473 - 484.

Watrous, L.; Wheeler, Q. 1981. The out-group comparison method of character analysis. **Systematic Zoology**, 30: 1 – 11.

Willmontt, K.R.; Hall, J.P. & Lamas, G. 2001. Systematics of *Hypanartia* (Lepidoptera: Nymphalidae: Nymphalinae), with a test for geographical speciation mechanisms in the Andes. **Systematic Entomology**, 28: 279–322.

Wyatt, T. D. 2003. **Pheromones and animal behaviour**. Cambridge, Cambridge University Press. 408p.

Zaspel, J.M.; Weller, S.J. & Branham, M.A. 2011. A comparative survey of proboscis morphology and associated structures in fruit-piercing, tear-feeding, and blood-feeding moths in Calpinae (Lepidoptera: Erebiidae). **Zoomorphology**, 27 (3): 203–225.

Tabela 1. Genitálias dissecadas.

	GENTÁLIA	ESPÉCIE	INSTITUIÇÃO	DADOS DE ETIQUETA
1	Genitalia No. 2012: 1♂ A. MARTINS	<i>Pseudolycaena marsyas</i>	MZUSP	Brasil, SP, Poloni Coleção Pe. F. Martins Pinto 18.02.1986
2	Genitalia No. 2012: 1♀ A. MARTINS	<i>Pseudolycaena marsyas</i>	MZUSP	São Paulo 11. I.1939 Garbe leg.
3	Genitalia No. 2012: 2♂ A. MARTINS	<i>Theritas mavors</i>	MZUSP	Parintins, Garbe leg.
4	Genitalia No. 2012: 2♀ A. MARTINS	<i>Theritas mavors</i>	MZUSP	Brasilien, Obidos, Pará 5. 1931 B. Pohl
5	Genitalia No. 2013: 3♂ A. MARTINS	<i>Theritas triquetra</i>	MZUSP	Sítio Santo Amaro, 5. 4. 59 Ex-coleção Celso Duprat
6	Genitalia No. 2012: 3♀ A. MARTINS	<i>Theritas triquetra</i>	MZUSP	Brasil, MG: Alto do Caparaó 1000m 21.IV.2010 Expedição Lab. Lep. MZUSP
7	Genitalia No. 2012: 4♂ A. MARTINS	<i>Theritas drucei</i>	MZUSP	-----
8	Genitalia No. 2012: 4♀ A. MARTINS	<i>Theritas drucei</i>	MZUSP	Santo Amaro 12. 5. 46
9	Genitalia No. 2012: 5♂ A. MARTINS	<i>Theritas hemon</i>	MZUSP	Rancharia VIII -38
10	Genitalia No. 2012: 5♀ A. MARTINS	<i>Theritas hemon</i>	MZUSP	Brasil, SP, Poloni Coleção Pe. F. Martins Pinto 5. 6. 86
11	Genitalia No. 2012: 6♂ A. MARTINS	<i>Theritas hemon</i>	MZUSP	Brasilien Santarém, Pará, Rio Tapajós. I. 1924 B. Pohl
12	Genitalia No. 2012: 7♂ A. MARTINS	<i>Theritas deniva</i>	MZUSP	BR – SP: Campos do Jordão, Tiriba, 1700m 12 – Novembro – 1952 D' Almeida & L. T. F
13	Genitalia No. 2012: 8♂ A. MARTINS	<i>Theritas chaluma</i>	MZUSP	Brasilien, Neudorf – Joinville Sta. Catarina, 4. 1940 B. Pohl

Tabela 1. Continuação.

14	Genitalia No. 2012: 9♂ A. MARTINS	<i>Theritas lisus</i>	MZUSP	III. 1932, São Paulo Alto da Serra Coll. R. Spitz
15	Genitalia No. 2012: 6♀ A. MARTINS	<i>Theritas deniva</i>	MZUSP	Rio Grande do Sul, Garbe leg.
16	Genitalia No. 2012: 7♀ A. MARTINS	<i>Theritas lisus</i>	MZUSP	Joinville Sta. Catarina
17	Genitalia No. 2012: 8♀ A. MARTINS	<i>Theritas hemon</i>	MZUSP	Brasil, SP, Poloni Coleção Pe. F. Martins Pinto 13. 4. 85
18	Genitalia No. 2012: 9♀ A. MARTINS	<i>Brangas getus</i>	MZUSP	Brasil, SP, Poloni Coleção Pe. Fernando M. Pinto 22. 5. 88
19	Genitalia No. 2012: 10♂ A. MARTINS	<i>Brangas getus</i>	MZUSP	Brasil, SP, Poloni Coleção Pe. Fernando M. Pinto 7. 6. 88
20	Genitalia No. 2012: 10♀ A. MARTINS	<i>Atlides polybe</i>	MZUSP	Rio Grande do Sul Garbe
21	Genitalia No. 2012: 11♂ A. MARTINS	<i>Atlides polybe</i>	MZUSP	Brasil, SP, Poloni Coleção Pe. Fernando M. Pinto 15. 5. 87
22	Genitalia No. 2012: 11♀ A. MARTINS	<i>Atlides cosa</i>	MZUSP	Salesópolis, São Paulo (Boracéia), 850m M. Alt. Trav. Trav. Filho & Rabello Col. 14 a 16 – 2 – 1950
23	Genitalia No. 2012: 12♂ A. MARTINS	<i>Atlides cosa</i>	MZUSP	Brasil
24	Genitalia No. 2012: 12♀ A. MARTINS	<i>Theritas chaluma</i>	MZUSP	Brasilien, Joinville Sta. Catarina, 4. 1940 B. Pohl
25	Genitalia No. 2012: 13♀ A. MARTINS	<i>Theritas lisus</i>	MZUSP	Brasilien, Maracaí, SP. 3. 1927, B. Pohl
26	Genitalia No. 2012: 14♀ A. MARTINS	<i>Theritas deniva</i>	MZUSP	Rio Grande do Sul, Garbe leg.

Tabela 1. Continuação.

27	Genitalia No. 2012: 15♀ A. MARTINS	<i>Theritas triquetra</i>	MZUSP	Esta. Biol. Boraceia Ric. Trav. & Trav. F. 26 – Abril – 1968
28	Genitalia No. 2012: 13♂ A. MARTINS	<i>Arcas ducalis</i>	MZUSP	Rio Grande do Sul, Brasil
29	Genitalia No. 2012: 16♀ A. MARTINS	<i>Arcas ducalis</i>	MZUSP	Brasil, Timbó Sta. Catarina XI. 1962, Dirings
30	Genitalia No. 2012: 14♂ A. MARTINS	<i>Arcas imperialis</i>	MZUSP	Brasil, SP, Poloni Coleção Pe. Fernando M. Pinto 15.4.1985
31	Genitalia No. 2012: 17♀ A. MARTINS	<i>Arcas imperialis</i>	MZUSP	Brasil, SP, Poloni 25.7.85
32	Genitalia No. 2012: 18♀ A. MARTINS	<i>Paiwarria telemus</i>	MNRJ	
33	Genitalia No. 2012: 15♂ A. MARTINS	<i>Paiwarria telemus</i>	MZUSP	Brasilien, Teffé, Amazonas Rio Solimões 12. 1920 B. Pohl
34	Genitalia No. 2012: 16♂ A. MARTINS	<i>Theritas curitibaensis</i>	UFPR	Umuarama, 1800m Est. De S. Paulo 3-15 do 2 – 1937 Gagarin
35	Genitalia No. 2012: 17♂ A. MARTINS	<i>Theritas phegeus</i>	MNRJ	Collatina Esp. Santo E. M. 23/9/7
36	Genitalia No. 2012: 18♂ A. MARTINS	<i>Theritas viresco</i>	FIOCRUZ-RJ	Peru XI -1934 Coleção Z. F. Zikan
37	Genitalia No. 2013: 1♂ A. MARTINS	<i>Paiwarria telemus</i>	NMNH	French Guiana: Saul, 200 – 450m 3° 37'N; 53° 43'W 1 December 1993 Leg. D. J. Harvey
38	Genitalia No. 2013: 2♂ A. MARTINS	<i>Brangas caranus</i>	NMNH	French Guiana: Galion II. XI. 1991 Leg. J. – Y. Gallard
39	Genitalia No. 2013: 3♂ A. MARTINS	<i>Pseudolycaena marsyas</i>	NMNH	Diego Martin, Trinidad, BWI 23 Dec. 1943 E. McC. Callan Collector

Tabela 1. Continuação.

40	Genitalia No. 2013: 3♀ A. MARTINS	<i>Pseudolycaena marsyas</i>	NMNH	Venezuela: Amazonas San Carlos, 8 March 1984 Leg. R. Robbins
41	Genitalia No. 2013: 4♂ A. MARTINS	<i>Pseudolycaena marsyas</i>	NMNH	Pomalca, 15.4.67 Hierbas, West Peru, Atacama S. Paz L. Col.
42	Genitalia No. 2013: 4♀ A. MARTINS	<i>Pseudolycaena marsyas</i>	NMNH	Lima, Peru 19 – III – 1949 P. Aguilar F.
43	Genitalia No. 2013: 5♂ A. MARTINS	<i>Pseudolycaena damo</i>	NMNH	Presidio u.e Mexico, June, 1941 Purchase butterfly – art Jewelry R. K. Robbins
44	Genitalia No. 2013: 5♀ A. MARTINS	<i>Pseudolycaena damo</i>	NMNH	Panama – C.Z. San Juan Hill 1 – 6 Feb. 1975 Leg. Joe Melton
45	Genitalia No. 2013: 6♂ A. MARTINS	<i>Pseudolycaena dorcas</i>	NMNH	Peru. Cajamarca: Chilasque 1200m 6° 01'S; 79° 12'W Leg. Robbins & Lamas
46	Genitalia No. 2013: 6♀ A. MARTINS	<i>Pseudolycaena dorcas</i>	NMNH	Bágua 19. 09. 63 (Gramíneas) Korytkowshi
47	Genitalia No. 2013: 7♂ A. MARTINS	<i>Arcas ducalis</i>	NMNH	Joinville Sta. Catarina Brazil X – 28 – 67
48	Genitalia No. 2013: 7♀ A. MARTINS	<i>Arcas ducalis</i>	NMNH	Brasil: Santa Catarina Sao Bento do Sul, Rio Vermelho 6-II-1974, 700m Leg. O. Mielke
49	Genitalia No. 2013: 8♂ A. MARTINS	<i>Arcas imperialis</i>	NMNH	Chap. Guimaraes MT Brazil, 700m 26 may 69' S.S. Nicolay
50	Genitalia No. 2013: 8♀ A. MARTINS	<i>Arcas imperialis</i>	NMNH	Peru – Huanuco Tingo Maria 800m 19 June 82', S. S. Nicolay

Tabela 1. Continuação.

51	Genitalia No. 2013: 9♂ A. MARTINS	<i>Arcas cypria</i>	NMNH	Panama: Canal Zone Gamboa. 17 May 1979 Leg. R. Robbins Territorial behavior: 13:30
52	Genitalia No. 2013: 9♀ A. MARTINS	<i>Arcas cypria</i>	NMNH	Panama: Herrera Chepa, 250m 29-XII-1984 G. B. Small
53	Genitalia No. 2013: 10♂ A. MARTINS	<i>Arcas delphia</i>	NMNH	Panama: Canal Zone Gamboa, 3.I. 1979 Leg. R. Robbins
54	Genitalia No. 2013: 10♀ A. MARTINS	<i>Arcas delphia</i>	NMNH	Madre de Dios, Limon Prov. Costa Rica, C. A. July 2-4 1965 J. P. Miles J. C. Downey coll.
55	Genitalia No. 2013: 11♂ A. MARTINS	<i>Arcas tuneta</i>	NMNH	Brasil: Santa Catarina Joinville: 10 – 200m 15 – X- 1979 Leg. H. Miers R. K. Robbins collection
56	Genitalia No. 2013: 11♀ A. MARTINS	<i>Arcas tuneta</i>	NMNH	Peru: Huanuco Tingo Maria 800m 26 June 82, S. S. Nicolay
57	Genitalia No. 2013: 12♂ A. MARTINS	<i>Arcas gozmanyi</i>	NMNH	Panama: Cocle Prov. El Cope, 12 VIII 1977, 800m Leg. L. S. Kimsey
58	Genitalia No. 2013: 12♀ A. MARTINS	<i>Arcas gozmanyi</i>	NMNH	Cerro Campana, 2500' Republic of Panama IX – 5 – 64, G. B. Small
59	Genitalia No. 2013: 13♂ A. MARTINS	<i>Theritas triquetra</i>	NMNH	Brazil, RJ Teresopolis 29 Sep. 1994, 1000m Leg. A. Caldas
60	Genitalia No. 2013: 13♀ A. MARTINS	<i>Theritas triquetra</i>	NMNH	Santa Teresa July 1969 Leg. Claudior Elias
61	Genitalia No. 2013: 14♂ A. MARTINS	<i>Theritas mavors</i>	NMNH	Peru, Junin Satipo (Fundo los Tigres) 700m, Oct. 1984 Leg. Callegari

Tabela 1. Continuação.

62	Genitalia No. 2013: 14♀ A. MARTINS	<i>Theritas mavors</i>	NMNH	Peru: Loreto Prov. Rio Amazonas, 200m Explorama inn 25mi E Iquitos 17 – 21 Sept. 1990 Brian P. Harris
63	Genitalia No. 2013: 15♂ A. MARTINS	<i>Theritas paupera</i>	NMNH	Colombia – 1200m 15Km W of Buga 16 April 1983
64	Genitalia No. 2013: 16♂ A. MARTINS	<i>Theritas drucei</i>	NMNH	Joinville, Vila Nova, 200m 26° 22'S, 46° , 56'W 21 Mar 1991 Robbins & Mielke Territorial behavior: 12:40
65	Genitalia No. 2013: 16♀ A. MARTINS	<i>Theritas drucei</i>	NMNH	Brasil: Rj, Teresopolis 22° 27'S, 42° 59'W 4 June 1994, 1000m Leg. Robbins & Caldas
66	Genitalia No. 2013: 17♀ A. MARTINS	<i>Theritas augustula</i>	NMNH	Panama: Panama Cerro Jefe, 900m IV – 17 – 1977 G. B. Small
67	Genitalia No. 2013: 18♂ A. MARTINS	<i>Theritas arene</i>	NMNH	Ecuador: Napo Baeza 0° 27'S, 77° 53'W, 200m 5 Nov. 1988 Leg. R. Robbins
68	Genitalia No. 2013: 18♀ A. MARTINS	<i>Theritas arene</i>	NMNH	Ecuador: Succumbios La Bonita, 2070m 0° 29.01'N, 77° 33.24'W 29 Dec. 2001 David H. Ahrenholz leg.
69	Genitalia No. 2013: 19♂ A. MARTINS	<i>Theritas monica</i>	NMNH	Ecuador: Napo 20Km N of Rio Jondosobi 1800m, 8 Nov. 84 SS. Nicolay
70	Genitalia No. 2013: 19♀ A. MARTINS	<i>Theritas monica</i>	NMNH	Ecuador Bolivar Balsapamba, 800m 12 Nov. 84 SS. Nicolay

Tabela 1. Continuação.

71	Genitalia No. 2013: 20♂ A. MARTINS	<i>Theritas chaluma</i>	NMNH	Brazil: SC, Rio Natal, Sao Bento do Sul, 650m Apr. 1992 Leg. Rank
72	Genitalia No. 2013: 20♀ A. MARTINS	<i>Theritas chaluma</i>	NMNH	Brasil: Santa Catarina Joinville, 10 – 200m 17. IV. 1984
73	Genitalia No. 2013: 21♂ A. MARTINS	<i>Theritas deniva</i>	NMNH	Brazil: SC, Campo Alegre, 870m 14 Apr 1990 Leg. Rank
74	Genitalia No. 2013: 21♀ A. MARTINS	<i>Theritas deniva</i>	NMNH	Brasil: Santa Catarina Sao Bento do Sul, 850m 3 May 1972 Leg. Rank
75	Genitalia No. 2013: 22♂ A. MARTINS	<i>Theritas lisus</i>	NMNH	Madden Forest Panama C. Z. 27 Fevereiro 68 G. B. Small
76	Genitalia No. 2013: 22♀ A. MARTINS	<i>Theritas lisus</i>	NMNH	Cocoli, Panama C. Z. 12 Abril 68 G. B. Small
77	Genitalia No. 2013: 23♀ A. MARTINS	<i>Theritas augustinula</i>	NMNH	Panamá: Darien: Serraania de Pirre: Cana: 1000m 23 Jan 1984 Leg. G. B. Small
78	Genitalia No. 2013: 24♂ A. MARTINS	<i>Theritas viresco</i>	NMNH	Brasil: Rondônia Ariquemes 9 – VIII – 78
79	Genitalia No. 2013: 25♂ A. MARTINS	<i>Theritas silma</i>	NMNH	Peru: Loreto 40Km NE Iquios 14 – 20 Jan. 1991 Leg. J. Glassberg
80	Genitalia No. 2013: 26♂ A. MARTINS	<i>Theritas espiritosanto</i>	NMNH	Brasil: Santa Catarina Joinville: 10 – 200m 31 Dec. 1983 Leg. H. Miers
81	Genitalia No. 2013: 27♂ A. MARTINS	<i>Theritas crines</i>	NMNH	Bayano Pma. Panamá 29 Nov. 74 G. B. Small

Tabela 1. Continuação.

82	Genitalia No. 2013: 27♀ A. MARTINS	<i>Theritas crines</i>	NMNH	Bayano, Pma. Panamá X – 12 – 74 G. B. Small
83	Genitalia No. 2013: 28♂ A. MARTINS	<i>Atlides polybe</i>	NMNH	Madden Forest Panamá, C. Z. 23 Aug. 68 G. B. Small
84	Genitalia No. 2013: 28♀ A. MARTINS	<i>Atlides polybe</i>	NMNH	Soteapan, Veracruz, México 300m, X – 85
85	Genitalia No. 2013: 29♂ A. MARTINS	<i>Paiwarria telemus</i>	NMNH	Colombia: Antioquia Rio Claro, 700m 6 Nov. 1989 Leg. C. Callaghan
86	Genitalia No. 2013: 29♀ A. MARTINS	<i>Paiwarria telemus</i>	NMNH	Brasil: Rondônia Itapua do Oeste 9° 22'S 63° 07'W 23 June 1989 Leg. C. Callaghan
87	Genitalia No. 2013: 30♂ A. MARTINS	<i>Paiwarria telemus</i>	NMNH	Peru: Madre de Dios Tambopata Res, 300m 12° 50'S 69°17'W 3 Oct 1986 DH Ahrenholz MD leg SS Nicolay curator Dec 08 1986
88	Genitalia No. 2013: 30♀ A. MARTINS	<i>Paiwarria telemus</i>	NMNH	Fazenda Dimona R – 2107 Dist. Agr. Da Suframa Mnpio. Manaus, Amazonas, Brazil R. W. Hutchings
89	Genitalia No. 2013: 31♂ A. MARTINS	<i>Brangas caranus</i>	NMNH	Brasil: E. Santo Santa Cruz 16 – 11 – 1972 C. Callaghan
90	Genitalia No. 2013: 32♂ A. MARTINS	<i>Theritas triquetra</i>	NMNH	Brasil: Pelotas, Rio Grande do Sul 7 de Setembro 1961 C. M. Biezanko
91	Genitalia No. 2013: 32♀ A. MARTINS	<i>Theritas triquetra</i>	NMNH	Rio Vermelho, 800m São Bento do Sul, Santa Catarina: Brazil Leg Rank III – 12 - 73

Tabela 1. Continuação.

92	Genitalia No. 2013: 33♂ A. MARTINS	<i>Theritas espiritosanto</i>	NMNH	Brasil: Rio de Janeiro Cauca Pequena Nov 23 1975 C. Callaghan
93	Genitalia No. 2013: 34♂ A. MARTINS	<i>Theritas hemon</i>	NMNH	Brazil: Paraíba João Pessoa, Feb. 1973 J. Kesseiring
94	Genitalia No. 2013: 35♂ A. MARTINS	<i>Theritas theocritus</i>	NMNH	Santa Rosa National Park Guanacasta. Prov Costa Rica 4-6 Jul 1980 DH. Janzen & W. Hallwachs
95	Genitalia No. 2013: 36♂ A. MARTINS	<i>Theritas augustinula</i>	NMNH	Coatepec, Mex Collection W. Schaus
96	Genitalia No. 2013: 37♀ A. MARTINS	<i>Brangas getus</i>	NMNH	Obidos (Pará) Brazil Dec, 71
97	Genitalia No. 2013: 38♀ A. MARTINS	<i>Theritas harrietta</i>	NMNH	Bolívia: La Paz Province 40Km N Caranavi. Cumbre Alto Beni. 1500 – 1700m 15° 40.522'S; 67° 29.348'W Road to radio tower 12.13. 15. April 2003 Brian Harris coll.
98	Genitalia No. 2013: 39♂ A. MARTINS	<i>Theritas margaritacea</i>	NMNH	Ecuador: Pichincha Prov. Maquipucuna, nr. Nanegalito Time: 13h, 1700m 28. Nov. 1992, leg. R. A. Raguso
99	Genitalia No. 2013: 39♀ A. MARTINS	<i>Theritas margaritacea</i>	NMNH	Ecuador: Pichincha Prov. Maquipucuna, nr. Nanegalito Time: 12h50min, 1580m
100	Genitalia No. 2013: 40♀ A. MARTINS	<i>Theritas phegeus</i>	NMNH	Brazil, RO 160 – 350m Vic. Caucalandia 10° 32'S 62° 48'W 29. Oct. 1991 Leg. J. Kemner
101	Genitalia No. 2013: 41♀ A. MARTINS	<i>Theritas arene</i>	NMNH	Ecuador: Morona – Santiago: Rio Branco, 1700m 2° 25'S 78° 15'W 4. IV. 1969 Leg. Velastiqui

Tabela 1. Continuação.

102	Genitalia No. 2013: 42♀ A. MARTINS	<i>Theritas monica</i>	NMNH	July 24, 1979 Atos de Pipe Est. Miranda, Venezuela J. B. Sullivan
103	Genitalia No. 2013: 43♂ A. MARTINS	<i>Theritas lisus</i>	NMNH	Brazil – Pará, Obidos April, 1973 J. Kesselring
104	Genitalia No. 2013: 44♂ A. MARTINS	<i>Allosmaitia strophius</i>	NMNH	Brazil: SP Serra do Japi, 1010m 23° 14'S; 46° 54'W 14 pril 1991
105	Genitalia No. 2013: 44♀ A. MARTINS	<i>Allosmaitia strophius</i>	NMNH	Brazil: DF, 1000m Pianaltina 15° 34'S, 47° 40'W 1 May 1991 Robbins & Becker
106	Genitalia No. 2013: 45♂ A. MARTINS	<i>Thestius meridionalis</i>	NMNH	Peru, M. de Dios, Parque Manu Pakitz, 340m 11° 55' 48''S, 71° 15' 18''W 14 Oct. 1991 Leg. G. Lamas
107	Genitalia No. 2013: 45♀ A. MARTINS	<i>Thestius meridionalis</i>	NMNH	Peru, Loreto Rio Pucacuro, Coconilla, 160m 02°42'N, 75°06'W 16 July 2003 JJ. Ramirez, coll.
108	Genitalia No. 2013: 46♂ A. MARTINS	<i>Lamasina draudti</i>	NMNH	Colombia, Rio Negro, 800m Meta, 25. VII. 1982 Leg. Callaghan
109	Genitalia No. 2013: 46♀ A. MARTINS	<i>Lamasina draudti</i>	NMNH	Ecuador: Pichincha 12KmE, Sto Domingo Timialandia, 2000ft
110	Genitalia No. 2013: 47♀ A. MARTINS	<i>Theritas espiritosanto</i>	NMNH	Brasil: Espirito Santo Santa Teresa, 800m 6 – III – 1973 C. Callaghan
111	Genitalia No. 2013: 48♂ A. MARTINS	<i>Arcas splendor</i>	NMNH	Rio Abanico, 1600m Km 20 Macas – 9 Oct. Morona – Santiago Prov. E. Ecuador, 1/11/96 J.P.W. Hall & K. R. Willmott leg.

Tabela 1. Continuação.

112	Genitalia No. 2013: 48♀ A. MARTINS	<i>Arcas splendor</i>	NMNH	Km 12 La Bonita – Rosa Florida, 1550m, Rio Chingual Sucumbios Prov. Ecuador 18 – 10/03/95 J.P.W. Hall & K. R. Willmott leg.
113	Genitalia No. 2013: 49♂ A. MARTINS	<i>Arcas alleluia</i>	NMNH	Peru: Cuzco: Cosnipata Valley, El Mirador, 1720m Km144 Paucartambo/Pilcopata Rd. 10 Feb. 2010 Leg. D. Gibson
114	Genitalia No. 2013: 50♂ A. MARTINS	<i>Arcas jivaro</i>	MCZ	Chulumani, Bolivia Dec. 24, 1898 Coll.A. G. Weeks, JR.
115	Genitalia No. 2014: 1♂ A. MARTINS	<i>Evenus regalis</i>	MZUSP	Brasil Obidos, Pará 10.1938 B. Pohl
116	Genitalia No. 2014: 1♀ A. MARTINS	<i>Evenus regalis</i>	MZUSP	Poloni 6.5.85
117	Genitalia No. 2014: 2♂ A. MARTINS	<i>Evenus regalis</i>	MZUSP	Brasil Obidos, Pará Baixo Amazonas Dirings
118	Genitalia No. 2014: 2♀ A. MARTINS	<i>Evenus regalis</i>	MZUSP	Poloni 2.6.88 Brasil, SP, Poloni Coleção Pe. F. Martins Pinto
119	Genitalia No. 2014: 3♂ A. MARTINS	<i>Enos thara</i>	MZUSP	Bet. R. Spitz Ipiranga 1935
120	Genitalia No. 2014: 3♀ A. MARTINS	<i>Enos thara</i>	MZUSP	Bet. R. Spitz Ipiranga 24. X. 1928

Tabela 2. Lâminas de asas.

Nº ASA	ESPÉCIE	DATA	INSTITUIÇÃO	DADOS DE ETIQUETA
MZ1.	<i>Brangas getus</i>	08.2012	MZUSP	Brasil, SP, Poloni Coleção Pe. Fernando M. Pinto, 8. 5. 85
MZ2.	<i>Theritas hemon</i>	09.2012	MZUSP	Brasilien Santarém, Pará, Rio Tapajós I. 1924 B. Pohl
MZ3.	<i>Theritas deniva</i>	09.2012	MZUSP	BR – SP: Campos do Jordão 1700m, 12 – Novembro – 1952 D' Almeida & L. T. F
MZ4.	<i>Theritas chaluma</i>	09.2012	MZUSP	Brasilien, Neudorf – Joinville Sta. Catarina, 4. 1940 B. Pohl
MZ5.	<i>Theritas lisus</i>	09.2012	MZUSP	Brasilien Neudorf – Joinville Sta. Catarina, 1. 1941 B. Pohl
MZ6.	<i>Atlides polybe</i>	09.2012	MZUSP	Brasil, Sta. Catarina Joinville, 24. V. 1998 M. Duarte, leg.
MZ7.	<i>Atlides cosa</i>	09.2012	MZUSP	Brasilien, Joinville Sta. Catarina 3. 1933 B. Pohl
MZ8.	<i>Pseudolycaena marsyas</i>	09.2012	MZUSP	Mato Grosso, Garbe leg.
MZ9.	<i>Theritas drucei</i>	09.2012	MZUSP	SP. Santo Amaro Cocaia – H. Urban col. 2 – Março – 1960
MZ10.	<i>Paiwarria telemus</i>	03.2013	MZUSP	Brasilien, Teffé, Amazonas, Rio Solimões 12. 1920 B. Pohl
MZ11.	<i>Theritas curitibaensis</i>	03.2013	UFPR	Umuarama, 1800m Est. De S. Paulo, 3-15 do 2 – 1937 Gagarin
MZ12.	<i>Theritas phegeus</i>	03.2013	MZRJ	Collatina Esp. Santo E. M. 23/9/7
MZ13.	<i>Theritas viresco</i>	04.2013	FIOCRUZ-RJ	Peru XI -1934 Coleção Z. F. Zikan
MZ14.	<i>Evenus regalis</i>	01.2014	MZUSP	Brasil Obidos, Pará 10.1938, B. Pohl
MZ15.	<i>Enos thara</i>	01.2014	MZUSP	Bet. R. Spitz Ipiranga 1935
S1.	<i>Paiwarria telemus</i>	07.2013	NMNH	Peru: Madre de Dios 50Km WSW Pto. Maldonado 12° 45'S 69° 35' W: 250m, Sep-Nov 1992 Leg. Carlos Tello E.
S2.	<i>Pseudolycaena marsyas</i>	07.2013	NMNH	Lima, 7 – IX – 68 R. Raven. Coll.
S3.	<i>Theritas paupera</i>	01.08.2013	NMNH	Bogota EA Smyth Collection 1947
S4.	<i>Theritas arene</i>	08.2013	NMNH	Ecuador: Morona – Santiago Rio Blanco, 1700m 2° 25'S, 78° 15'W, 4.IV.1969 Leg. Velastiqui Venezuela: Aragua

Tabela 2. Continuação.

S5.	<i>Theritas monica</i>	08.2013	NMNH	Rancho Grande, 1100m 20 June 1985, Leg. R. K. Robbins
S6.	<i>Theritas deniva</i>	08.08.2013	NMNH	Brasil: Santa Catarina Sao Bento do Sul, Rio Vermelho 13 – III – 73, 700m Leg. O. Mielke
S7.	<i>Theritas hisbon</i>	08.08.2013	NMNH	Madeen Forest Panama C. Z., 1 Mar 68 G. B. Small
S8.	<i>Theritas chaluma</i>	08.08.2013	NMNH	Brazil: SC, Rio Natal Sao Bento do Sul, 650m 26° 15'S, 49° 23'W Apr. 1992 Leg. Rank
S9.	<i>Theritas acontius</i>	08.08.2013	NMNH	Peru, Madre de Dios, Parque Manu, Pakitza, 340m, 13 Oct. 1991 11°55'48''S, 71°15'18''W Leg. R. Robbins
S10.	<i>Theritas viresco</i>	12.08.2013	NMNH	Brasil: Rondônia Ariquemes 9 – VIII – 78
S11.	<i>Denivia silma</i>	12.08.2013	NMNH	Peru: Loreto 40Km NE Iquios 14 – 20 Jan. 1991 Leg. J. Glassberg
S12.	<i>Theritas espiritosanto</i>	12.08.2013	NMNH	Brasil: Santa Catarina Joinville: 10 – 200m 31 Dec. 1983 Leg. H. Miers
S13.	<i>Theritas crines</i>	12.08.2013	NMNH	Bayano Pma. Panamá 29 Nov. 74 G. B. Small
S14.	<i>Atlides halesus</i>	14.08.2013	NMNH	Coll. By Bred C. M. Dammers 12.nov. 1932
S15.	<i>Atlides cosa</i>	15.08.2013	NMNH	Brasil: Sta. Catarina Joinville, 10 – 200m 22 – III – 1979 Leg. O. Mielke
S16.	<i>Atlides polybe</i>	15.08.2013	NMNH	Madden Forest Panamá, C. Z. 23 Aug. 68 G. B. Small
S17.	<i>Arcas gozmanyi</i>	26.09.2013	NMNH	Panamá Canal Zone, Gamboa X – 18 – 1978 Gordon B. Small
S18.	<i>Theritas deniva</i>	30.09.2013	NMNH	Brazil: RJ Petrópolis, 900m Independencia 22° 32'; 43° 11' 1 July 1988 Leg. Callaghan
S19.	<i>Theritas theocritus</i>	18.10.2013	NMNH	Collection of S. S. Nicolay Rosário Cuzcatlan, El Salvador 25 Dec. 1953
S20.	<i>Theritas lisus</i>	18.10.2013	NMNH	Ecuador: Pastaza Puya, 1000m 13. Oct. 89 S. S. Nicolay
S21.	<i>Denivia silma</i>	18.10.2013	NMNH	Brazil, RO. 160 – 350m Vic. Cacaullandia 25 Oct. 1991 Leg. J. MacDonald

Tabela 2. Continuação.

S22.	<i>Atlides polybe</i>	21.10.2013	NMNH	Valle Nacional Oaxaca – 1200m Mexico – October 1987 Thierry Porion Leg.
S23.	<i>Allosmaitia strophius</i>	22.10.2013	NMNH	Brazil: SP Serra do Japi, 1010m 23° 14'S; 46° 54'W 14 pril 1991 Robbins & Brown
S24.	<i>Thestius meridionalis</i>	22.10.2013	NMNH	Peru, M. de Dios, Parque Manu, Pakitza, 340m 11° 55' 48''S, 71° 15' 18''W, 14 Oct. 1991 Leg. G. Lamas
S25.	<i>Lamasina draudti</i>	22.10.2013	NMNH	Colombia, Rio Negro, 800m Meta, 25. VII. 1982 Leg. Callaghan
S26.	<i>Denivia silma</i>	23.10.2013	NMNH	Brasil: Para Obidos IX 1966 Leg. J. Kesselring
S27.	<i>Paiwarria telemus</i>	24.10.2013	NMNH	Peru, 300m 30Km SW, Pto. Maldonado 26 Oct. 83 S.S. Nicolay
S28.	<i>Thestius meridionalis</i>	24.10.2013	NMNH	Peru, M. De Dios, Parque Manu, Pakitza, 340m 11° 55'48''S, 71° 15' 18''W 28 Sep 1991 Leg. R. Robbins
S29.	<i>Theritas espiritosanto</i>	24.10.2013	NMNH	Brasil: Santa Catarina Joinville 10 – 200m 20 Dec. 1983 Leg. H. Miers
S30.	<i>Theritas hisbon</i>	25.10.2013	NMNH	Madden Forest Panama 1 Mar 68 G.B.Small
S31.	<i>Theritas lisus</i>	25.10.2013	NMNH	Brasil: Santa Catarina Joinville: 10 – 200m 29 – X – 80 Leg. O. Mielke
S32.	<i>Theritas danaus</i>	28.10.2013	NMNH	Venez: Aragua Rancho Grande, 1100m 16. V. 1978
S33.	<i>Theritas margaritacea</i>	28.10.2013	NMNH	Ecuador: Pichincha Prov. Maquipucuma, nr. Nanegalito 2 Dec 1992 Leg. R. A. Raguso
S34.	<i>Atlides cosa</i>	29.10.2013	NMNH	Independencia, Petropolis, 1000m RJ – Brasil 1 May 69 S. S. Nicolay
S35.	<i>Atlides halesus</i>	29.10.2013	NMNH	Jalapa, Mex E. A. Smyth Collection 1947
S36.	<i>Theritas chaluma</i>	30.10.2013	NMNH	Brasil: Santa Catarina São Bento do Sul, Rio Vermelho 27 – I – 74, 700m Leg. O. Mielke
S37.	<i>Theritas deniva</i>	30.10.2013	NMNH	Brazil: SC, Campo Alegre 870m, 26° 12'S, 49° 16'W 14 April, 1990 Leg. Rank

Tabela 3. Código de cores HTML.

NOME	COR	CÓDIGO HTML
Verde esmeralda		#6EBB2E
Verde limão		#4E985F
Verde escuro		#4E6628
Verde amarelado		#9ACD32
Verde musgo (castanha esverdeada)		#3B3512
Verde oliva		#6A5F14
Turquesa		#51B3AC
Alaranjada		#B45A00
Castanha		#AE9B3C
Branca		#FFFFFF
Azulada		#32379A
Lilás		#8A8A84
Preto		#000000

Tabela 4. Matriz de dados para os terminais estudados da seção *Atlides* e grupos externos.

Taxa/caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>Paiwarria telemus</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	1	0
<i>Lamasina draudti</i>	3	3	4	5	0	1	0	1	3	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	0
<i>Evenus regalis</i>	3	3	4	5	0	1	0	0	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-
<i>Brangas caranus</i>	5	4	7	7	0	0	2	0	-	-	-	-	-	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	-
<i>Brangas getus</i>	5	4	7	7	0	0	2	0	-	-	-	-	-	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	-
<i>Pseudolycaena marsyas</i>	6	4	6	6	1	2	1	0	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	3
<i>Pseudolycaena damo</i>	6	4	6	6	1	2	1	0	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	3
<i>Pseudolycaena dorcias</i>	6	4	6	6	1	2	1	0	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	3
<i>Atlides halesus</i>	5	4	7	7	0	0	2	1	2	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	-
<i>Atlides polybe</i>	4	4	8	4	0	1	0	1	2	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	-
<i>Atlides cosa</i>	5	4	7	7	0	1	0	1	2	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
<i>Arcas imperialis</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	0	-
<i>Arcas ducalis</i>	0	0	0	0	0	1	3	1	1	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	0	-
<i>Arcas cypria</i>	0	0	0	0	0	1	3	1	1	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	0	-
<i>Arcas delphia</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	-	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	1	1	0	-
<i>Arcas tuneta</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	-	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	1	1	0	-
<i>Arcas gozmanyi</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-
<i>Arcas splendor</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	-	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	1	1	1	0
<i>Arcas jivaro</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-
<i>Arcas alleluia</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-
<i>Theritas mavors</i>	2	2	3	3	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-
<i>Theritas triquetra</i>	2	2	3	3	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-

Tabela 4. Continuação.

Taxa/caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>Theritas paupera</i>	2	2	3	3	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	1	0
<i>Theritas drucei</i>	2	2	3	3	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	0
<i>Theritas danaus</i>	2	5	8	2	0	1	0	1	0	0	-	1	0	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	0	-
<i>Theritas margaritacea</i>	2	5	8	2	0	1	0	1	0	0	-	1	0	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	0	-
<i>Theritas hemon</i>	2	2	2	2	0	1	0	1	0	0	-	0	3	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	0
<i>Theritas phegeus</i>	2	2	3	3	0	1	0	1	0	0	-	0	3	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	0
<i>Theritas augustula</i>	2	2	2	2	0	1	0	1	0	0	-	0	3	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas arene</i>	2	2	2	2	0	1	0	1	0	0	-	0	3	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas monica</i>	2	2	2	2	0	1	2	1	0	0	-	0	3	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas acontius</i>	2	2	2	2	0	1	0	1	0	0	-	0	3	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	1	1
<i>Theritas chaluma</i>	2	2	2	2	0	1	0	1	0	0	-	0	3	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	1	1
<i>Theritas deniva</i>	2	2	7	7	0	1	0	1	0	0	-	0	3	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	1	1
<i>Theritas curitibaensis</i>	2	2	7	7	0	1	2	1	0	0	-	0	3	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-
<i>Theritas augustinula</i>	2	2	7	7	0	1	2	0	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-
<i>Theritas theocritus</i>	2	2	7	7	0	1	2	0	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	4
<i>Theritas viresco</i>	2	2	3	2	0	1	2	0	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas espiritosanto</i>	2	2	2	2	0	1	0	0	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0/1	0	1	1
<i>Theritas silma n.sp.</i>	2	5	2	2	0	1	2	0	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas lisus</i>	2	2	2	2	0	1	2	0	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas crines</i>	2	2	2	2	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	1	0	1	5
<i>Theritas boliboyerus</i>	2	2	7	7	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	0	?	1	2
<i>Theritas harrietta</i>	2	4	3	3	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	1	0
<i>Theritas dabrerus</i>	2	2	7	7	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	0	?	1	2

Tabela 4. Continuação.

Taxa/caracteres	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
<i>Paiwarria telemus</i>	1	0	0	-	-	0	0	-	0	-	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Lamasina draudti</i>	1	0	1	0	3	1	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Evenus regalis</i>	0	-	1	0	3	1	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Brangas caranus</i>	0	-	1	1	1	1	0	3	0/1	1	0	1	0	0	0	0	-	0	1	0	1	0	1	-	-
<i>Brangas getus</i>	0	-	1	1	1	1	0	3	0/1	1	0	1	0	0	0	0	-	0	1	0	1	0	1	-	-
<i>Pseudolycaena marsyas</i>	1	2	1	2	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	-	-
<i>Pseudolycaena damo</i>	1	2	1	2	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	-	-
<i>Pseudolycaena dorcas</i>	1	2	1	2	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	-	-
<i>Atlides halesus</i>	0	-	0	-	-	0	0	-	0	-	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	-	-	-	-
<i>Atlides polybe</i>	0	-	0	-	-	0	0	-	0	-	0	1	1	0	1	0	-	1	1	0	0	-	-	-	-
<i>Atlides cosa</i>	1	1	1	3	2	1	0	5	1	1	0	1	0	0	0	0	-	1	0/1	0	0	-	-	-	-
<i>Arcas imperialis</i>	0	-	0	-	-	0	0	-	0	-	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	1	1	3	0	0
<i>Arcas ducalis</i>	0	-	0	-	-	0	0	-	0	-	0	0	1	0	0	0	-	0	0	1	1	1	3	0	0
<i>Arcas cypria</i>	0	-	0	-	-	0	0	-	0	-	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Arcas delphia</i>	0	-	0	-	-	0	1	-	0	-	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Arcas tuneta</i>	0	-	0	-	-	0	1	-	0	-	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Arcas gozmanyi</i>	1	0	0	-	-	0	0	-	0	-	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Arcas splendor</i>	0	0	0	-	-	0	0	-	0	-	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Arcas jivaro</i>	0	-	0	-	-	0	0	-	0	-	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Arcas alleluia</i>	1	0	0	-	-	0	0	-	0	-	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Theritas mavors</i>	1	1	1	0	3	1	0	0	0/1	0	0	0	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Theritas triquetra</i>	1	1	1	0	3	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0	3	0	0

Tabela 4. Continuação.

Taxa/caracteres	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
<i>Theritas paupera</i>	1	1	1	0	3	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Theritas drucei</i>	1	1	1	0	3	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Theritas danaus</i>	0	-	0	-	-	1	0	0	0	-	0	0	1	0	0	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-
<i>Theritas margaritacea</i>	0	-	0	-	-	1	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-
<i>Theritas hemon</i>	1	1	1	3	6	1	0	0	0	-	0	0	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas phegeus</i>	1	1	1	3	6	1	0	0	0	-	0	0	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas augustula</i>	1	1	1	3	5	1	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas arene</i>	1	1	1	3	5	1	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas monica</i>	1	1	1	3	5	1	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas acontius</i>	1	1	1	3	6	1	0	4	0	-	0	0	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas chaluma</i>	1	1	1	3	6	1	0	4	0	-	1	0	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas deniva</i>	1	1	1	0	2	1	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	3	1	-
<i>Theritas curitibaensis</i>	0	-	1	0	2	1	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	3	1	-
<i>Theritas augustinula</i>	0	-	1	3	5	1	0	4	1	2	1	1	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas theocritus</i>	1	3	1	3	5	1	0	4	1	2	1	1	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas viresco</i>	1	1	1	3	6	1	0	0	0	-	0	1	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas espiritosanto</i>	1	1	1	3	6	1	0	0	0	-	1	1	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas silma n.sp.</i>	1	1	1	3	6	1	0	0	0	-	0	1	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas lisus</i>	1	1	1	3	6	1	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Theritas crines</i>	1	1	0	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Theritas boliboyerus</i>	?	?	1	0	4	?	0	?	0	-	0	1	?	?	0	0	-	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Theritas harrietta</i>	1	0	1	0	3	1	0	1	1	0	0	?	?	0	0	0	-	0	0	0	1	0	3	0	0
<i>Theritas dabrerus</i>	?	?	1	0	4	?	0	?	0	-	0	?	?	0	0	0	-	0	0	0	1	0	3	0	0

Tabela 4. Continuação.

Taxa/caracteres	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
<i>Paiwarria telemus</i>	1	0	-	0	-	0	1	0	0	-	-	0	0	0	-
<i>Lamasina draudti</i>	0	1	2	1	0	1	1	0	0	-	-	0	0	0	-
<i>Evenus regalis</i>	0	0	2	0	-	1	1	0	0	-	-	0	0	0	-
<i>Brangas caranus</i>	0	2	1	0/1	1	0	0	0	0	-	-	0	1	1	0
<i>Brangas getus</i>	0	2	1	0/1	1	0	0	0	0	-	-	0	1	1	0
<i>Pseudolycaena marsyas</i>	0	2	1	1	0	0	0	0	0/1	1	3	0/1	0	1	1
<i>Pseudolycaena damo</i>	0	2	1	1	0	0	0	0	0/1	1	3	0/1	0	1	1
<i>Pseudolycaena dorcias</i>	0	2	1	0	-	0	0	0	0/1	1	3	0/1	0	1	1
<i>Atlides halesus</i>	0	-	-	0	-	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1
<i>Atlides polybe</i>	0	-	-	1	1	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1
<i>Atlides cosa</i>	0	-	-	1	1	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1
<i>Arcas imperialis</i>	0	3	-	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2
<i>Arcas ducalis</i>	0	3	-	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2
<i>Arcas cypria</i>	0	3	2	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2
<i>Arcas delphia</i>	0	1	2	0	-	0	0	0	0	-	-	0	0	1	2
<i>Arcas tuneta</i>	0	1	2	0	-	0	0	0	0	-	-	0	0	1	2
<i>Arcas gozmanyi</i>	0	1	2	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2
<i>Arcas splendor</i>	0	1	2	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2
<i>Arcas jivaro</i>	0	1	2	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2
<i>Arcas alleluia</i>	0	1	2	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2
<i>Theritas mavors</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas triquetra</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1

Tabela 4. Continuação.

Taxa/caracteres	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
<i>Theritas paupera</i>	0/1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas drucei</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas danaus</i>	0	-	-	0	-	0	0	1	0	-	-	0	0	1	1
<i>Theritas margaritacea</i>	0	-	-	0	-	0	0	1	0	-	-	0	0	1	1
<i>Theritas hemon</i>	0	2	0	1	2	0	0	0	1	0	2	1	0	1	1
<i>Theritas phegeus</i>	0	2	0	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas augustula</i>	0	2	0	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas arene</i>	0	2	0	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas monica</i>	0	2	0	0	-	0	0	0	1	0	2	1	0	1	1
<i>Theritas acontius</i>	0	2	0	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas chaluma</i>	0	2	0	0	-	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Theritas deniva</i>	0	2	-	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas curitibaensis</i>	0	2	-	0	-	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1
<i>Theritas augustinula</i>	0	2	0	0	-	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Theritas theocritus</i>	0	2	0	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Theritas viresco</i>	0	2	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Theritas espiritosanto</i>	0	2	0	0	-	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Theritas silma n.sp.</i>	0	2	0	0	-	0	0	0	1	0	1	0/1	0	1	1
<i>Theritas lisus</i>	0	2	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0/1	0	1	1
<i>Theritas crines</i>	0	2	2	0	-	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1
<i>Theritas boliboyerus</i>	0	4	2	1	2	0	0	0	1	2	4	?	0	1	1
<i>Theritas harrietta</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	0	1	1
<i>Theritas dabrerus</i>	0	4	2	0	-	0	0	0	1	2	4	?	0	1	1

Tabela 4. Continuação.

Taxa/caracteres	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82
<i>Paiwarria telemus</i>	-	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	-	1
<i>Lamasina draudti</i>	-	2	0	0	0	0	0	1	0	-	0	-	1	0	0	-	0
<i>Evenus regalis</i>	-	2	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	-	0
<i>Brangas caranus</i>	0	4	1	0	0	0	0	0	1	3	1	1	1	?	?	?	?
<i>Brangas getus</i>	0	4	1	0	0	0	0	0	1	3	1	1	0	0	0	-	0
<i>Pseudolycaena marsyas</i>	0	1	0	1	3	2	0	1	1	1	1	1	1	0	0	-	0
<i>Pseudolycaena damo</i>	0	1	0	1	3	2	0	1	0	-	1	-	1	0	0	-	0
<i>Pseudolycaena dorcas</i>	0	1	0	1	3	2	0	1	0	-	1	-	1	0	0	-	0
<i>Atlides halesus</i>	0	4	1	0	2	2	0	1	1	1	1	1	1	0	0	-	1
<i>Atlides polybe</i>	0	4	1	0	2	2	0	1	1	1	1	1	1	0	0	-	0
<i>Atlides cosa</i>	0	4	1	0	2	2	0	1	1	2	1	1	1	0	0	-	0
<i>Arcas imperialis</i>	1	1	0	0	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>Arcas ducalis</i>	1	1	0	0	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>Arcas cypria</i>	1	1	0	0	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>Arcas delphia</i>	1	1	0	0	0	1	0	2	1	2	1	0	1	1	1	1	0
<i>Arcas tuneta</i>	1	1	0	0	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>Arcas gozmanyi</i>	1	1	0	0	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>Arcas splendor</i>	1	1	0	0	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>Arcas jivaro</i>	1	1	0	0	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1	0
<i>Arcas alleluia</i>	1	1	0	0	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1	0
<i>Theritas mavors</i>	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0	1	0	1	0	0	-	0
<i>Theritas triquetra</i>	0	3	0	0	0	2	0	1	1	0	1	0	1	0	0	-	0

Tabela 4. Continuação.

Taxa/caracteres	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82
<i>Theritas paupera</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0	1	0	0	-	0
<i>Theritas drucei</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	-	0
<i>Theritas danaus</i>	0	4	0	0	1	1	1	1	0	-	0	-	0	0	0	-	0
<i>Theritas margaritacea</i>	0	4	0	0	1	1	1	1	0	-	0	-	0	0	0	-	0
<i>Theritas hemon</i>	0	4	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Theritas phegeus</i>	0	4	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Theritas augustula</i>	0	4	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1
<i>Theritas arene</i>	0	3	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1
<i>Theritas monica</i>	0	3	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1
<i>Theritas acontius</i>	0	4	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1
<i>Theritas chaluma</i>	0	4	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1
<i>Theritas deniva</i>	0	4	0	0	1	2	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1
<i>Theritas curitibaensis</i>	0	3	0	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?
<i>Theritas augustinula</i>	0	3	0	0	1	2	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1
<i>Theritas theocritus</i>	0	3	0	0	0	2	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Theritas viresco</i>	0	4	0	0	0	1	0	1	1	2	1	1	0	0	1	0	1
<i>Theritas espiritosanto</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	1	0	0	1	0	1
<i>Theritas silma n.sp.</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1
<i>Theritas lisus</i>	0	1	0	0	0	1	0	0/1	1	2	1	1	1	0	1	1	0
<i>Theritas crines</i>	0	4	0	0	0	?	0	0	0	-	0	-	1	0	1	2	0
<i>Theritas boliboyerus</i>	0	3	0	0	1	1	1	1	0	-	0	-	0	?	?	?	?
<i>Theritas harrietta</i>	0	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Theritas dabrerus</i>	0	4	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	?

Figura 2. Espécies do grupo externo (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). a) *Paiwarria telemus*, b) *Lamasina draudti*, c) *Evenus regalis*, d) *Brangas caranus*, e) *Brangas getus*. Escala: 1cm.

Figura 3. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). Gêneros *Pseudolycaena* e *Atlides*. a) *P. marsyas*, b) *P. damo*, c) *P. dorcas*, d) *A. halesus*, e) *A. polybe*, f) *A. cosa*. Escala: 1cm.

Figura 4. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). Gênero *Arcas*. a) *A. imperialis*, b) *A. ducalis*, c) *A. cypris*, d) *A. delphia*, e) *A. tuneta*, f) *A. gozmanyi*. Escala: 1cm.

Figura 5. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). Gênero *Arcas*. a) *A. splendor*, b) *A. jivaro*, c) *A. alleluia*. Escala: 1cm.

Figura 6. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). *Theritas* e [*Margaritheclus*]. a) *T. marvora*, b) *T. triquetra*, c) *T. paupera*, d) *T. drucei*, e) *T. danaus* (*Margaritheclus danaus*), f) *T. margaritacea* (*Margaritheclus margaritacea*). Escala: 1cm.

Figura 7. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). *Theritas* (*Denivia*). a) *T. hemon* (*Denivia hemon*), b) *T. phegeus* (*Denivia phegeus*), c) *T. augustula* (*Denivia augustula*), d) *T. arene* (*Denivia arene*), e) *T. monica* (*Denivia monica*), f) *T. acontius* (*Denivia acontius*). Escala: 1cm.

Figura 8. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). *Theritas* (*Denivia*). a) *T. chaluma* (*Denivia chaluma*), b) *T. deniva* (*Denivia deniva*), c) *T. curitibaensis* (*Denivia curitibaensis*), d) *T. augustinula* (*Denivia augustinula*), e) *T. theocritus* (*Denivia theocritus*), f) *T. viresco* (*Denivia viresco*). Escala: 1cm.

Figura 9. Espécies do grupo interno (dorsal e ventral: I. macho, II. fêmea). *Theritas* (*Denivia*) (*Margaritheclus*). a) *T. espiritosanto* (*Denivia espiritosanto*), b) *T. silma* n.sp. (*Denivia silma*), c) *T. lisus* (*Denivia lisus*), d) *T. crines* (*Margaritheclus crines*), e) *T. boliboyerus* (*Margaritheclus boliboyerus*), f) *T. harrietta*, g) *T. dabrerus* (*Margaritheclus dabrerus*). Escala: 1cm.

Figura 10. Esquema de asas anteriores e posteriores da seção *Atlides*. a) Venação, b) Regiões das asas. Escala: 1 cm. c) Órgão sexual secundário (dobra da asa e androcônias), asa posterior de *Arcas cypria*, d) corte transversal de órgão sexual da asa posterior de *Arcas imperialis* (aumento de 500X). Setas azul e vermelha indicando abertura das câmaras ventral e dorsal, respectivamente.

Figura 11. Detalhes de asas anteriores de machos. Linha vermelha: inclinação da margem externa, linha verde: inclinação da margem costal, linha azul: forma do ápice. a) *Brangas getus*, b) *Pseudolycaena marsyas*, c) *Margaritheclus danaus*, d) *Arcas ducalis*. Escala: 1 cm.

Órgão sexual secundário ausente

Órgão simples

Órgão duplo

Órgão triplo

Órgão quádruplo

Figura 12. Detalhes de asas anteriores de machos: órgão sexual secundário. a) *Denivia espiritosanto*: órgão ausente, b) *Arcas delphia*: órgão simples, c) *Theritas mavors*: órgão duplo, d) *Atlides polybe*: órgão triplo, e) *Lamasina draudti*: órgão quádruplo. Escala: 1 cm.

Figura 13. Asas de machos do grupo externo. a) *Paiwarria telemus*, b) *Lamasina draudti*, c) *Evenus regalis*, d) *Brangas caranus*, e) *Brangas getus*. Escala: 1 cm.

Figura 14. Asas de machos do grupo interno. a) *Pseudolycaena marsyas*, b) *Pseudolycaena damo*, c) *Atlides halesus*, d) *Atlides polybe*, e) *Atlides cosa*. Escala: 1 cm.

Figura 15. Asas de machos do grupo interno. Gênero *Arcas*. a) *A. imperialis*, b) *A. ducalis*, c) *A. cypria*, d) *A. delphia*, e) *A. tuneta*, f) *A. gozmanyi*, g) *A. splendor*, h) *A. jivaro*, i) *A. alleluia*. Escala: 1 cm.

Figura 16. Asas de machos do grupo interno. Gêneros *Theritas*, *Margaritheclus*, **revalidado** e *Denivia*, **revalidado**. a) *T. mavors*, b) *T. triquetra*, c) *T. paupera*, d) *T. drucei*, e) *M. danaus*, f) *M. margaritacea*, g) *D. hemon*, h) *D. phegeus*, i) *D. arene*. Escala: 1 cm.

Figura 17. Asas de machos do grupo interno. Gênero *Denivia*, **revalidado**. a) *D. monica*, b) *D. acontius*, c) *D. chaluma*, d) *D. deniva*, e) *D. curitibaensis*, f) *D. augustinula*, g) *D. theocritus*, h) *D. viresco*, i) *D. espiritosanto*. Escala: 1 cm.

Figura 18. Asas de machos do grupo interno. Gêneros *Denivia*, **revalidado** e *Margaritheclus*, **revalidado**. a) *D. silma* n. sp., b) *D. lisus*, c) *M. crines*. Escala: 1 cm.

Figura 19. Detalhes de asas anteriores e posteriores. a) *Denivia silma* n. sp.: ápice das asas anteriores sem escamas brancas dispersas (face ventral), b) *Denivia espiritosanto*: ápice das asas anteriores com escamas brancas dispersas (face ventral), c) *Pseudolycaena marsyas*: mácula submarginal arredondada nas asas posteriores de machos, d) *Arcas gozmanyi*: mácula submarginal triangular nas asas posteriores de machos, e) *Denivia hemon*: fissura e estrutura lobo-anal arredondada, f) *Arcas ducalis*: fissura e estrutura lobo-anal triangular.

Figura 20. Genitálias masculinas em vista lateral e ventral. a) *Brangas getus*: I. Margem posterior da valva digitiforme, II. Projeção dorsal do vínculo (órgão escova foi retirado para melhor visualização), b) *Arcas gozmanyi*: III. Margem posterior da valva arredondada, IV. Projeção ventral do tegumen, c) *Pseudolycaena marsyas*: V. Margem posterior da valva triangular, d) *Arcas ducalis*: ausência de projeção ventral da valva, e) *Margaritheclus margaritacea*: presença de projeção ventral da valva.

Figura 21. Genitálias masculinas em vista lateral. a) *Arcas jivaro*: margem anterior do órgão-escova não atinge a extremidade do vínculo, b) *Theritas drucei*: margem anterior atinge a extremidade do vínculo, c) *Denivia lisus*: margem anterior vai além do vínculo, d) *Brangas caranus*: margem anterior atinge o saco.

Figura 22. Genitálias femininas. a) *Arcas ducalis*: duto da bolsa copuladora em forma de "S", b) *Denivia augustinula*: duto da bolsa copuladora reto, c) *Margaritheclus crines*: área membranosa em forma de ampulheta, d) *Brangas getus*: ausência de processo esclerotizado na base do duto da bolsa copuladora, e) *Denivia augustinula*: presença de processo esclerotizado na base do duto da bolsa copuladora.

Figura 23. Primeiro cladograma mais parcimonioso resultado da análise com pesagem uniforme e da análise com pesagem implícita de caracteres ($k = 25, 50, 250$ e 100). $L = 296$, $Ci = 50$, $Ri = 78$. Número do caráter sobre os pontos, estado do caráter abaixo dos pontos. Pontos pretos representam sinapomorfias e pontos brancos representam mudanças homoplásticas.

Figura 24. Segundo cladograma mais parcimonioso resultado da análise com pesagem uniforme de caracteres. L = 296, Ci = 50, Ri = 78. Número do caráter sobre os pontos, estado do caráter abaixo dos pontos. Pontos pretos representam sinapomorfias e pontos brancos representam mudanças homoplásticas.

Figura 25. Terceiro cladograma mais parcimonioso resultado de análise com pesagem uniforme de caracteres. L = 296, Ci = 50, Ri = 78. Número do caráter sobre os pontos, estado do caráter abaixo dos pontos. Pontos pretos representam sinapomorfias e pontos brancos representam mudanças homoplásticas.

Figura 26. Árvore de consenso estrito da análise com pesagem uniforme de caracteres. L = 297, Ci = 50, Ri = 78. Número do caráter sobre os pontos, estado do caráter abaixo dos pontos. Pontos pretos representam sinapomorfias e pontos brancos representam mudanças homoplásticas. Suporte de Bremer entre parênteses.

Figura 27. Cladograma resultado da análise com pesagem implícita de caracteres ($k = 3, 4, 5, 6, 7, 8$ e 10). $L = 299$, $Ci = 50$, $Ri = 78$. Número do caráter sobre os pontos, estado do caráter abaixo dos pontos. Pontos pretos representam sinapomorfias e pontos brancos representam mudanças homoplásticas.

Figura 28. Árvore de consenso estrito resultado da análise com pesagem uniforme de caracteres e pesagem implícita ($k = 25, 50, 250$ e 1000), com *Pseudolycaena marsyas* como grupo externo. $L = 265$, $Ci = 51$, $Ri = 79$. Número do caráter sobre os pontos, estado do caráter abaixo dos pontos. Pontos pretos representam sinapomorfias e pontos brancos representam mudanças homoplásticas.

Figura 29. Cladograma resultado da análise com pesagem implícita ($k = 3$), com *Pseudolycaena marsyas* como grupo externo. L = 266, Ci = 51, Ri = 79. Número do caráter sobre os pontos, estado do caráter abaixo dos pontos. Pontos pretos representam sinapomorfias e pontos brancos representam mudanças homoplásticas.

Figura 30. Cladograma resultado da análise com pesagem implícita de caracteres ($k = 4, 5, 6, 7, 8$ e 10), com *Pseudolycaena marsyas* como grupo externo. L = 266, Ci = 51, Ri = 79. Número do caráter sobre os pontos, estado do caráter abaixo dos pontos. Pontos pretos representam sinapomorfias e pontos brancos representam mudanças homoplásticas.

Figura 31. Árvore de consenso estrito da análise com pesagem uniforme de caracteres. L = 297, Ci = 50, Ri = 78. Evolução do caráter oito.

Figura 32. Árvore de consenso estrito da análise com pesagem uniforme de caracteres. L = 297, Ci = 50, Ri = 78. Evolução do caráter 62.

Figura 33. Árvore de consenso estrito da análise com pesagem uniforme de caracteres. L = 297, Ci = 50, Ri = 78. Evolução do caráter 74.

Figura 34. *Denivia silma* n. sp. a) face dorsal ♂: holótipo, b) face ventral ♂: holótipo, c) face dorsal e ventral 1♂: parátipo, d) face dorsal e ventral 2♂: parátipo, e) face dorsal e ventral 1♀: parátipo, f) face dorsal e ventral 2♀: parátipo. Escala: 1 cm.

Figura 35. Genitálias de *Denivia silma* n. sp. e *Denivia espiritosanto*. a) genitália de macho de *D. silma*, b) genitália de macho de *D. espiritosanto*, c) genitália de fêmea de *D. silma*. Escala: 1 mm.