

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
MUSEU DE ZOOLOGIA

Joel Lastra Valdés

**Abordagem comparativa sobre a estrutura e a histologia do órgão
de vom Rath em ninfalídeos (Lepidoptera: Nymphalidae)**

São Paulo
2018

JOEL LASTRA VALDÉS

**Abordagem comparativa sobre a estrutura e a histologia do órgão
de vom Rath em ninfalídeos (Lepidoptera: Nymphalidae)**

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

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Duarte da Silva

São Paulo
2018

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.

Serviço de Biblioteca e Documentação
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Cataloging in Publication

Lastra-Valdés, Joel

Abordagem comparativa sobre e a histologia do órgão de vom
Hath em ninfalídeos (Lepdoptera: Nymphalidae). / Joel Lastra-
Valdés; orientador Marcelo Duarte da Silva. São Paulo, 2018.

64 f.

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em
Sistemática, Taxonomia e Biodiversidade, Museu de Zoologia,
Universidade de São Paulo, 2018.

Versão original

RESUMO

O órgão de vom Rath localiza-se na extremidade distal do terceiro artícuo do palpo labial e é uma das sinapomorfias reconhecidas para os lepidópteros (Insecta: Lepidoptera). O conhecimento sobre a morfologia estrutural e histológica desse órgão é ainda bastante escasso. Descreve-se a estrutura com auxílio de microscopia eletrônica de varredura, e a histologia do órgão de vom Rath para quatro espécies de Nymphalidae, três frugívoras: *Fountainea ryphea* (Charaxinae: Anaeini), *Morpho helenor achillaena* (Satyrinae: Morphini) e *Hamadryas epinome* (Biblidinae: Ageroniini), além da espécie nectarívora *Aeria olena* (Danainae: Ithomiini). Documentaram-se diferenças significativas entre as espécies com relação ao formato da cavidade, morfologia e disposição das cerdas, forma e localização da abertura, organização dos grupos celulares associados, tipo de axônio e grau de desenvolvimento. Tais diferenças não parecem estar relacionadas aos hábitos alimentares. Por sua vez, não foram encontrados grupos celulares em *Actinote thalia* (Heliconiinae: Acraeini) e *Heliconius erato phyllis* (Heliconiinae: Heliconiini), sendo que a ausência do órgão de vom Rath é documentada pela primeira vez no clado Ditrysia. É proposta uma terminologia para melhor entendimento da morfologia do órgão de vom Rath, com análise crítica das descrições realizadas por outros autores.

Palavras-chave: Órgão de vom Rath. Nymphalidae. Lepidoptera. Palpos Labiais. Histologia. MEV

INTRODUÇÃO

Lepidoptera (mariposas e borboletas) é a segunda ordem mais diversa de Insecta e conta com aproximadamente 160.000 espécies distribuídas em 43 superfamílias e 139 famílias atuais (van Nieukerken *et al.*, 2011, Regier *et al.*, 2015; Heikkilä *et al.*, 2015), das quais três famílias foram recentemente descritas (Kristensen *et al.*, 2015; Regier *et al.*, 2015). As borboletas constituem apenas seis famílias (van Nieukerken *et al.*, 2011 consideram sete, com a inclusão de Hedylidae), totalizando cerca de 19.000 espécies, aproximadamente 11% da diversidade da ordem (Heppner, 1991).

As borboletas constituem um dos grupos mais bem estudados de insetos porque são facilmente amostradas na natureza, sua identificação é relativamente fácil e possuem apelo carismático com o público. São consideradas importantes bioindicadores em programas de conservação e manutenção de áreas protegidas (New, 1997; Bonebrake *et al.*, 2010), por responderem rapidamente às perturbações nos ecossistemas, além de terem íntima associação com seus microhábitats (Brown, 1997; Freitas *et al.*, 2003).

A monofilia da ordem é bem sustentada por 24 sinapomorfias (Kristensen *et al.*, 2007). Entre elas, a presença de uma depressão no artícolo distal dos palpos labiais, conhecida como órgão de vom Rath. Apesar de sua descoberta ter ocorrido no século XIX (Hicks, 1860), com descrição posterior mais detalhada por vom Rath (1887), ainda são escassos os trabalhos sobre essa estrutura. Devido à importância das sinapomorfias como base nos estudos de filogenia e evolução (Hennig, 1965), acredita-se que o órgão de vom Rath possa fornecer dados filogeneticamente informativos (Kristensen, 1984; Kristensen *et al.*, 2007), porém, a carência de descrições anatômicas e histológicas dificulta sua utilização nesses estudos. Aliás, as sinapomorfias constituem inovações evolutivas e seu estudo é vital no entendimento da evolução dos diferentes grupos (Hennig, 1965).

1.1 Estado atual do conhecimento da morfologia do órgão de vom Rath: uma visão crítica

Hicks (1860) descreveu o órgão de vom Rath pela primeira vez como uma depressão no ápice do terceiro artícolo dos palpos labiais. Documentou que o órgão variava desde uma mera depressão como em *Malacosoma neustria* (Linnaeus, 1758) (Lasiocampidae) a uma estrutura em formato de tubo estendendo-se internamente até a metade, ou mais, do

comprimento do artículo. Para esse caso, Hicks (1860) não mencionou nenhum exemplo. Tal tubo pode apresentar um diâmetro constante em toda sua extensão, ou dilatar-se formando uma cavidade no extremo mais interno. O autor nunca encontrou ausência do órgão após ter revisado um grande número de espécies, sem especificar quais. Também notou a existência de um nervo conectado especificamente ao órgão. Por último, ilustrou dois esquemas do órgão, um para *Argynnis paphia* (Linnaeus, 1758) (Nymphalidae: Heliconiinae: Argynnini) e outro referente a um geometrídeo (Figura 1 A).

Posteriormente, vom Rath (1887) documentou a presença do órgão em todas as borboletas e mariposas estudadas por ele, sem mencionar quais foram. Descreveu o órgão como uma depressão geralmente em forma de garrafa no artículo distal dos palpos labiais, com abundantes cerdas sensoriais em forma de cone na base. A abertura externa é rodeada por cerdas pouco espaçadas, enquanto o gargalho ou tubo é ocupado com abundantes cerdas piliformes oblíquas em direção à abertura, de forma tal que o órgão fica protegido do exterior. Cada cerda é associada a uma célula sensorial localizada na epiderme, entretanto um nervo bem desenvolvido se espalha conectando-se com todas as células sensoriais.

vom Rath (1888) acrescentou ainda que a forma do órgão e o tamanho relativo do palpo variavam notavelmente entre gêneros. O tubo pode ser curto ou longo, enquanto a amplitude da cavidade é bem variável. Por exemplo, *Acherontia atropos* (Linnaeus, 1758) e *Sphinx convolvuli* Linnaeus, 1758, ambas da família Sphingidae, apresentam um gargalho curto e uma cavidade ampla. A abertura do órgão pode não estar localizada exatamente na ponta do artículo distal, às vezes posicionando-se levemente subterminal, mas o autor não exemplificou essas variações. Por último, ilustrou o palpo de *Pieris* sp. (Pieridae: Pierinae) (Figura 1 B).

O formato do órgão de vom Rath em linhagens basais não-Ditrysia de Lepidoptera varia desde uma cavidade moderadamente profunda em Micropterigidae, Heterobathmiidae (Kristensen, 1998), e Incurvariidae (Nielsen & Davis, 1981), até uma cavidade muito profunda, como observado em Agathiphagidae, com abertura reduzida dificultando a observação das sensilas em vista externa (Kristensen, 1998). Por sua vez, Chauvin & Faucheux (1981) registraram a presença de duas cavidades apicais no artículo distal dos palpos labiais de *Micropterix calthella* Linnaeus, 1761 (Micropterigidae), e consideraram a

maior delas (15 μm de diâmetro) como o órgão de vom Rath, o qual apresenta 15 cerdas celocônicas com quatro a seis pontas. Entretanto, a cavidade pode estar ausente, sendo apenas uma área coberta de sensilas quimiorreceptoras como em Mnesarchaeidae (Kristensen, 1968) e Neopseustidae (Kristensen, 1968, Davis, 1975). Ao contrário, na maioria das espécies de Palaephatidae, o órgão de vom Rath é nitidamente desenvolvido com aberturas largas, e em alguns casos tem a capacidade de se everter (Davis, 1986).

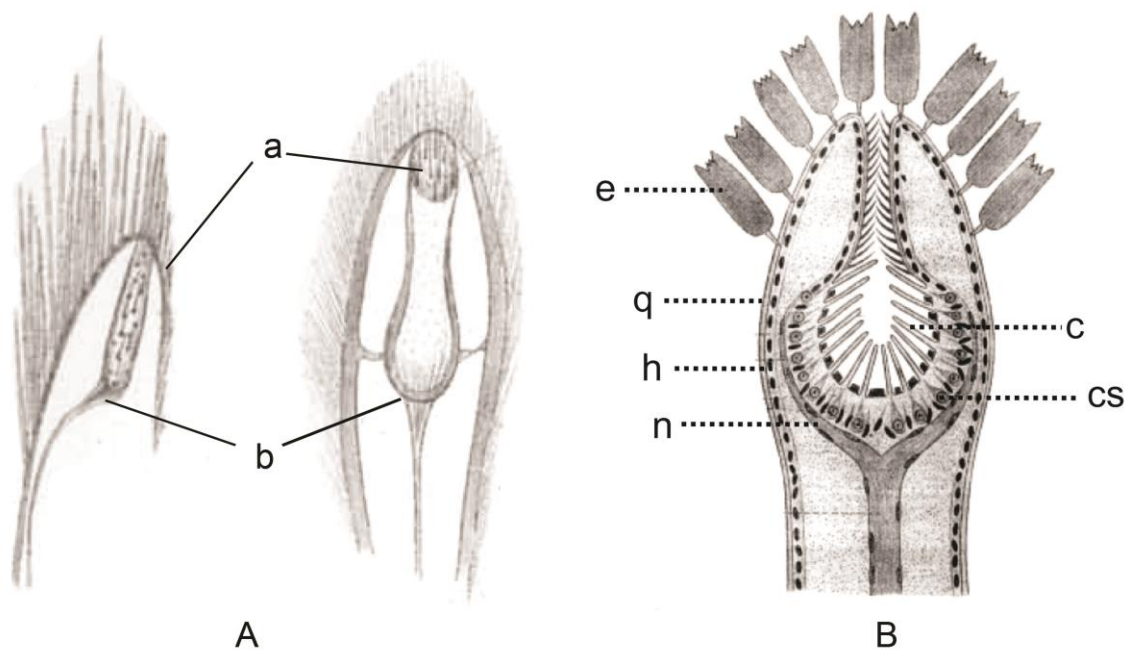


Figura 1. Ilustrações das descrições originais do órgão de vom Rath; **A)** Seção longitudinal do artículo distal de *Argynnis paphia* (Linnaeus, 1758) (Nymphalidae: Heliconiinae: Argynnini) à esquerda e de um geometrídeo à direita. a – abertura do tubo, b – nervo estendendo-se ao longo do palpômero. Adaptado de Hicks (1860); **B)** Seção longitudinal do artículo distal do palpo labial de *Pieris* sp. (Pieridae: Pierinae). c – cone sensorial, cs – célula sensorial, e – escama, h – hipoderme, n – nervo, q – quitina. Adaptado de vom Rath (1888).

Em Ditrysia, as descrições mais detalhadas do órgão são geralmente oriundas dos poucos estudos existentes acerca da fisiologia de detecção de gás carbônico (Lee *et al.*, 1985; Bogner *et al.*, 1986; Kent *et al.*, 1986; Stange *et al.*, 1995), ou em descrições gerais de estruturas sensoriais encontradas nos insetos (Faucheux & Chauvin, 1980; Faucheux, 1991). Na maioria dos casos, o órgão de vom Rath é apenas mencionado em estudos gerais de

morfologia de adultos, carecendo, portanto, de descrições detalhadas. Como exemplos destes trabalhos podemos mencionar: Orfila (1950) com *Archaeoprepona demophoon* (Hübner, [1814]) e *A. chromus* (Guérin-Méneville, [1844]) (Nymphalidae: Charaxinae: Preponini); Duarte *et al.* (2001) com *Hemiargus hanno* (Stoll, 1790) (Lycaenidae, Polyommatainae, Polyommataini); Bizarro *et al.* (2003) com *Thyridia psidii cetoides* (Rosenberg & Talbot, 1914) (Nymphalidae: Ithomiinae: Ithomiini); Mielke *et al.* (2004) com *Zaretyis ithys itylus* (Westwood, 1850) e *Prepona claudina anneta* (G. Gray, 1832) (Nymphalidae: Charaxinae: Anaeini, Preponini); de Camargo *et al.* (2005) com *Almeidaia aidaae* Mielke & Casagrande, 1981 (Saturniidae) e Leite *et al.* (2010) com *Heraclides anchisiades capys* (Hübner, [1809]) (Lepidoptera: Papilionidae).

O primeiro trabalho com descrições detalhadas do órgão de vom Rath para *Ditrysia* foi realizado por Fauchaux & Chauvin (1980), como parte de um estudo comparativo das estruturas das peças bucais de cinco espécies de Tineidae: *Monopis crocicapitella* (Clemens, 1859), *Tinea rusticella* (Clerck, 1759), *T. pellionella* Linnaeus, 1758, *Tineola bisselliella* (Hummel, 1823) e *Trichophaga tapetzella* (Linnaeus, 1758). Eles documentaram diferenças entre as espécies e o número de cerdas presentes na cavidade do órgão de vom Rath (no caso de *T. bisselliella* apresenta somente uma cerda), além da distribuição, tamanho e formato das mesmas.

Em *Pieris rapae* (Linnaeus, 1758) (Pieridae), a abertura da estrutura é subterminal com 30 μm de diâmetro, podendo atingir 100 μm de profundidade com 80 sensilas distribuídas internamente na porção anterior do órgão. Essas sensilas são levemente claviformes e com a superfície sulcada por estrias longitudinais e com inúmeros poros entre elas, com 20 μm de comprimento, diâmetro basal de 3,5 μm em seguida se afinando para cerca de 1,0 μm e medindo, aproximadamente, 1,2 μm ao nível da porção clavada (Lee *et al.*, 1985). Os autores não descrevem o formato do órgão, porém, é muito possível que o esquema ilustrado por vom Rath (1888) (ver Figura 1 B) se refere a essa espécie ou *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758), dado que o nome comum das duas espécies em alemão é o mesmo (*Kohlweißling*), e, portanto, poderia ser em forma de garrafa segundo as palavras do próprio autor.

Manduca sexta (Linnaeus, 1763) (Sphingidae), por sua vez, apresenta aproximadamente 1.750 cerdas sulcadas por estrias longitudinais e abundantes poros. A abertura está no ápice do artículo distal do palpo, e tem cerca de 30 μm de diâmetro, entretanto o formato do órgão é em forma de frasco, com um gargalo estreito, e cavidade interna mais larga que atinge 200 μm de diâmetro e 300 μm em profundidade (Kent *et al.*, 1986). Analisando a figura mostrada pelos autores, nota-se que a cavidade apresenta dois lobos.

No caso de *Rhodogastria* spp. (Erebidae), a abertura do órgão de vom Rath é variável em diâmetro (35-70 μm) e cercada por microtriquias pontiagudas; o órgão propriamente dito mede 150 μm de profundidade e 80 μm de largura. Nessas mariposas há um grupo denso de aproximadamente 200 sensilas de paredes lisas e formato uniforme, com 35 μm de comprimento e 3,5 μm de diâmetro em suas bases, cada uma se afinando e terminando em pontas dilatadas (Bogner *et al.*, 1986).

Em *Cactoblastis cactorum* (Berg, 1885) (Pyrilidae), os palpos apresentam um marcado dimorfismo sexual. Nas fêmeas (comprimento típico do corpo 21 mm), apontam para frente e medem aproximadamente 12% do comprimento do corpo, enquanto que o comprimento do artículo terminal representa cerca de 4%. Nos machos (17 mm de comprimento), posicionam-se ascendentemente e medem 6% do comprimento do corpo, e o artículo terminal cerca de 2,5%. A cavidade do órgão é coberta por uma camada densa em forma de dossel de aproximadamente 200 sensilas estreitadas na base (5-8 μm de comprimento e 1,5 μm de diâmetro), e na porção distal se expandem para formar uma estrutura em forma de folha (3-6 μm de comprimento e 3-4 μm de largura) (Stange *et al.*, 1995). Apesar das diferenças encontradas nos palpos de machos e fêmeas de *C. cactorum*, os autores não descreveram nem mediram o órgão de vom Rath, e, portanto se desconhece se ele poderia variar entre os sexos. Pelas fotografias disponibilizadas por Stange *et al.* (1995), a estrutura é profunda e tubular apresentando um diâmetro constante em toda sua extensão. Casos semelhantes em que o dimorfismo sexual restringe-se aos palpos labiais, ou seja, sem diferenças significativas entre os sexos para o formato e o tamanho do órgão de vom Rath, assim como na morfologia, número e tamanho das cerdas, já foram documentados para *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1805) (Noctuidae) (Zhong *et al.*, 2013),

Mythimna separata (Walker, 1865) (Noctuidae) (Dong *et al.*, 2014) e *Carposina sasakii* Matsumura, 1900 (Carposinidae) (Chen & Hua, 2016).

Zhao *et al.* (2013) descreveram o órgão de *H. armigera*. Nessa espécie a abertura localiza-se na extremidade do artícolo distal do palpo, entretanto a cavidade tem formato de garrafa. Porém, nas fotografias publicadas por esses autores nota-se que nessa espécie a estrutura do órgão de vom Rath é tubular e levemente afunilada, não em forma de garrafa. Também documentaram a presença de dois tipos de cerdas. As cerdas do primeiro grupo são piliformes, com paredes lisas e localizam-se na metade distal da cavidade, mais próximas da abertura, enquanto que as demais cerdas são claviformes ocupando a porção mais interna. Esse dimorfismo no formato e na distribuição das cerdas foi primeiramente documentado por estes autores, porém, eles ressaltaram que essas variações podiam ser vistas na figura publicada por Stange *et al.* (1995) do órgão de *C. cactorum*. Por sua vez, o mesmo padrão é observado em *C. sasakii* a partir das fotos publicadas no trabalho de Chen & Hua (2016), porém esses autores não comentaram nada a respeito. As fotografias apresentadas por Bogner *et al.* (1986) de *Rhodogastris* spp. também poderia ser interpretadas desse modo, só que eles consideraram as cerdas mais externas como microtriquias pontiagudas. Adicionalmente, é bom lembrar as palavras de vom Rath (1887) enfatizando que “(...) o gargalho é ocupado com abundantes pelos oblíquos em direção à abertura (...)”. Finalmente, em *Grapholita molesta* (Busck, 1916) (Tortricidae) foi registrada a presença adicional de cerdas piliformes bifurcadas, além das cerdas clavadas e das piliformes simples(=não bifurcadas) (Song *et al.*, 2016).

As descrições supracitadas resumem nosso conhecimento atual sobre a morfologia do órgão de vom Rath, e apesar de terem um grau razoável de detalhamento, cobrem somente 18 espécies pertencentes a 11 famílias de Ditrysia (Carposinidae, Erebididae, Geometridae, Lasiocampidae, Noctuidae, Nymphalidae, Pieridae, Pyralidae, Sphingidae, Tineidae e Tortricidae).

1.2 Qual a função do órgão de vom Rath?

Inicialmente, considerou-se que a função do órgão de vom Rath era quimiorreceptora, como também são os sensores presentes nas antenas, probóscide e nos tarsômeros das pernas (Lee *et al.*, 1985, Kent *et al.*, 1986). Bogner *et al.* (1986) registraram

pela primeira vez a detecção do CO₂ pelo órgão em três espécies de *Rhodogastria* Hübner, [1819] e em *Achaea lienardi* (Boisduval, 1833) (Noctuidae). Apesar de terem encontrado respostas a diferentes substâncias químicas, nenhuma delas foi maior do que as respostas ao CO₂. Posteriormente, Bogner (1990) documentou o mesmo fenômeno em outras espécies de diferentes famílias: *Argynnis paphia*, *Danaus chrysippus* (Linnaeus, 1758) (Nymphalidae: Danainae), *Antheraea pernyi* (Guérin-Méneville, 1855) (Saturniidae), *Autographa gamma* (Linnaeus, 1758) (Noctuidae), *Manduca sexta*, *Galleria mellonella* (Linnaeus, 1758) (Pyralidae: Galleriinae) e *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758) (Pieridae: Pierinae). Bogner (1990) demonstrou que o órgão de vom Rath seria especializado exclusivamente na detecção de CO₂, e que as respostas a diferentes substâncias químicas registradas por Lee *et al.* (1985) poderiam ter sido resultado da atividade basal do dióxido de carbono. As razões para as conclusões de Bogner (1990) incluíram: **(1)** a resposta a CO₂ é muito mais potente dentro de concentrações naturais; **(2)** é dose-dependente; e **(3)** as respostas a outras substâncias químicas são inibidas quando é eliminado o CO₂. Posteriormente, em estudos realizados por Stange (1992) em *Helicoverpa armigera* e por Stange *et al.* (1995) em *Cactoblastis cactorum*, discutiu-se e confirmou-se o papel exclusivo do órgão de vom Rath para a detecção do CO₂. Porém, recentemente, Sourakov *et al.* (2012) registraram atividade sensorial do órgão a diferentes compostos voláteis da banana fermentada utilizada para a captura da borboleta frugívora *Morpho helenor* (Cramer, 1776) (Nymphalidae: Satyrinae). Esses autores, no entanto, não realizaram testes para determinar a sensibilidade do órgão de vom Rath ao CO₂, nem consideraram as respostas aos compostos voláteis da fermentação em atmosfera livre de CO₂, demandando novas investigações segundo os critérios propostos anteriormente por Bogner (1990).

Especula-se bastante sobre as possíveis vantagens adaptativas da detecção do CO₂ pelos lepidópteros. Bogner (1990) postulou que essa adaptação é importante para localizar o alimento em mariposas lacrimófilas, borboletas frugívoras e na seleção de hospedeiros para *Galleria mellonilla* Fabricius, 1798 (Pyralidae: Galleriinae), cujas lagartas vivem e se alimentam dentro de colmeias de abelhas. As mariposas, além disso, poderiam aproveitar os gradientes naturais de CO₂ para se orientar espacialmente no eixo vertical (Stange, 1992; Stange *et al.*, 1995), e também para auxiliar nas migrações (Stange, 1992). Porém, os estudos realizados até o momento comprovam somente o papel do CO₂ como pista para

avaliarem o estado fisiológico das plantas hospedeiras e as fontes de néctar e, desse modo, escolherem seus recursos.

A maioria dos lepidópteros alimenta-se de tecidos vegetais durante a fase larval, em geral de folhas (Scoble, 1992). Uma fêmea fecundada deve escolher, cuidadosamente, o sítio onde irá depositar seus ovos, posto que disso dependerá a qualidade e quantidade do alimento que terão seus descendentes. Uma alta taxa fotossintética se traduz em maiores mudanças nos gradientes de CO₂ perto das folhas (Guerenstein & Hildebrand, 2008), podendo ser uma pista do estado fisiológico da planta, ou seja, de sua qualidade como alimento. As folhas podem ser fontes ou consumidoras de CO₂ dependendo do tipo de metabolismo da planta e do ciclo circadiano. Assim, temos plantas CAM que capturam o CO₂ pela noite e durante o dia fecham seus estômatos (Winter *et al.*, 2008). Para as mariposas (em geral noturnas), as folhas de uma planta CAM são consumidoras de CO₂, enquanto que para as borboletas (em geral diurnas) não são consumidoras nem fontes. No caso contrário, as plantas C₃ ou C₄ capturam o CO₂ durante o dia (consumidoras de CO₂ para borboletas) e pela noite mantêm os estômatos abertos permitindo a respiração (fontes de CO₂ para mariposas).

Foi bem demonstrado que o CO₂ tem um papel muito importante para as fêmeas de *Cactoblastis cactorum* selecionarem o sítio de oviposição (Stange *et al.*, 1995). Essa mariposa utiliza como planta hospedeira a espécie *Opuntia stricta* (Haworth, 1812) (Cactaceae), que apresenta metabolismo do tipo CAM, razão pela qual a pista para a fêmea seja gradientes negativos de CO₂ próximo da superfície da folha. Os autores consideram que o dimorfismo sexual referente aos palpos labiais, sendo maiores nas fêmeas, fortalece a hipótese sobre a importância da detecção de CO₂ para escolha do sítio de oviposição. Porém, não fica evidente que o dimorfismo atinja ao órgão de vom Rath enquanto a formato, tamanho, número, tamanho e disposição das cerdas.

Foi proposto também um papel semelhante para *Manduca sexta*, mas nesta espécie todas as evidências são indiretas (Guerenstein *et al.*, 2004; Abrell *et al.*, 2005; Guerenstein & Hildebrand, 2008). As plantas hospedeiras desta mariposa são fontes noturnas de CO₂. Entretanto, para *Pieris rapae* não se tem uma relação clara entre os ritmos fotossintéticos das plantas hospedeiras e o número de ovos (Langan *et al.*, 2001; Langan *et al.*, 2004). Para

esta espécie, acredita-se que o emprego de pistas visuais seja mais efetivo na oviposição (Ives, 1978; Renwick & Radke, 1988). Entretanto, para a maioria das espécies, as pistas olfativas parecem ter um papel central na escolha das plantas hospedeiras (Visser, 1986; Fadamiro *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2010; Honda *et al.*, 2011).

Em muitas espécies de lepidópteros, os adultos se alimentam de néctar, embora existam outras que são frugívoras ou polinípagas (Scoble, 1992). Tanto as flores como os frutos são consumidores de CO₂ devido à atividade respiratória. Foi demonstrado que *Manduca sexta* emprega os gradientes negativos de CO₂ para avaliar a quantidade de néctar das flores de *Datura wrightii* Regel (Solanaceae) (Guerenstein *et al.*, 2004; Thom *et al.*, 2004). Porém, não existem experimentos semelhantes em outras espécies, e a maioria dos trabalhos são norteados na detecção de compostos químicos das flores pelas mariposas através de outras estruturas sensoriais (Dobson, 1994). Além disso, não é avaliado se as espécies frugívoras empregam como pista o CO₂ para localização e/ou avaliação do alimento, ideia que permanece especulativa (Bogner, 1990). Por sua vez, o emprego de pistas químicas é comum em outras estruturas sensoriais, como por exemplo, as antenas (Molleman *et al.*, 2005; Sourakov, 2012).

Em resumo, o que se conhece sobre a função do órgão de vom Rath é a detecção de CO₂, baseado em 13 espécies de lepidópteros (três delas borboletas) pertencentes a sete famílias (Erebidae, Noctuidae, Nymphalidae, Saturniidae, Sphingidae, Pieridae e Pyralidae). Essa função nunca foi testada em espécies com hábitos frugívoros, e o possível papel quimiorreceptor registrado em *Morpho helenor* (Sourakov *et al.*, 2012) é controverso porque os autores não seguiram os critérios de Bogner (1990). Das possíveis vantagens adaptativas da detecção do CO₂ pelo órgão, foram demonstradas somente a seleção da planta hospedeira em *Cactoblastis cactorum*, e a avaliação da quantidade de néctar das flores em *Manduca sexta*.

1.3 Grupo de estudo: Família Nymphalidae Rafinesque, 1815

A família Nymphalidae é a linhagem mais especiosa de Papilionoidea, ultrapassando 6.100 espécies no mundo (van Nieukerken *et al.*, 2011), e mais de 2800 na região Neotropical (Heppner, 1991). Nas duas últimas décadas, houve um grande esforço para determinar as relações filogenéticas dentro da família (Penz, 1999; Brower, 2000; Penz &

Peggie, 2003; Wahlberg *et al.*, 2003; Freitas & Brown, 2004; Wahlberg *et al.*, 2005; Peña *et al.*, 2006; Simonsen, 2006 a, b; Simonsen *et al.*, 2006; Wilmott & Freitas, 2006; Silva-Brandão *et al.*, 2008; Wahlberg *et al.*, 2009; Peña *et al.*, 2011; Ortiz-Acevedo & Wilmott, 2013). A partir desses estudos, novas propostas de filogenia e classificação foram apresentadas para as subfamílias e tribos (Wahlberg *et al.*, 2003; Freitas & Brown, 2004 – ver também Figura 2).

De acordo com a alimentação dos adultos, as espécies de Nymphalidae podem ser separadas em duas guildas: nectarívoras e frugívoras (DeVries, 1987). As frugívoras são mais facilmente capturadas em armadilhas contendo isca de fruta fermentada, de modo que a amostragem pode ser simultânea e o esforço pode ser padronizado em diferentes áreas e meses do ano (DeVries & Walla, 2001).

A frugivoria surgiu pelo menos cinco vezes durante a história evolutiva de Nymphalidae, de acordo com as hipóteses filogenéticas recentes (Figura 2). As espécies das subfamílias Biblidinae, Charaxinae e Satyrinae caracterizam-se por terem hábitos frugívoros, entretanto, dentro de Nymphalinae somente a tribo Coeni e poucas espécies de Nymphalini têm o mesmo hábito. Todos estes grupos estão bem representados no Neotrópico e na Mata Atlântica (Brown, 1992).

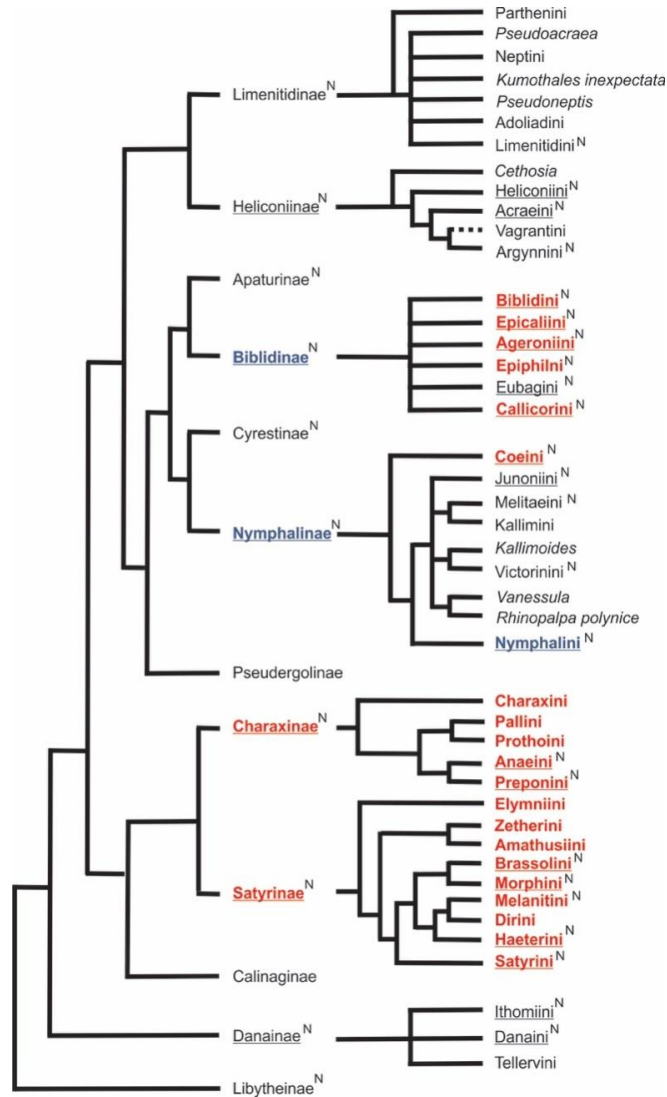


Figura 2. Hipótese filogenética de Nymphalidae e classificação em subfamílias e tribos aceita no presente projeto (adaptado de Wahlberg & Brower -<http://tolweb.org/Nymphalidae/12172>). Os grupos em **vermelho** são aqueles em que a grande maioria das espécies apresenta hábitos frugívoros; os grupos em **azul** possui alguns representantes frugívoros. N=Representado no Neotrópico.

CONCLUSÕES

Pela primeira vez a morfologia estrutural e histológica do órgão de vom Rath é descrita para quatro espécies de ninfalídeos: *Fountainea ryphea* (Cramer, 1775) (Charaxinae: Anaeini), *Morpho helenor achillaena* (Hübner, [1819]) (Satyrinae: Morphini), *Hamadryas epinome* (Felder & Felder, 1867) (Biblidinae: Ageroniini) e *Aeria olena* Weymer, 1875 (Danaina: Ithomiini).

Nas espécies com órgão de vom Rath foram encontrados vários padrões descritos na literatura: formato do órgão, tipos e disposição das cerdas, localização dos grupos celulares e formato do axônio. Adicionalmente, propomos uma terminologia para melhor entendimento da morfologia do órgão de vom Rath.

A ausência de grupos celulares na porção terminal dos palpos de *Actinote thalia* (Linnaeus, 1758) (Heliconiinae: Acraeini) e *Heliconius erato phyllis* (Fabricius, 1775) (Heliconiinae: Heliconiini) constituem evidências da ausência do órgão de vom Rath.

REFERÊNCIAS

- Abrell, L.; Guerenstein, P.G.; Mechaber, W.L.; Stange, G.; Christensen, T.A.; Nakanishi, K. & Hildebrand, J.G. 2005. Effect of elevated atmospheric CO₂ on oviposition behavior in *Manduca sexta* moths. **Global Change Biology**, 11 (8):1272–1282.
- Barbosa, P.; Berry, D.L. & Kary, C.S. 2015. **Insect histology: practical laboratory Techniques**. New Jersey, Wiley-Blackwell. 348 pp.
- Bizarro, J.M.S.; M.M. Casagrande & Mielke, O.H.H. 2003. Morfologia externa de *Thyridia psidii* cetoides (Rosenberg & Talbot). I. Cabeça e appendices (Lepidoptera, Nymphalidae, Ithomiinae). **Revista Brasileira de Zoologia**, 20 (2): 279-284.
- Bogner, F. 1990. Sensory physiological investigation of carbon-dioxide receptors in Lepidoptera. **Journal of Insect Physiology**, 36 (12):951–957.
- Bogner, F.; Boppre, M.; Ernst, K-D.& Boeckh, J. 1986. CO₂ sensitive receptors on labial palps of *Rhodogastria* moths (Lepidoptera, Arctiidae): physiology, fine-structure and central projection. **Journal of Comparative Physiology A**, 158 (6):741–749.
- Bonebrake, T.C.; Ponisio, L.C.; Boggs, C.L. & Ehrlich, P.R. 2010. More than just indicators: a review of tropical butterfly ecology and conservation. **Biological Conservation**, 143: 1831-1841.
- Brower, A.V.Z. 2000. Phylogenetic relationships among the Nymphalidae (Lepidoptera), inferred from partial sequences of the wingless gene. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences**, 267 (1449): 1201-1211.
- Brown Jr., K.S. (1992) Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. In: Morellato, L.P.C. (Org.) **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Campinas, Editora Unicamp. p. 142-186.
- Brown Jr, K.S. & Freitas, A.V.L. 2000. Atlantic forests butterflies: indicators for landscape conservation. **Biotropica**, 32 (4b): 934-956.

- Chauvin, G. & Faucheux, M. 1981. Les pieces buccales et leurs recepteurs sensoriels chez l'ímago de *Micropterix calthella* L. (Lepidoptera: Micropterigidae). **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, 10 (5-6):425–439.
- Chen, J. & Hua, B. 2016. Sexual dimorphism of adult labial palps of the peach fruit moth *Carposina sasakii* Matsumura (Lepidoptera: Carposinidae) with notes on their sensilla. **Acta Zoologica**, Stockholm, 97: 42–48.
- Davis, D.R. 1975. Systematics and zoogeography of the family Neopseustidae with the proposal of a new superfamily (Lepidoptera: Neopseustoidea). **Smithsonian Contributions to Zoology**, 210: 1-45.
- Davis, D.R. 1985. A new family of monotrysian moths from austral South America (Lepidoptera: Palaephatidae) with a phylogenetic review of the Monotrysia. **Smithsonian Contributions to Zoology**, 434: 1-202.
- de Camargo, A.J.A.; Casagrande, M.M.; Mielke, O.H.H & Furtado, E. 2005. Morfologia externa do adulto de Almeidaia aidade Mielke & Casagrande (Lepidoptera, Saturniidae, Arsenurinae, Almeidaiini). I. Cabeça, apêndices e região cervical. **Revista Brasileira de Zoologia**, 22 (3): 619-622.
- DeVries, P.J. 1987. **The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionoidea, Pieridae, and Nymphalidae**. Princenton, Princenton University Press.
- DeVries, P.J. & Walla, T.R. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. **Biological Journal of the Linnean Society**, 74 (1): 1-15.
- Dobson, H.E.M. (1994) Floral volatiles in insect biology. In: **Bernays EA (ed) Insect-plant interactions, vol 5. CRC, Boca Raton**. pp 47–81.
- Dong, J.F.; Liu, H.; Tang, Q.B.; Liu, Y.; Zhao, X.C. & Wang, G.R. 2014. Morphology, type and distribution of the labial-palp pit organ and its sensilla in the oriental armyworm, *Mythimna separate* (Lepidoptera: Noctuidae). **Acta Entomologica Sinica**, 57 (6): 681-687.
- Duarte, M.; Casagrande, M.M. & Mielke, O.H.H. 2001. Morfologia externa do adulto de *Hemiargus hanno* (Stoll) (Lepidoptera, Lycaenidae, Polyommatainae, Polyommataini). I. Cabeça. **Revista Brasileira de Zoologia**, 18 (1): 225-238.

- Fadamiro, H.; Chen, L.; Akotsen-Mensah, C. & Setzer, W.N. 2010. Antennal electrophysiological responses of the giant swallowtail butterfly, *Papilio cresphontes*, to the essential oils of *Zanthoxylum clava-herculis* and related plants. **Chemoecology**, 20 (1): 25–33.
- Faucheux, M.J. 1991. Morphology and distribution of sensilla on the cephalic appendages, tarsi and ovipositor of the European sunflower moth, *Homoeosoma nebulella* Den. & Schiff. (Lepidoptera: Pyralidae). **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, 20 (6): 291–307.
- Faucheux, M. J. & Chauvin, G. 1980a. Les pièces buccales des adultes de cinq Lépidoptères Tinéides keratophages communs dans l'Ouest de la France. II - Les récepteurs sensoriels des palpes labiaux. **Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France, nouvelle série**, 2: 4 - 15.
- Freitas, A.V.L. & K.S. Brown Jr. (2004) Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). **Systematic Biology**, 53 (3): 363-383.
- Freitas, A.V.L.; C.A. Iserhard; J.P. Santos; J.Y.O. Carreira; D.B. Ribeiro; D.H.A. Melo; A.H.B. Rosa; O.J. Marini-Filho; G.M. Accacio & M. Uehara-Prado (2014) Studies with butterfly bait traps: an overview. **Revista Colombiana de Entomologia**, 40(2): 203-212.
- Guerenstein, P.G & Hildebrand, J.G. 2008. Roles and effect of Carbon Dioxide on insect life. **Annual Review of Entomology**, 53: 161-178.
- Guerenstein, P.G.; Yepez, E.A.; van Haren, J.; Williams, D.G. & Hildebrand, J.G. 2004. Floral CO₂ emission may indicate food abundance to nectar-feeding moths. **Naturwissenschaften**, 91: 329–333.
- Heikkilä, M.; Mutanen, M.; Wahlberg, N.; Sihvonen, P. & Kaila, L. 2015. Elusive ditrysian phylogeny: an account of combining systematized morphology with molecular data (Lepidoptera). **BMC Evolutionary Biology**, 15(1): 1-27.
- Hennig, W. 1965. Phylogenetic systematics. **Annual Review of Entomology**, 10: 97-166.
- Heppner, J.B. 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. **Tropical Lepidoptera**, 2 (suppl 1): 1-85.
- Honda, K.; Omura, H.; Chachin, M.; Kawano, S. & Inoue, T.A. 2011. Synergistic or antagonistic modulation of oviposition response of two swallowtail butterflies, *Papilio maackii* and *P.*

- protenor*, to *Phellodendron amurense* by its constitutive prenylated flavonoid, phellamurin. **Journal of Chemical Ecology**, 37 (6): 575–581.
- Hicks, J.B. 1860. On certain sensory organs in insects, hitherto undescribed. **Transactions of the Linnean Society of London**, 23:139–155.
- Ives, P.M. 1978. How discriminating are cabbage butterflies? **Australian Journal of Ecology**, 3 (3): 261–276.
- Kent, K.S.; Harrow, I.D.; Quartararo, P. & Hildebrand, J.G. 1986. An accessory olfactory pathway in Lepidoptera: the labial pit organ and its central projections in *Manduca sexta* and certain other sphinx moths and silk moths. **Cell and Tissue Research**, 245 (2):237–245.
- Kristensen, N.P. 1968. The skeletal anatomy of the heads of adult of Mnesarchaeidae and Neopseustidae (Lep., Dacnonypha). **Entomologiske Meddelelser**, 36: 137–151.
- Kristensen, N.P. 1984. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). **Steenstrupia**, 10: 141–191.
- Kristensen, N.P. 1998. Skeleton and musculature. In: Kristensen, N. P. (Ed.). **Lepidoptera: Moths and Butterflies 2. Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology**. IV/35, x - 564. Berlin, Walter de Gruyter. p. 39–123.
- Kristensen, N.P.; Scoble, M.J. & Karsholt, O. 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. **Zootaxa**, 1668: 699-747.
- Kristensen, N.P.; Glatz, R.V.; Young, D.A.; Cocking, G.; Edwards, T.; Gibbs, G.W. & Halsey, M. 2015. A new extant family of primitive moths from Kangaroo Island, Australia, and its significance for understanding early Lepidoptera evolution. **Systematic Entomology**, 40: 5–16.
- Lamas, G. (2008) **La sistemática sobre mariposas (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea) en el mundo: estado actual y perspectivas futuras**. In: Bousquets, J.L.; A. Lanteri (org) *Contribuciones taxonómicas en órdenes de insectos hiperdiversos*, pp.57-70.
- Langan, A.M.; Wheeler, C.P. & Dunleavy, P.J. 2001. Does the small white butterfly (*Pieris rapae* L.) aggregate eggs on plants with greater gas exchange activity? **Journal of Insect Behavior**, 14 (4):459–468.

- Langan, A.M.; Wheeler, C.P. & Dunleavy, P.J. 2004. Biogenic gradients of CO₂ and H₂O and oviposition by the small white butterfly (*Pieris rapae* L.) in cages. **Applied Entomology and Zoology**, 39 (1):55–59.
- Lee, J.K.; Selzer, R. & Altner, H. 1985. Lamellated outer dendritic segments of a chemoreceptor within wall-pore sensilla in the labial palp-pit organ of the butterfly, *Pieris rapae* L. (Insecta, Lepidoptera). **Cell and Tissue Research**, 240 (2):333–342.
- Leite, L.A.R.; Casagrande, M.M. & Mielke, O.H.H. 2010. External morphology of the adult of *Heraclides anchisiades capys* (Hübner, [1809]) (Lepidoptera – Papilionidae) I. Head, cephalic appendages and cervical region. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 53 (5): 1119-1126.
- Li, J.; Wakui, R.; Horie, M.; Nishimura, Y.; Nishimura, N.; Tebayashi, S-I. & Kim, C.S. 2010. Feeding stimulant in *Cinnamomum camphora* for the common bluebottle, *Graphium sarpedon nipponum* (Lepidoptera: Papilionidae). **Zeitschrift fur Naturforschung C**, 65 (9-10): 571–576.
- McDowell E.M. & Trump, B.F. 1976. Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscope. **Archives on Pathology & Laboratory Medicine**, 100: 405-414.
- Mielke, C.G.C.; Mielke, O.H.H. & Casagrande, M.M. 2004. Estudo comparado da morfologia externa de *Zaretys itys itylus* (Westwood) e *Agrias claudina annetta* (Gray) (Lepidoptera, Nymphalidae, Charaxinae) I. Cabeça, appendices e região cervical. **Revista Brasileira de Zoologia**, 21 (2): 357-369.
- Molleman, F.; van Alphen, M.E.; Brakefield, P.M. & Zwaan, B.J. 2005. Preferences and food quality of fruit-feeding butterflies in Kibale Forest, Uganda. **Biotropica**, 37 (4): 657–663.
- Nation, J.L. 1983. A new method using hexamethyldisilazane for preparation of soft insect tissue for scanning electron microscopy. **Stain Technology**, 58 (6): 347–351.
- New, T.R. 1997. Are Lepidoptera an effective “umbrella group” for biodiversity conservation? **Journal of Insect Conservation**, 1 (1): 5-12.
- Nielsen, E.S. & Davis, D.R. 1981. A Revision of the Neotropical Incurvariidae s. str., with the description of two new genera and two new species (Lepidoptera: Incurvarioidea). **Steenstrupia**, 7(3): 25-57.

- Orfila, R.N. 1950. Las especies argentinas de "*Prepona*" Boisduval (Lep: Nymph.). **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales**, 1 (7): 273-321.
- Ortiz-Acevedo, E. & Willmott, K.R. 2013. Molecular systematics of the butterfly tribe Preponini (Nymphalidae: Charaxinae). **Systematic Entomology**, 38 (2): 440-449.
- Peña, C.; Nylin, S. & Wahlberg, N. 2011. The radiation of Satyrini butterflies (Nymphalidae: Satyrinae): a challenge for phylogenetic methods. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 161 (1): 64-87.
- Peña, C.; Wahlberg, N.; Weingartner, E.; Kodandaramaiah, U.; Nylin, S.; Freitas, A.V.L. & Brower, A.V.Z. 2006. Higher level phylogeny of Satyrinae butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) based on DNA sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 40 (1): 29-49.
- Penz, C.M. 1999. Higher level phylogeny for the passion-vine butterflies (Nymphalidae, Heliconiinae) based on early stage and adult morphology. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 127 (3): 277-344.
- Penz, C.M. & Peggie, D. 2003. Phylogenetic relationships among Heliconiinae genera based on morphology (Lepidoptera: Nymphalidae). **Systematic Entomology**, 28 (4): 451-479.
- Regier, J.C.; Mitter, C.; Kristensen, N.P.; Davis, D.R.; van Nieuwerkerken, E.J.; Rota, J.; Simonsen, T.J.; Mitter, K.T.; Kawahara, A.Y.; Yen, S.; Cummings, M.P. & Zwick, A. 2015. A molecular phylogeny for the oldest (nonditrysian) lineages of extant Lepidoptera, with implications for classification, comparative morphology and life-history evolution. **Systematic Entomology**, 40 (4): 671-704.
- Renwick, J.A.A. & Radke, C.D. 1988. Sensory cues in host selection for oviposition by the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. **Journal of Insect Physiology**, 34 (3): 251-257.
- Rohlf, F.J. 2001. **tpsDig – thin plate splines digitizer, version 2.11**. New York, State University of New York at Stony Brook.
- Schmitt, J.B. 1938. The feeding mechanism of adult Lepidoptera. **Smithsonian Miscellaneous Collections**, 97 (4): 1-27.
- Scoble, M.J. 1992. **The Lepidoptera: Form, Function and Diversity**. Oxford, Oxford University Press. 404p.

- Silva-Bradão, K.L.; Wahlberg, N.; Francini, R.B.; Azeredo-Espin, A.M.L.; Brown Jr., K.S.; Paluch, M.; Lees, D.C. & Freitas, A.V.L. 2008. Phylogenetic relationships of butterflies of the tribe Acraeini (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae) and the evolution of host plant use. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 46 (2): 515-531.
- Simonsen, T.J. 2006a. Glands, muscles and genitalia. Morphological and phylogenetic implications of histological characters in the male genitalia of fritillary butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Argynnini). **Zoologica Scripta**, 35 (3): 231-241.
- Simonsen, T.J. 2006b. Fritillary phylogeny, classification and larval hostplants: reconstructed mainly on the basis of male and female genitalic morphology (Lepidoptera: Nymphalidae: Argynnini). **Biological Journal of the Linnean Society**, 89 (4): 627-673.
- Simonsen, T.J.; Wahlberg, N.; Brower, A.V.Z. & de Jong, R. 2006. Morphology, molecules and fritillaries: approaching a stable phylogeny for Argynnini (Lepidoptera: Nymphalidae). **Insect Systematics & Evolution**, 37 (4): 405-418.
- Song, Y.Q.; Sun, H.Z. & Wu, J.X. 2016. Ultrastructural characteristics of the proboscis and the labial palp pit organ in the oriental fruit moth, *Grapholita molesta*. **Bulletin of Insectology**, 69 (1): 59-66.
- Sourakov, A.; Duehl, A. & Sourakov, A. 2012. Foraging behavior of the blue morpho and other tropical butterflies: the chemical and electrophysiological basis of olfactory preferences and the role of color. **Psyche**, 2012: 10 pp.
- Stange, G. 1992. High-resolution measurement of atmospheric carbon dioxide concentration changes by the labial palp organ of the moth *Heliothis armigera* (Lepidoptera, Noctuidae). **Journal of Comparative Physiology A**, 171 (3):317–324.
- Stange, G.; Monroe, J.; Stowe, S. & Osmond, C.B. 1995. The CO₂ sense of the moth *Cactoblastis cactorum* and its probable role in the biological control of the CAM plant *Opuntia stricta*. **Oecologia**, 102 (3):341–352.
- Thom, C.; Guerenstein, P. G.; Mechaber, W.L. & Hildebrand, J.G. 2004. Floral CO₂ cues reveal flower profitability to moths. **Journal of Chemical Ecology**, 30 (6):1285–1288.
- van Nieukerken, E.J.; Kaila, I.; Kitching, I. J.; Kristensen, N.P.; D.C. Lees; 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.A.; 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.; 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: 42 An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. **Zootaxa**, 3148: 212–221.
- Visser, J.H. 1986. Host odor perception in phytophagous insects. **Annual Review of Entomology**, 31: 121–144.
- vom Rath O. vom. 1887. Über die Hautsinnesorgane der Insecten. **Zoologischer Anzeiger**, 10: 627-631, 645-649.
- vom Rath O. vom. 1888. Über die Hautsinnesorgane der Insecten. **Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie**, 46: 413-454.
- Wahlberg, N.; Brower, A.V.Z. & Nylin, S. 2005. Phylogenetic relationships and historical biogeography of tribes and genera in the subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, 86 (2):227-251.
- Wahlberg, N.; Weingartner, E. & Nylin, S. 2003. Towards a better understanding of the higher systematics of Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 28 (3): 473-484.
- Wahlberg, N.; Leneveu, J.; Kodandaramaiah, U.; Peña, C.; Nylin, S.; Freitas, A.V.L. & Brower, A.V.Z. 2009. Nymphalid butterflies diversify following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. **Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences**, 276 (1677): 4295-4302.
- Willmott, K.R. & Freitas, A.L.V. 2006. Higher-level phylogeny of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae): classification, patterns of larval hostplant colonization and diversification. **Cladistics**, 22 (4): 297-368.
- Winter, K.; García, M. & Holtum, J.A.M. 2008. On the nature of facultative and constitutive CAM: environmental and developmental control of CAM expression during early growth of *Clusia*, *Kalanchoë*, and *Opuntia*. **Journal of Experimental Botany**, 59 (7): 1829-1840.

Zhao, X.C.; Tang, Q.B.; Berg, B.G.; Liu, Y.; Wang, Y.R.; Yang, F.M. & Wang, G.R. 2013. Fine structure and primary sensory projections of sensilla located in the labial-palp pit organ of *Helicoverpa armigera* (Insecta). **Cell and Tissue Research**, 353: 399-408.