

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

THAYNA DA SILVA RAYMUNDO

**SISTEMÁTICA E TAXONOMIA DE *Hermanella* NEEDHAM & MURPHY E
GÊNEROS RELACIONADOS (EPHEMEROPTERA: LEPTOPHLEBIIDAE:
HAGENULINAE)**

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2021**

THAYNA DA SILVA RAYMUNDO

**SISTEMÁTICA E TAXONOMIA DE *Hermanella* NEEDHAM & MURPHY E
GÊNEROS RELACIONADOS (EPHEMEROPTERA: LEPTOPHLEBIIDAE:
HAGENULINAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para a obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Frederico Falcão Salles

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2021**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

R273s
2021 Raymundo, Thayna da Silva, 1995-
Sistemática e taxonomia de *Hermanella* Needham &
Murphy e gêneros relacionados (Ephemeroptera:
Leptophlebiidae: Hagenulinae) / Thayna da Silva Raymundo. –
Viçosa, MG, 2021.
75 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui apêndices.

Orientador: Frederico Falcão Salles.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. *Hermanella*. 2. Análise cladística. 3. Taxonomia.
4. Chaves. I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de
Entomologia. Programa de Pós-Graduação em Entomologia.
II. Título.

CDD 22. ed. 595.734

Bibliotecário(a) responsável: Renata de Fatima Alves CRB6 2578

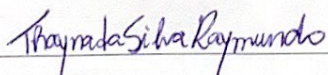
THAYNA DA SILVA RAYMUNDO

SISTEMÁTICA E TAXONOMIA DE *Hermanella* NEEDHAM & MURPHY E
GÊNEROS RELACIONADOS (EPHEMEROPTERA: LEPTOPHLEBIIDAE:
HAGENULINAE)

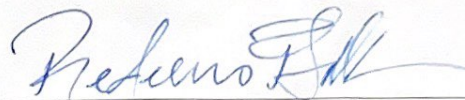
Dissertação apresentada à Universidade Federal de
Viçosa, como parte das exigências do Programa de
Pós-Graduação em Entomologia, para a obtenção do
título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 23 de abril de 2021.

Assentimento:



Thayna da Silva Raymundo
Autora



Frederico Falcão Salles
Orientador

Dedico este trabalho à todas mulheres pesquisadoras
que mesmo com as adversidades continuam fazendo ciência no Brasil e que me inspiram!

AGRADECIMENTOS

É difícil expressar com palavras o quanto sou grata a cada pessoa querida que contribuiu para a realização deste trabalho. A pós-graduação passou a ser um sonho e uma realização profissional desde o momento que entrei na universidade, lá em 2013 em um *campus* do interior do Espírito Santo. Com a pandemia, os desafios e dificuldades, que naturalmente todo aluno passa, foram extremamente intensificados e os desgastes físicos e emocionais foram inevitáveis. Mas sinto-me privilegiada por ser uma sobrevivente e por conseguir finalizar este trabalho com muito carinho. Isso só foi possível graças à minha rede de apoio, que foi imprescindível para que eu conseguisse chegar até aqui.

A começar pelo apoio fundamental dos meus pais, Juliana (minha mãe) e Aristίδes (meu avô, que chamo carinhosamente de pai), sem eles nada disso seria possível. Meus pais são de outra geração, não tiveram oportunidades e acesso ao ensino superior, mas nunca mediram esforços ou deixaram de me apoiar e investir em mim e na minha formação. Sou eternamente grata a eles por todo amor e sacrifícios que fizeram e fazem por mim. Amo vocês.

Ao meu orientador Dr. Frederico Falcão Salles, ou “Fred” como ele prefere, por todo aprendizado que me proporcionou nesses anos de parceria, por me apresentar o mundo fascinante dos Ephemeroptera e pela paciência em me ensinar (até conseguir finalmente ver a bula das asas dos efêmeros, por exemplo rs). Seu amor pelos insetos e seu zelo em ensinar são inspiração para mim. Obrigada por sua compreensão, inclusive em tempos pandêmicos, e por não medir esforços em me ajudar (desde idas a campos na busca de mais bichos, até nas análises apresentadas neste trabalho). Obrigada por tudo!

Agradeço à Universidade Federal de Viçosa por me encantar e acolher, ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia e a todos os professores que contribuíram para minha formação nesta instituição. Agradeço à Capes (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil) pelo apoio financeiro durante o mestrado (process # 88882.349605/2019-01). E agradeço também ao Rodolfo Mariano (MZUESC) pelo empréstimo de material e a Jeane Nascimento (INPA) pelas fotos de material-tipo, importantíssimos neste trabalho.

Aos amigos e colegas que pude fazer no Museu de Entomologia (UFVB), por fazer companhia a essa “capixaba” nas horas de estudos e de diversão, nos trabalhos das disciplinas e nos churrascos de laboratório. Em especial meus agradecimentos ao Otávio, por sua parceria nos estudos até mais tarde no museu e por sua companhia no laboratório durante a pandemia, e ao

Jhon, por sempre estar disponível em me ajudar, pela companhia e apoio durante a execução deste trabalho.

Não poderia deixar de agradecer também aos amigos que fiz na turma do mestrado 2019/1, pela companhia durante as disciplinas, durante os almoços e jantares no RU, nos churrascos da Entomologia, pelos infinitos momentos de descontração e por serem minha família em Viçosa. Meu muito obrigada à Jéssica, Júlia, Otávio, Carlos, Dai, Jose, Carol e Daniel.

Aos meus amigos de longa data Bruna, Bárbara, Yhuri, Alana, Amanda, Jaqueline, Mariane, Taís e Vinícius, pela companhia, pelos incentivos, pelos “ombros amigos”, por me apoiarem e não me deixarem desanimar. Eu sou muito agraciada por ter amigos tão maravilhosos e inspiradores.

E por último, mas não menos importante, meu eterno agradecimento ao Phillipe (carinhosamente chamado de “meu bem”), meu parceiro de vida, que me ouve, apoia e sempre me incentivou a ir além. Sem a sua companhia certamente essa etapa da minha vida teria sido menos leve, engraçada e com menos amor. Obrigada por compartilhar sua vida comigo, amo você.

“Pés, para que te quero, se tenho asas
para voar?”. (Frida Kahlo)

RESUMO

RAYMUNDO, Thayna da Silva, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, abril de 2021. **Sistemática e taxonomia de *Hermanella* Needham & Murphy e gêneros relacionados (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Hagenulinae)**. Orientador: Frederico Falcão Salles.

O Complexo *Hermanella* é um dos grupos mais diversificados entre Hagenulinae (Ephemeroptera: Leptophlebiidae), com distribuição desde a Região Neotropical até a Região Neártica e atualmente 41 espécies são descritas. Dentre os gêneros que compõem o complexo, *Hermanella* é um dos mais diversos em termos de espécies, com estudos taxonômicos, em alguns casos, difíceis e conflitantes. Alguns gêneros têm sido considerados mais intimamente relacionados a *Hermanella* durante as últimas décadas, como *Needhamella* Domínguez & Flowers e *Hylister* Domínguez & Flowers. No entanto, a mais recente hipótese de relacionamento que inclui todas as espécies do gênero foi proposta há quase 20 anos e, desta maneira, as relações internas atuais do táxon são desconhecidas, visto que novas espécies foram descritas desde então. Portanto, o presente trabalho, baseado no estudo de todas as espécies de *Hermanella* e de gêneros considerados relacionados, apresenta uma análise filogenética utilizando caracteres morfológicos a fim de testar a monofilia de *Hermanella*, as relações entre suas espécies e as relações de parentesco com gêneros mais intimamente relacionados. De acordo com nossos resultados, *Hermanella* é um gênero polifilético, mas recuperamos o clado composto pela maioria das espécies até então reconhecidas para o táxon, baseado principalmente em características da ninfa. O gênero *Needhamella* é reavaliado para incluir as demais espécies de *Hermanella*, agora transferidas para *Needhamella*, assim como novas hipóteses filogenéticas entre *Hermanella* e gêneros mais relacionados do Complexo *Hermanella*. Além disso, o conceito genérico de *Hydromastodon* e *Leentvaaria* são expandidos ao incluir novas combinações, bem como o conceito de *Hydrosmilodon*, com duas espécies realocadas em outros gêneros.

Palavras-chave: Complexo *Hermanella*. Análise cladística. Taxonomia. Chave taxonômica.

ABSTRACT

RAYMUNDO, Thayna da Silva, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, April, 2021. **Systematic and taxonomy of *Hermanella* Needham & Murphy and related genera (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Hagenulinae)**. Adviser: Frederico Falcão Salles.

The *Hermanella* complex is one of the most diverse groups among Hagenulinae (Ephemeroptera: Leptophlebiidae), with distribution from the Neotropics to the Nearctic Region, and currently 41 species are described. Among the genera that compose the complex, *Hermanella* is one of the most diverse in terms of species, with taxonomic studies in some cases difficult and conflicting. Some genera have been considered more closely related to *Hermanella* during the last decades, such as *Needhamella* Domínguez & Flowers and *Hylister* Domínguez & Flowers. However, the most recent hypothesized relationship that includes all species of the genus was proposed almost 20 years ago, and thus the current internal relationship of the taxon is unknown, since new species have been described since then. Therefore, the present work, based on the study of all *Hermanella* species and related genera, presents a phylogenetic analysis using morphological characters in order to test the monophyly of *Hermanella*, the relationships among its species, and the relationships with more closely related genera. According to our results, *Hermanella* is a polyphyletic genus, but we recovered the clade composed of most of the species heretofore recognized for the taxon, based mainly on nymph characteristics. The genus *Needhamella* is revalidated to include the remaining *Hermanella* species now transferred to *Needhamella*, as well as new phylogenetic hypotheses between *Hermanella* and more related genera of the *Hermanella* complex. In addition, the generic concept of *Hydromastodon* and *Leentvaaria* are expanded to include new combinations, as is the concept of *Hydrosmilodon*, with two species relocated to other genera.

Keywords: *Hermanella* complex. Cladistic analysis. Taxonomy. Taxonomic key.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Hipótese filogenética com os caracteres mapeados $k=6$ (números acima das ramificações são os caracteres e abaixo são os estados do caráter, veja Tabela 2). Os nós estão indicados por letras e abaixo estão os valores do suporte relativo de Bremer (entre colchetes)..51
- Figura 2 – Brânquias de espécies estudadas na análise atual: (A) *Hermanella maculipennis*; (B) *Needhamella ehrhardti*. Ll, lobos laterais; Pd, processo digitiforme. Ilustrações modificadas de Domínguez e Flowers (1989).....52
- Figura 3 – Garra tarsal de espécies estudadas na análise atual: (A) *Hermanella maculipennis*; (B) *Hylister chimaera*; (C) *Needhamella ehrhardti*. Dsa, denticulo subapical largo; Dsm, denticulo submarginal. Ilustrações modificadas de Domínguez e Flowers (1989) e Kluge (2007).....53
- Figura 4 – Labro de espécies estudadas na análise atual: (A) *Hermanella maculipennis*; (B) *Needhamella nigra* **n. comb.**.....54
- Figura 5 – Proesternos de espécies estudadas na análise atual: (A) *Hermanella froehlichii*; (B) *Needhamella nigra* **n. comb.**; (C) *Hylister obliquus*. Bar, braço anterior reto; Bps, braço posterior sinuoso; Bpr, braço posterior reto.....55
- Figura 6 – Genitálias de espécies estudadas na análise atual: (A) *Hermanella froehlichii*; (B) *Hermanella amere*. Setas mostrando a orientação do telopênis. Ilustração B modificada de Nascimento e Salles (2013).....56
- Figura 7 – Asas de espécies estudadas na análise atual: (A) asa anterior de *Hermanella froehlichii*; (B) asa posterior de *Hermanella froehlichii*; (C) asa anterior de *Needhamella ehrhardti*; (D) asa anterior de *Needhamella ehrhardti*. Linha mostrando a posição das trajetórias das bulas (linha invisível que conecta as bulas).....57
- Figura 8 – Mapa de distribuição das espécies de *Hermanella*, enfatizando a América do Sul em diferentes tons de cinza (representando as elevações), com círculos mostrando as ocorrências e os triângulos, com suas respectivas cores, destacando a localidade-tipo de cada espécie.....58
- Figura 9 – Mapa de distribuição das espécies de *Needhamella*, enfatizando a América do Sul em diferentes tons de cinza (representando as elevações), com círculos mostrando as ocorrências e os triângulos, com suas respectivas cores, destacando a localidade-tipo de cada espécie.....59

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Lista do material examinado (Sigla do estágio: N, ninfa; MS, macho subimago; MI, macho imago; FI, fêmea imago; FS, fêmea subimago; O, ovo. Sigla do determinador: FFS, Frederico F. Salles; LRCL, Lucas R. C. Lima; TSR, Thayna S. Raymundo).....16

Tabela 2 – Lista de caracteres (CI= índice de consistência; RI= índice de retenção). CI e RI foram baseados na análise sob pesagem implícita ($k = 6$). O símbolo “-” é referente a índices de CI e RI iguais a zero; e “*” se refere a novos caracteres.....22

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	12
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	14
2.1 Escolha dos terminais.....	14
2.2 Material examinado.....	15
2.3 Lista de caracteres.....	20
2.4 Análise cladística.....	21
2.5 Chave taxonômica.....	21
2.6 Mapa de distribuição.....	22
3 RESULTADOS.....	22
4 DISCUSSÃO.....	27
4.1 Considerações taxonômicas.....	32
4.2 Chave interativa.....	44
5 CONCLUSÕES.....	45
6 REFERÊNCIAS.....	45
7 LISTA DE FIGURAS.....	51
8 APÊNDICE 1.....	60
9 APÊNDICE 2.....	61

1 INTRODUÇÃO

Ephemeroptera pertence a linhagem de insetos alados mais antiga do mundo (Ephemerida) (Sartori e Brittain, 2015) e possui aproximadamente 3700 espécies registradas (Jacobus et al., 2019). São insetos anfibióticos, com ovos e ninfas aquáticos e os alados vivem em ambiente terrestre. São elementos importantes nos ecossistemas de água doce, uma vez que servem como fonte de alimento para muitos outros animais, e são considerados excelentes bioindicadores da qualidade da água, já que muitas espécies são sensíveis às alterações dos níveis de poluentes dos rios e lagos. Entre as famílias conhecidas, Leptophlebiidae representa um dos grupos mais diversos e difundidos da ordem (Monjardim et al., 2020), com ampla distribuição mundial. A família é a mais diversificada a nível de gênero (Barber-James et al., 2008) e na região Neotropical é mais diversa em termos de espécies (Sartori e Brittain, 2015).

Leptophlebiidae foi previamente dividida em duas subfamílias: Leptophlebiinae Banks 1900 e Atalophlebiinae por Peters (1980) baseada em caracteres morfológicos. Kluge (1994) estabeleceu Habrophlebiinae e em 2009 o mesmo autor propôs novas subfamílias: Calliarciinae, Terpidinae e Castanophlebiinae. Mais tarde, Godunko et al. (2015) corroboraram os trabalhos realizados anteriormente por Kluge. Recentemente, Monjardim et al. (2020) propuseram novas subfamílias: Choroterpinae e Hagenulinae, além de novas relações internas com base em dados moleculares.

De acordo com Monjardim et al. (2020), Hagenulinae é composta por duas tribos, sendo Miroculini a que engloba a subtribo Hermanellina. Para autores como Salles e Boldrini (2019), Domínguez et al. (2019) e Monjardim et al. (2020), Hermanellina é composta por alguns gêneros como *Farrodes* Peters, *Homothraulax* Demoulin, *Bessierus* Thomas & Orth, *Perissophlebiodes* Savage e o Complexo *Hermanella*. Domínguez e Flowers (1989) propuseram o complexo e atualmente oito gêneros são reconhecidos: *Hermanella* Needham & Murphy; *Hydromastodon* Polegatto & Batista; *Hydrosmilodon* Flowers & Domínguez; *Hylister* Domínguez & Flowers; *Leentvaaria* Demoulin; *Needhamella* Domínguez & Flowers; *Paramaka* Savage & Domínguez; e *Traverella* Edmunds.

Os estudos taxonômicos e filogenéticos a respeito do Complexo *Hermanella* têm aumentado consideravelmente nas últimas décadas (e.g. Domínguez e Flowers, 1989; Flowers e Domínguez, 1991; Domínguez et al., 2001; Sartori, 2005; Lima et al., 2012; Salles et al., 2016). Entretanto, Kluge (2007) considerou as classificações equivocadas e estabeleceu o táxon *Hermanellognatha*, equivalente ao Complexo *Hermanella*, sendo composto por um único

gênero, *Hermanella*, e dividindo-o em 5 subgêneros baseados no formato da brânquia (*Hermanella*, *Needhamella*, *Leentvaaria*, *Traverella* e *Hylister*), com *Hydromastodon*, *Hydrosmilodon* e *Paramaka* sendo sinônimos juniores de *Needhamella*. Para o autor muitas das características utilizadas para distinguir os táxons são específicas das espécies e, portanto, não informativas para os gêneros.

O gênero *Hermanella* foi estabelecido por Needham e Murphy (1924) para abarcar *He. thelma*, espécie descrita a partir de ninfas coletadas na Argentina em 1920. As principais características destacadas pelos autores foram a venação das asas, com base nas tecas alares, e as peças bucais conspícuas e modificadas, com grandes palpos maxilares e a presença de numerosas e longas cerdas. O gênero apresenta distribuição na América do Sul e, até o presente estudo, 10 espécies são conhecidas (e.g. Domínguez e Flowers, 1989; Ferreira e Domínguez, 1992; Nascimento e Salles, 2013; Almeida et al., 2016).

A monofilia de *Hermanella* foi testada pela primeira vez por Flowers e Domínguez (1991), sendo considerado grupo irmão de *Hylister* e ambos intimamente relacionados a *Needhamella*, resultado posteriormente corroborado por Domínguez e Cuezco (2002). Entretanto, as relações de *Needhamella* são questionáveis, visto que em trabalhos como Domínguez et al. (2001) e Sartori (2005), *Needhamella* aparece como grupo irmão de *Leentvaaria* e *Hydrosmilodon*, respectivamente.

As relações internas de *Hermanella* vêm sendo propostas ao longo dos anos. Demoulin (1955) estabeleceu dois subgêneros: *Hermanella (stricto sensu)* e *Hermanella (Hermanellopsis)*. Mais tarde, *Hermanellopsis* foi elevado a nível de gênero e desde então não é considerado como fortemente relacionado a *Hermanella*. Domínguez e Flowers (1989) propuseram uma nova divisão em dois subgêneros: *He. (Hermanella)* e *He. (Guayakia)*, hipótese não corroborada por Domínguez e Cuezco (2002) ao incluírem dados de ovos na matriz analisada previamente.

O estudo mais recente sobre a filogenia de *Hermanella* foi realizado por Domínguez e Cuezco (2002) com dados de cinco espécies previamente conhecidas. Após este trabalho, novas espécies foram descritas: *He. amere* Nascimento & Salles; *He. angeli* Almeida, Costa & Mariano; e *He. nigra* Nascimento & Salles, além de duas novas combinações, uma para *He. costalis* (Navás) proposta por Peters et al. (2005) e outra para *He. mazama* (Nascimento, Mariano & Salles) proposta por Nascimento e Salles (2013). Grande parte das espécies do táxon não possuem todos seus estágios do ciclo de vida conhecidos, como as imagos da espécie-tipo

do gênero, os imaturos de *He. amere* e *He. costalis*, imago macho de *He. grandis* e, para três espécies os ovos também não são conhecidos.

Apesar de diversos trabalhos relevantes, o estudo do gênero é complexo e com lacunas a serem preenchidas. Muitas características das ninfas e adultos de *Hermanella* e *Needhamella* são semelhantes e, além disso, algumas espécies descritas para *Hermanella* apresentam características intermediárias entre os táxons. Para Domínguez e Flowers (1989) algumas características que diferenciam ambos os gêneros são: forma do prosterno nos adultos; projeção medial do clípeo, formato das brânquias; e presença ou ausência de dentículos submarginais nas garras tarsais das ninfas. Contudo, como mencionado acima, algumas espécies apresentam caracteres intermediários (e.g. *He. angeli* e *He. mazama*). Além disso, algumas imagos de *Hermanella* e *Hylister* também apresentam características semelhantes, gerando conflitos nas identificações.

Portanto, compreender a taxonomia e a sistemática de *Hermanella* é importante para entender as relações de parentesco entre as espécies do gênero, visto que novas descrições foram realizadas após os últimos estudos filogenéticos utilizando dados morfológico, além de distinção e diagnose mais robusta do gênero, facilitando a identificação das espécies.

Sendo assim, os objetivos principais deste trabalho foram: (1) testar a monofilia de *Hermanella* e suas relações internas; (2) testar hipóteses de relacionamento filogenético entre *Hermanella*, *Hylister* e *Needhamella*; e (3) investigar as relações de *Hermanella* com as demais espécies do Complexo *Hermanella*. As análises filogenéticas foram baseadas em caracteres morfológicos. A filogenia de *Hermanella* é apresentada, junto com uma classificação taxonômica revisada do gênero condizente com a análise cladística proposta.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Escolha dos terminais

Para a escolha do grupo interno, 13 táxons foram selecionados como unidades taxonômicas operacionais (OTUs) e adicionados à matriz. A fim de investigar as relações internas do gênero *Hermanella* e testar sua monofilia, todas as espécies e seus estágios conhecidos para o táxon foram incluídas, sendo elas: *He. thelma* Needham e Murphy (1924), *He. grandis* Domínguez e Flowers (1989), *He. guttata* Domínguez e Flowers (1989), *He. maculipennis* Domínguez e Flowers (1989), *He. froehlichii* Ferreira e Domínguez (1992), *He. mazama* (Nascimento,

Mariano & Salles, 2012), *He. amere* Nascimento e Salles (2013), *He. nigra* Nascimento e Salles (2013), e *He. angeli* Almeida, Costa & Mariano (2016). A espécie *He. costalis* foi excluída da análise, visto que o táxon é conhecido apenas pelo holótipo macho, o qual não está bem preservado.

Além do gênero *Hermanella*, todos os semaforontes descritos para espécies de *Hylister* e *Needhamella* foram incluídos na análise como grupo interno a fim de testar hipótese de relacionamento filogenético de ambos os gêneros, sendo: *Hy. plaumanni* Domínguez e Flowers (1989), *Hy. chimaera* Kluge (2007), *Hy. obliquus* Nascimento e Salles (2013) e *N. ehrhardti* (Ulmer, 1920).

Como grupo externo, 10 OTUs do Complexo *Hermanella* foram incluídas à matriz com preferencialmente as espécies-tipo dos gêneros e, quando possível, uma ou mais espécies adicionais para cada gênero (de preferência aquelas em que todos os semaforontes são conhecidos), de modo a verificar as relações de parentesco de *Hermanella* com os demais gêneros do Complexo *Hermanella*. Sendo elas: *Hydromastodon sallesi* Polegatto & Batista (2007); *Hydrosmilodon primanus* Flowers & Domínguez (1992), *Hs. saltensis* Flowers & Domínguez (1992), *Hs. gilliesae* Thomas & Péru em Thomas et al. (2004), e *Hs. plagatus* Lima, Nascimento & Salles em Lima et al. (2012); *Leentvaaria palpalis* Demoulin (1966); *Paramaka convexa* Savage & Domínguez (1992), e *P. incognita* Domínguez, Grillet, Nieto, Molineri & Guerrero (2014); *Traverella albertana* (McDunnough, 1931); e *T. calingastensis* Domínguez (1995). Com exceção de *Hydromastodon mikei* Thomas & Boutonnet em Thomas et al. (2004), que apenas as ninfas são conhecidas e não foram incluídas na análise.

A árvore foi enraizada no gênero *Poranga* Gonçalves & Da-Silva 2012 em Gonçalves et al. (2012), sendo considerado da linhagem *Perissophlebiodes* e esta como grupo irmão do Complexo *Hermanella*, ou *Hermanellognatha* (e.g. Gonçalves et al., 2012; Salles e Boldrini, 2019; Monjardim et al., 2020).

2.2 Material examinado

A identificação taxonômica dos espécimes e seus estágios examinados diretamente foram realizados através de consulta e comparação com artigos de descrições originais (Needham e Murphy, 1924; Demoulin, 1966; Domínguez e Flowers, 1989; Flowers e Domínguez, 1992; Ferreira e Domínguez, 1992; Savage e Domínguez, 1992; Blanco-Belmonte e Peters, 2003;

Thomas et al., 2004; Polegatto e Batista, 2007; Lima et al., 2012; Nascimento e Salles, 2013; Domínguez et al., 2014; Boldrini e Barroso, 2015; Salles et al., 2016; e Almeida et al., 2016).

O material analisado diretamente foi preparado a partir da dissecação e montagem de lâminas de estruturas com valor taxonômico de adultos (asas e genitália), ninfas (peças bucais, pernas e brânquias) e os ovos (de fêmeas adultas ou ninfas maduras) utilizando Euparal®. Tais estruturas foram examinadas em microscópio estereoscópio binocular e microscópio óptico.

Em casos onde não foi possível examinar de modo direto, o estudo foi baseado em fotografias do material-tipo (como em: *He. angeli* e *Hy. obliquus*). Para os táxons em que isso também não foi possível, as bibliografias originais de descrição foram consultadas e analisadas (como: Edmunds, 1948; Domínguez e Flowers, 1989; Flowers e Domínguez, 1992; Domínguez, 1995; Domínguez e Cuezco, 2002; Kluge, 2007; Gonçalves et al., 2012; Marulanda et al., em preparação; e Raymundo et al., 2021).

O material examinado foi obtido das seguintes instituições: Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Manaus, Brasil (INPA); Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Brasil (MZUESC); e Museu de Entomologia da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil (UFVB).

Uma lista detalhada das espécies com seus estágios estudados, a instituição onde estão depositadas, sua localidade e como o material foi examinado (com base na análise direta do espécime, por meio de fotografias ou com base na literatura) se encontra na Tabela 1.

Tabela 1. Lista do material examinado (Sigla do estágio: N, ninfa; MS, macho subimago; MI, macho imago; FI, fêmea imago; FS, fêmea subimago; O, ovo. Sigla do determinador: FFS, Frederico F. Salles; LRCL, Lucas R. C. Lima; TSR, Thayna S. Raymundo).

Espécie	Estágio	Instituição depositada	Localidade	Tipo de exame	Observações
<i>Hermanella thelma</i>	N			Literatura	(Domínguez e Flowers, 1989)
	MS			Literatura	(Domínguez e Flowers, 1989)
	O			Literatura	(Domínguez e Cuezco, 2002)
<i>Hermanella</i>	N	<u>UFVB</u>	BR,PE, São Benedito do Sul	Direta	TSR det.

<i>maculipennis</i>	MI	UFVB	BR,PE, São Benedito do Sul	Direta	LRCL det.
	FI	UFVB	BR,PE, São Benedito do Sul	Direta	LRCL det.
	O			Literatura	(Domínguez e Cuezco, 2002)
<i>Hermanella guttata</i>	N			Literatura	(Domínguez e Flowers, 1989)
	I			Literatura	(Domínguez e Flowers, 1989)
	O			Literatura	(Domínguez e Cuezco, 2002)
<i>Hermanella grandis</i>	N			Literatura	(Domínguez e Flowers, 1989)
	FI			Literatura	(Domínguez e Flowers, 1989)
	O			Literatura	(Domínguez e Cuezco, 2002)
<i>Hermanella froehlichii</i>	N	INPA	BR, SP	Fotografia	Parátipo
	MI	INPA	BR, SP	Fotografia	Parátipo
	FI	INPA	BR, SP	Fotografia	Parátipo
	O			Literatura	(Domínguez e Cuezco, 2002)
<i>Hermanella mazama</i>	N	UFVB	BR, ES, Pinheiros	Direta	TSR det.
	MI	UFVB	BR, ES, Pinheiros	Direta	Holótipo
	FS	UFVB	BR, ES, Nova Venécia	Direta	TSR det.
	O	UFVB	BR, ES, Nova Venécia	Literatura	(Raymundo et al., 2021)
<i>Hermanella amere</i>	MI	UFVB	BR, ES, Alegre	Direta	Holótipo
	FI	UFVB	BR, ES, Ibitirama	Direta	FFS det.
	O	UFVB	BR, ES, Ibitirama	Literatura	(Raymundo et al., 2021)

<i>Hermanella nigra</i>	N	INPA	BR, ES, Rio Bananal	Fotografia	Parátipo
	MI	INPA	BR, ES, Rio Bananal	Fotografia	Holótipo
<i>Hermanella angeli</i>	N	LOA	BR, Bahia	Direta	Parátipo
	MI	LOA	BR, Bahia	Fotografia	Parátipo
	O	UFVB	BR, ES, Pedro Canário	Direta	TSR det.
<i>Hylister plaumanni</i>	N	UFVB	BR, ES, Ibitirama	Direta	TSR det.
	MI	UFVB	BR, ES, Alfredo Chaves	Direta	TSR det.
	O			Literatura	(Domínguez e Cuezco, 2002)
<i>Hylister chimaera</i>	N			Literatura	(Kluge, 2007)
	MI			Literatura	(Kluge, 2007)
<i>Hylister obliquus</i>	N	INPA	BR, ES, Sooretama	Fotografia	Parátipo
	MI	INPA	BR, ES, Sooretama	Fotografia	Parátipo
	FI	INPA	BR, ES, Sooretama	Fotografia	Parátipo
	O	UFVB	BR, ES, Pedro Canário	Direta	TSR det.
<i>Needhamella ehrhardt</i>	N	UFVB	BR, ES, Alegre	Direta	TSR det.
	MI	UFVB	BR, ES, Alegre	Direta	TSR det.
	O			Literatura	(Domínguez e Cuezco, 2002)
<i>Hydrosmilodon saltensis</i>	N			Literatura	(Flowers e Domínguez, 1992)
	MI			Literatura	(Flowers e Domínguez, 1992)
	O			Literatura	(Domínguez e Cuezco, 2002)
	N	UFVB	Colômbia	Direta	FFS det.

<i>Hydrosmilodon primanus</i>	MI			Literatura	(Flowers e Domínguez, 1992)
	O			Literatura	(Marulanda et al. em preparação)
<i>Hydrosmilodon gilliesae</i>	N	UFVB	BR, MS, Rio Pindaíba	Direta	TSR det.
	MI	UFVB	BR, MS, Campo Grande	Direta	TSR det.
	FI	UFVB	BR, RR, Caracaraí	Direta	TSR det.
	O	UFVB	BR, RR, Caracaraí	Literatura	(Raymundo et al., 2021)
<i>Hydrosmilodon plagatus</i>	N	UFVB	BR, PE, Jaqueira	Direta	LRCL det.
	MI	UFVB	BR, ES, Sooretama	Direta	Parátipo
	FI	UFVB	BR, ES, Sooretama	Direta	Parátipo
	O	UFVB	BR, ES, Nova Venécia	Literatura	(Raymundo et al., 2021)
<i>Paramaka convexa</i>	N	UFVB	BR, RO	Direta	TSR det.
	MI	UFVB	BR, RO	Direta	TSR det.
	O	UFVB	BR, RO	Direta	TSR det.
<i>Paramaka incognita</i>	N	UFVB	BR, RR, Igarapé Bananal	Direta	TSR det.
	MI			Literatura	(Boldrini e Barroso, 2015)
	FI	UFVB	BR, RR, Pacaraíma	Direta	TSR det.
	O	UFVB	BR, RR, Pacaraíma	Literatura	(Raymundo et al., 2021)
<i>Hydromastodon sallesi</i>	N	UFVB	BR, RO, Nova Londrina	Direta	FFS det.
	MI	UFVB	BR, RO, Nova Londrina	Direta	FFS det.
	O	UFVB	BR, RO, Nova Londrina	Literatura	(Raymundo et al., 2021)

<i>Leentvaaria palpalis</i>	N	UFVB	BR, RR, Ig. Arraia	Direta	TSR det.
	MI	UFVB	BR, RR, Caracarái	Direta	TSR det.
	FI	UFVB	BR, RR, Caracarái	Direta	TSR det.
	O	UFVB	BR, RR, Caracarái	Literatura	(Raymundo et al., 2021)
<i>Traverella albertana</i>	N			Literatura	(Edmunds, 1948)
	MI			Literatura	(Edmunds, 1948)
	O			Literatura	(Domínguez e Cuezco, 2002)
<i>Traverella calingastensis</i>	N			Literatura	(Domínguez, 1995)
	MI			Literatura	(Domínguez, 1995)
	O			Literatura	(Domínguez e Cuezco, 2002)
<i>Poranga nessimiani</i>	N			Literatura	(Gonçalves et al., 2012)
	MI			Literatura	(Gonçalves et al., 2012)

2.3 Lista de caracteres

Para o levantamento das características morfológicas externas e internas foram utilizados dados de bibliografia especializada e.g. Needham e Murphy (1924); Domínguez e Flowers (1989), Kluge (2007), Nascimento e Salles (2013), Salles et al. (2016), Almeida et al. (2016), entre outros artigos de descrição relacionados às espécies analisadas.

Para a construção da lista de caracteres, seguimos o método proposto por Sereno (2007) composto por 4 componentes lógicos: localizador, variável, qualificador da variável e os estados do caráter. A inaplicabilidade ou ausência de um estado do caráter foi indicada pelo símbolo “-” e os estados do caráter não observados no táxon foi indicado com “?” (Sereno, 2007).

Com base em análises cladísticas a priori, 65 caracteres foram adquiridos das matrizes dos seguintes artigos: Flowers e Domínguez (1991), Domínguez e Cuezco (2002), Sartori (2005), Domínguez (2009), Domínguez e Abdala (2019), Salles e Boldrini (2019) e adaptados quando necessário. Além disso, 29 novos caracteres foram propostos e adicionados à matriz.

Todos os caracteres foram analisados através da morfologia interna e externa de ninfas e adultos (machos e fêmeas): 89 caracteres binários (ninfas, adultos e ovos), além de 5 caracteres multiestados (ninfas e ovos). Os 94 caracteres foram obtidos de ninfas (57), adultos (26) e ovos (11). A lista de caracteres usados na análise se encontra na Tabela 2.

2.4 Análise cladística

Uma matriz com 24 táxons e 94 caracteres foi construída usando o software Mesquite 3.61 (Maddison & Maddison, 2018) e exportada para o programa TNT (*Tree Analysis Using New Technology*) versão 1.5 (Goloboff et al., 2008; Goloboff e Catalano, 2016). Todos os caracteres foram tratados como não-aditivos e reservamos espaço para 30000 árvores na memória.

As buscas foram realizadas sob pesagem implícita e, como não há um único valor ótimo de concavidade (k) (Goloboff et al., 2008; Goloboff et al., 2018), exploramos diferentes valores ($k=3-10$). Utilizamos o comando de busca *traditional search* (em *Analyze*), com 1000 réplicas de sequências de adição aleatórias seguida por *tree bisection reconnection* (TBR), salvando 100 árvores por replicação.

O suporte relativo de Bremer (RBS) foi calculado com 1000 árvores subótimas (com até 10 passos extras) obtidas por *tree bisection reconnection* (TBR). Calculamos os índices de consistência e retenção para os caracteres usando o script *wstats.run*, e o software Winclada 1.61 (Nixon, 2002) foi usado para mapear as sinapomorfias na árvore.

2.5 Chave taxonômica

Propomos uma chave taxonômica interativa para a identificação das espécies de *Hermanella* e *Needhamella*, com base nos resultados das análises cladísticas, elaborada na plataforma online Xper3 (<http://www.xper3.fr/>). A chave taxonômica inclui as ninfas e os alados conhecidos.

Para a realização das ilustrações das estruturas taxonômicas de interesse, as montagens de lâminas foram preparadas utilizando Euparal®, fotografadas e ilustradas no programa Adobe Illustrator CC®.

2.6 Mapa de distribuição

Elaboramos uma tabela contendo dados georreferenciados de todas as espécies de *Hermanella* e *Needhamella* (dados obtidos através da literatura e/ou coletados e identificados). Com base nesses dados, mapas de distribuição de *Hermanella* e *Needhamella* para a região Neotropical foram realizados utilizando o software QGIS 3.8 (<http://qgis.org/>).

3 RESULTADOS

Com base em análises cladísticas anteriores e com os novos caracteres propostos aqui, a lista de caracteres utilizada em nossa filogenia é apresentada na Tabela 2 em detalhes.

Tabela 2. Lista de caracteres (CI= índice de consistência; RI= índice de retenção). CI e RI foram baseados na análise sob pesagem implícita ($k = 6$). O símbolo “-” é referente a índices de CI e RI iguais a zero; e “*” se refere a novos caracteres.

Caráter	CI/RI	Literatura
Ninfa		
Clípeo		
1. Clípeo, projeção anteromedial: ausente (0); ou presente (1)	0.500/0.667	Caráter 7 de Flowers e Domínguez (1991: 56)
2. Clípeo, margem lateral: paralela (0); ou côncava (1).	-	Caráter 8 adaptado de Flowers e Domínguez (1991: 56)
3. Clípeo, relação de largura com o labro: menor ou igual 1.4 (0); ou maior que 1.5 (1).	0.250/0.625	Caráter 1 de Sartori (2005: 242)
Labro		
4. Labro, margem anterior, formato: arredondado (0); ou quase reta (1).	-	Caráter 5 de Sartori (2005: 242)
5. Labro, emarginação anteromedial: ausente (0); ou presente (1)	-	*
6. Labro, emarginação anteromedial, superfície dorsal, formato: em V (0); ou em U (1)	0.167/0.167	*
7. Labro, emarginação anteromedial: rasa, menor que 1/6 do comprimento total do labro (0); ou profunda, aproximadamente 1/4 do comprimento total do labro (1)	-	*
8. Labro, emarginação anteromedial, dentículos: ausente (0); ou presente (1).	-	Caráter 4 de Domínguez (2009: 64)
9. Labro, anteromedial <i>hood</i> na superfície ventral: ausente (0); ou presente (1)	-	Caráter 5 adaptado de Domínguez (2009: 64)
10. Labro, anteromedial <i>hood</i> na superfície ventral, formato: em U ou em V (0); ou fenda (1)	-	Caráter 5 adaptado de Domínguez (2009: 64)

11. Labro, área anterior a terceira fileira de cerdas, coberta de cerdas longas: ausente (0); ou presente (1)	0.500/0.833	Caráter 6 de Domínguez e Cuezco (2002: 164)
12. Labro, terceira fileira dorsal de cerdas (sensu Godunko, 2015) ou fileira mediana de cerdas simples, localização: próximo a margem apical (0); ou próximo a margem basal (1).	-	Caráter 4 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 164)
13. Labro, terceira linha dorsal de cerdas (sensu Godunko, 2015) ou fileira mediana de cerdas simples, formato: inteira (0); ou dividida (1)	-	Caráter 5 adaptado de Flowers e Domínguez (1991: 56)
14. Labro, margem lateral: paralelas (0); ou arredondadas (1)	-	*
15. Labro, parte mais larga das margens laterais: próxima à margem apical (0); ou próxima à margem basal (1)	-	*
Hipofaringe		
16. Hipofaringe, língua, processo apicolateral, tamanho das projeções: curtas, não ultrapassando a margem distal (0); ou longas, ultrapassando a margem distal (1)	0.500/0.500	*
17. Hipofaringe, língua, processo apicolateral, cerdas no ápice: ausente (0); ou presente (1)	-	*
Maxila		
18. Maxila, ápice da gálea-lacínia, dentiseta proximal: ausente (0); ou presente (1)	-	*
19. Maxila, margem distomedial, tusk: ausente (0); ou presente (1)	-	Caráter 10 adaptado de Flowers e Domínguez (1991: 56)
20. Maxila, margem distomedial, comprimento do <i>tusk</i> : curto, menor que 1/4 do comprimento da margem distal da gálea-lacínia (0); ou longo, 2/3 o comprimento da margem distal da gálea-lacínia (1)	0.250/0.500	Caráter 8 adaptado de Sartori (2005: 242)
21. Maxila, margem anteromediana da gálea-lacínia, formato: normal (0); ou fortemente sinuosa (1)	0.250/0.400	*
22. Maxila, margem lateral, fileira de cerdas curtas e simples: ausente (0); ou presente (1)	-	*
23. Maxila, margem posterior, fileira de cerdas curtas e simples: ausente (0); ou presente (1)	-	*
24. Maxila, palpo, segmento I, margem externa, cerdas grossas: ausente (0); ou presente (1)	-	Caráter 16 adaptado de Domínguez (2009: 65)
25. Maxila, palpo, segmento II, margem externa, cerdas simples: ausente (0); ou presente (1)	0.500/0.500	*
26. Maxila, palpo, segmento II, margem interna, cerdas simples: ausente (0); ou presente (1)	0.500/0.500	Caráter 18 adaptado de Domínguez (2009: 65)
27. Maxila, palpo, posição da articulação: em 2/3 apical ou medial (0) ou basal (1)	-	Caráter 16 adaptado de Flowers e Domínguez (1991: 56)
28. Maxila, palpo, segmento III/segmento II, relação: menor que 0.8 (0); ou maior que 0.9 (1)	-	*
29. Maxila, palpo, segmento III, fileiras de cerdas: simples (0); ou ordenadas (1)	-	Caráter 12 adaptado de Flowers e Domínguez (1991: 56)
30. Maxila, stipes, margem externa, cerdas: ausente (0); ou presente (1)	-	Caráter 15 adaptado de Flowers e Domínguez (1991: 56)
Mandíbula		
31. Mandíbula, margem externa, cerdas: ausente (0); ou presente (1)	0.500/0.800	Caráter 6 de Sartori (2005: 242)
32. Mandíbula, margem externa, cerdas, localização: em 1/2 ou mais (0); ou em 1/3 ou menos (1)	-	Caráter 18 adaptado de Flowers e Domínguez (1991: 56)

Lábio		
33. Lábio, paraglossa, fileira de cerdas subapicais: ausente (0); ou presente (1)	1/1	Caráter 24 de Flowers e Domínguez (1992: 57)
34. Lábio, submento, cerdas ou cerdas tipo espinho: ausente (0); ou presente (1)	-	Caráter 25 de Flowers e Domínguez (1992: 57)
35. Lábio, palpo, segmento I, margem externa, cerdas em forma de espinho: ausente (0); ou presente (1)	-	*
36. Lábio, palpo, segmento I/segmento II, razão: > 1.1 (0); ou subigual [1.1-0.9] (1); ou < 0.9 (2).	0.667/0	Caráter 26 de Flowers e Domínguez (1991: 57)
37. Lábio, palpo, segmento II, margem externa, cerdas simples, comprimento: curta (0); ou longa (1)	-	*
38. Lábio, palpo, segmento II, superfície dorsal, cerdas: ausente (0); ou presente (1)	-	Caráter 25 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
39. Lábio, palpo, segmento II, superfície dorsal, cerdas, quantidade: < ou igual a 4 (0); ou > que 4 (1)	1/1	Caráter 25 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
40. Lábio, palpo, segmento II, formato: não “cotovelado” (0); ou “cotovelado” (1)	-	Caráter 28 de Flowers e Domínguez (1991: 57)
41. Lábio, palpo, segmento III, margem interna, cerdas em forma de espinho: ausente (0); ou presente (1)	-	Caráter 20 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 164)
42. Lábio, palpo, segmento III/ segmento II, razão: < 0.8 (0); ou > 0.8 (1)	1/1	Caráter 33 de Domínguez (2009: 65)
Tórax		
43. Pronoto, margens anterolaterais, cerdas: ausente (0); ou presente (1)	-	*
Pernas		
44. Trocânter, superfície dorso-apical, fileira de cerdas: ausente (0); ou presente (1)	0.500/0	*
45. Fêmur anterior, margem externa, cerdas robustas, formato: clavada (0); ou de outro tipo (1)	0.333/0	*
46. Fêmur posterior, superfície dorsal, cerdas robustas, formato: apontada apicalmente (0), ou clavada (1)	0.500/0	*
47. Tíbia anterior, margem externa, fileira densa de cerdas simples: ausente (0); ou presente (1)	0.500/0	Caráter 27 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
48. Tíbia anterior, margem interna, cerdas, formato: em forma de espinho (0); ou pectinadas (1).	0.500/0.750	Caráter 9 adaptado de Sartori (2005: 242)
49. Garras, fileira submarginal de denticulos: ausente (0); ou presente (1)	0.333/0.714	*
50. Garras, denticulos: subigual (0); ou subapical maior (1)	0.500/0.667	Caráter 28 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
Abdome		
51. Abdome, projeções posterolaterais no segmento VII: ausente (0), ou presente (1)	0.333/0	Caráter 16 adaptado de Sartori (2005: 242)
52. Brânquias, desenvolvimento nos segmentos VI ou VII: similar a I ao V (0), ou reduzido ou vestigial (1)	0.250/0.625	Caráter 15 adaptado de Sartori (2005: 242)
53. Brânquias, formato: oblonga (0); relativamente delgada e longa (1)	0.500/0.750	Caráter 30 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002:165)
54. Brânquias, lobos laterais: ausente (0); ou presente (1)	1/1	*
55. Brânquias, processos digitiformes: ausente (0); ou presente (1)	0.333/0.500	Caráter 34 adaptado de Flowers e Domínguez (1991: 57)

56. Brânquias, processos digitiformes, número: um (0); mais de um (1)	1/1	*
57. Brânquias, lamela, porção dorsal e ventral de todas as brânquias, formato: similar (0); diferente (1)	1/1	Caráter 13 adaptado de Sartori (2005: 242)
IMAGO		
Tórax		
58. Proesterno, braços posteriores, formato: reto (0); ou sinuoso (1)	1/1	*
Asa anterior		
59. Asa anterior, bula, ângulo de ruptura em R2+3: ausente (0); ou presente (1)	0.200/0.333	Caráter 7 adaptado de Domínguez e Abdala (2019: 99)
60. Asa anterior, bula, ângulo de ruptura em R2+3, direção: basal (0); ou distal (1)	0.333/0	Caráter 7 adaptado de Domínguez e Abdala (2019: 99)
61. Asa anterior, bula, ângulo de ruptura em R4: ausente (0); ou presente (1)	-	Caráter 8 adaptado de Domínguez e Abdala (2019: 99)
62. Asa anterior, bula, ângulo de ruptura em R4, direção: basal (0); ou distal (1)	0.200/0.333	Caráter 8 adaptado de Domínguez e Abdala (2019: 99)
63. Asa anterior, bula, trajetórias, cruzando a forquilha de MA: ausente (0); ou presente (1)	-	Caráter 9 adaptado de Domínguez e Abdala (2019: 99)
64. Asa anterior, bula, quantidade em machos: 4 (0); ou 3 (1)	-	Caráter 3 adaptado de Domínguez e Abdala (2019: 98)
65. Asa anterior, veia MA, forquilha, forma: simétrica (0); ou assimétrica (1)	-	Caráter 36 de Flowers e Domínguez (1991: 57)
66. Asa anterior, veia MP, forquilha, forma: simétrica (0); ou assimétrica (1)	0.500/0	Caráter 38 de Flowers e Domínguez (1991: 57)
67. Asa anterior, veia transversal inclinada acima da forquilha de MA: ausente (0); ou presente (1)	0.500/0.667	Caráter 37 de Flowers e Domínguez (1991: 57)
68. Asa anterior, conexão de ICu1: ausente (0); ou presente (1)	0.167/0.286	Caráter 39 adaptado de Flowers e Domínguez (1991: 57)
69. Asa anterior, conexão de ICu1: conectada a CuA (0); ou conectada a ambas CuP e CuA (1)	1/1	Caráter 39 adaptado de Flowers e Domínguez (1991: 57)
70. Asa anterior, conexão de ICu2: livre basalmente (0); ou conectada (1)	0.250/0.700	*
71. Asa anterior, conexão de ICu2: conectada a ICu1 (0); ou conectada a CuP (1).	-	*
Asa posterior		
72. Asa posterior, projeção costal, localização: em ½ basal (0); ou além de ½ basal (1)	0.125/0.125	Caráter 41 de Flowers e Domínguez (1991: 57)
73. Asa posterior, veia Sc, comprimento: igual ou maior a 0.6 (0); ou menor que 0.6 do comprimento da asa (1)	0.143/0.333	Caráter 43 de Flowers e Domínguez (1991: 57)
74. Asa posterior, veia Sc, terminação: na margem da asa (0); ou na veia transversal ou na projeção costal (1)	0.500/0	Caráter 44 de Flowers e Domínguez (1991: 57)
Abdome		
75. Abdome ♀, guia de ovos: ausente (0); ou presente (1)	-	Caráter 58 adaptado de Domínguez (2009: 66)
76. Abdome, placa estilígera, projeção: ausente (0); ou presente (1)	-	*
77. Abdome, placa estilígera, tipo de projeção: única (0); ou emparelhada (1)	0.500/0.750	Caráter 61 adaptado de Salles e Boldrini (2019: 3)
78. Abdome, placa estilígera, projeção, formato: estreita (0); ou ampla (1)	0.500/0.667	Caráter 61 adaptado de Salles e Boldrini (2019: 3)
Genitália		
79. Pênis, divisão: ausente (0); ou presente (1)	0.500/0.500	Caráter 41 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)

80. Pênis, divisão, localização: igual ou menor que 1/3 (0); ou igual ou maior que 1/2 (1)	0.33/0.750	Caráter 32 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
81. Pênis, base, inchaço: ausente (0); ou presente (1)	0.250/0.250	Caráter 52 de Flowers e Domínguez (1991: 58)
82. Pênis, ápice dos lóbulos, formato: arredondado (0); ou reto, formando um ângulo agudo (1)	0.500/0	*
83. Pênis, telopenis, orientação: para a base do pênis (0); ou ventralmente (1).	0.500/0.500	Caráter 60 adaptado de Salles e Boldrini (2019: 3)
OVOS		
Formato		
84. Ovos, formato geral: triangular na seção transversal (0); ou prismático -quadrado, pentagonal ou hexagonal- na seção transversal (1); ou prismático, circular na seção transversal (2); ou cilíndrico (3)	1/1	Caráter 49 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
Micrópila		
85. Ovos, área micropilar, número: uma (0); ou duas ou três (1)	0.500/0	*
86. Ovos, área micropilar, formato: irregular (0); ou um anel regular (1); ou funilforme (2)	1/1	Caráter 56 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
87. Ovos, área circundante da área micropilar: <i>not sieved</i> (0); ou <i>sieved</i> (1)	0.500/0.500	Caráter 55 de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
88. Ovos, área micropilar, posição: equatorial (0); ou supraequatorial (1)	1/1	Caráter 54 de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
Córion		
89. Ovo, córion, superfície: lisa ou granulada (0); ou enrugada (1)	0.500/0	Caráter 48 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
90. Ovo, córion, superfície, saliências: ausente (0); ou presente (1)	-	Caráter 47 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
91. Ovo, córion, superfície, saliências: pequenos, espalhadas (0); ou grandes e numerosas (1)	-	Caráter 47 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
92. Ovo, córion, região polar: ambas côncavas (0); ou uma convexa e outra variando (1); ou ambas plana ou ligeiramente convexas (2)	0.250/0.250	Caráter 50 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
93. Ovo, córion, KCTs: regularmente distribuídos em toda superfície (0); ou restrito a uma região polar (1); ou restrito a ambas regiões polares (2); ou distribuídos como um anel no meio do ovo e na região polar (3)	0.500/0.400	Caráter 51 adaptado de Domínguez e Cuezco (2002: 165)
94. Ovo, córion, botão terminal dos KCTs: não elevado, nivelado com rosca helicoidal (0); ou elevado acima da rosca enrolada (1)	-	Caráter 52 de Domínguez e Cuezco (2002: 165)

As análises de parcimônia sob pesagem implícita ($k=3-5$) resultaram em quatro árvores mais parcimoniosas com 188 passos, índice de consistência (CI) de 0.489 e índice de retenção (RI) de 0.510, para cada valor de k . Já as análises sob pesagem implícita ($k=6-10$) resultaram em uma única árvore com 186 passos, (CI) de 0.495 e (RI) de 0.520, para cada valor de k . Segundo Goloboff et al. (2018), apesar de ($k=3$) ser o default do TNT, este não é o melhor valor de concavidade para determinados conjuntos de dados. Para os autores, o valor da concavidade não pode ser muito forte (e.g. < 6) ou muito fraco (e.g. > 15), de tal modo que o valor de k pese suavemente sob os caracteres homoplásicos. Portanto, adotamos e discutiremos aqui a análise

de $k=6$, visto que todos os grupos foram recuperados nos intervalos de concavidade ($k=6-10$). A árvore de consenso estrito com $k=3$ é mostrada no Apêndice 1.

Nossa análise cladística resultou em uma única árvore (Fig. 1), com um ajuste de homoplasia de 10.50 e um ajuste total de 44.49. A árvore com o suporte relativo de Bremer (SRB) e as respectivas sinapomorfias é mostrada na Figura 1. Com base nos resultados deste estudo, todos os gêneros do Complexo *Hermanella* historicamente relacionados foram recuperados no nó A.

O gênero *Hermanella* foi recuperado como um grupo polifilético. Entretanto, recuperamos o clado *Hermanella*, composto pela maior parte das espécies classificadas para o gênero, como monofilético no nó P (SRB = 32) caracterizado por duas sinapomorfias e composto por duas linhagens monofiléticas: o clado (*He. amere* + *He. grandis*) + *He. guttata* (nó N); e o clado (*He. froehlichii* + *He. thelma*) + *He. maculipennis* (nó O). As demais espécies de *Hermanella*, que não formaram um clado, foram recuperadas no nó I (SRB = 32), caracterizado por três sinapomorfias. A espécie *He. angeli* foi recuperada como grupo irmão de *Needhamella ehrhardti* (SRB = 34) e estas com *He. mazama* (nó H) e *He. nigra* (nó I).

O gênero *Hylister* não foi recuperado como um grupo monofilético, sendo encontrado nos nós R e T (SRB = 42 e 38 respectivamente). Nossos resultados mostram que o clado *Hermanella* está intimamente relacionado ao clado composto por (((*Traverella* + *Hylister*) + *Hylister*) + *Hydrosmilodon*) (nó K; SRB= 32).

Além disso, nossas análises também recuperaram *Hydrosmilodon* como um grupo polifilético. A espécie *Hs. gilliesae* está intimamente relacionada à *Leentvaaria palpalis* (nó B; SRB= 27); *Hs. plagatus* foi recuperada como grupo irmão de *Hm. sallesi* (nó E; SRB= 27); e o clado composto apenas pelas duas espécies originalmente atribuídas a *Hydrosmilodon (stricto sensu)*, *Hs. primanus* e *Hs. saltensis*, foi recuperado como um grupo monofilético (nó Q; SRB= 64).

4 DISCUSSÃO

Em nosso trabalho o Complexo *Hermanella* foi suportado por 30 sinapomorfias. Em todas as análises o grupo foi recuperado, independente do valor de k utilizado (Fig. 1, nó A; Apêndice 1), corroborando estudos filogenéticos anteriores como Flowers e Domínguez (1991), Domínguez et al. (2001), Domínguez e Cuezco (2002), Sartori (2005) e Kluge (2007). Contudo, algumas relações internas são propostas e discutidas pela primeira vez.

Nossa análise indica que o gênero *Hermanella* não é monofilético. O clado (nó P) que contém a espécie-tipo de *Hermanella*, *He. thelma*, e que a partir de agora denominaremos como *Hermanella* (*stricto sensu*), é composto por mais cinco espécies e foi recuperado baseado em duas sinapomorfias: labro contendo longas cerdas entre o ápice e a última fileira de cerdas (11:1); e brânquias com lobos laterais (54:1). No primeiro estudo cladístico do táxon, Flowers e Domínguez (1991) reportam duas sinapomorfias para o gênero: perda de cerdas da margem externa da mandíbula e projeção costal localizada na metade da asa. Domínguez e Cuezco (2002) corroboraram essas sinapomorfias encontradas. No entanto, tais características recuperadas como sinapomorfias não foram encontradas em nossa análise pois, com as novas evidências levantadas aqui, essas características também foram recuperadas em outros táxons do grupo, deixando de ser exclusivas para o gênero. Por outro lado, Domínguez e Flowers (1989) já mencionavam o formato da brânquia na diagnose das ninfas de *Hermanella* e Kluge (2007) também propôs o formato da brânquia como uma das características diagnósticas do subgênero *Hermanella* (*Hermanella*).

Dois grupos monofiléticos foram recuperados dentro do clado *Hermanella* (*stricto sensu*), um com as espécies *He. thelma*, *He. froehlichii* e *He. maculipennis*, baseados em duas sinapomorfias: ângulo de ruptura da bula em R4 com direção distal da asa anterior (62:1), área micropilar do ovo com formato de anel regular (86:1); e o outro com *He. grandis*, *He. amere* e *He. guttata*, suportado pela sinapomorfia: genitália com telopenis orientado para a base (83:0). Nosso resultado é similar ao encontrado por Domínguez e Cuezco (2002), que recuperaram *He. thelma*, *He. froehlichii* e *He. maculipennis* em um clado baseado em características oológicas. Além disso, nossa análise corrobora a hipótese de Domínguez e Cuezco (2002), na qual os subgêneros originalmente propostos por Flowers e Domínguez (1989) não foram recuperados.

O gênero *Hylister* foi recuperado como parafilético (Fig. 1) em virtude da relação mais próxima de *Hy. chimaera* com relação a *Traverella*. Entretanto, recuperamos o clado composto por *Hy. plaumanni* e *Hy. obliquus* suportado por três sinapomorfias: labro contendo longas cerdas entre o ápice e a última fileira de cerdas (11:1); asa anterior com a ICu2 livre basalmente (70:0); e o pênis dividido em $\frac{1}{3}$ ou menos (80:0). Flowers e Domínguez (1991) e Domínguez e Cuezco (2002) não testaram a monofilia de *Hylister* uma vez que, até aquele momento, o gênero era monotípico.

Em estudos cladísticos anteriores, o relacionamento filogenético entre *Hermanella* e *Hylister* proposto por Flowers e Domínguez (1991), Domínguez et al. (2001), e Domínguez e Cuezco

(2002) recuperaram o grupo com uma sinapomorfia: labro contendo longas cerdas entre o ápice e a última fileira de cerdas. Sartori (2005) também sugere que *Hermanella* estaria relacionada a *Hylister* baseado na ausência de dentículos submarginais da garra tarsal. Mais tarde, Monjardim et al. (2020) corroboraram a hipótese de relacionamento entre *Hermanella* e *Hylister*, com base em dados moleculares. Entretanto, nosso estudo não recuperou esse clado. Segundo nossa análise, as longas cerdas entre o ápice e a última fileira de cerdas do labro surgiu de maneira independente ao longo da história evolutiva de *Hermanella* e *Hylister*.

O gênero monotípico *Needhamella* foi recuperado em um clado junto com três espécies atualmente atribuídas a *Hermanella*: *He. angeli*, *He. mazama* e *He. nigra*, o qual foi suportado por três sinapomorfias: braços posteriores do proesterno com formato sinuoso (58:1); asa posterior com projeção costal além de $\frac{1}{2}$ (72:1); e veia Sc da asa posterior igual ou maior que 0.6 do comprimento da asa (73:0). Nenhuma hipótese filogenética anteriormente proposta sugere o clado *Needhamella* que encontramos em nossa análise. Contudo, alguns autores vêm apontando conflitos na diagnose das espécies de *Hermanella* que recuperamos no clado *Needhamella*. Ao ser descrita, *He. mazama* foi originalmente inserida em *Needhamella* (Lima et al., 2012). Neste estudo, os autores sugeriram algumas mudanças na diagnose de *Needhamella*, proposto por Domínguez e Flowers (1989), para incluir *N. mazama*. Posteriormente, Nascimento e Salles (2013) decidiram manter a diagnose original de *Needhamella* e transferiram *N. mazama* para *Hermanella*, argumentando que uma análise cladística formal era necessária antes de alterações taxonômicas na classificação das espécies do Complexo *Hermanella*.

Nascimento e Salles (2013) descreveram *He. nigra* e, apesar de não mencionarem, a espécie apresenta algumas características condizentes com a diagnose original de *Needhamella*: brânquias sem lobos laterais; garra tarsal com dentículo submarginal; labro sem longas cerdas entre o ápice e a última fileira de cerdas; além do proesterno dos adultos com formato similar à *Needhamella ehrhardti*. Almeida et al. (2016), ao descreverem *He. angeli*, destacaram que a espécie também apresenta características intermediárias entre os dois gêneros e nós recuperamos as mesmas características de *He. nigra* (mencionadas acima) para *He. angeli*. Portanto, sugerimos manter parte da diagnose original de *Needhamella* mas, de acordo com nossa análise, a presença de uma projeção anteromedial do clípeo é uma característica intraespecífica das ninfas de *N. ehrhardti* e, por isso, não deve ser considerada como um dos caracteres diagnósticos para o gênero. Dada a combinação de sinapomorfias do clado

Needhamella, nós sugerimos transferir todas as espécies de *Hermanella* encontradas neste clado para o gênero *Needhamella*.

Domínguez e Flowers (1989) hipotetizaram que *Needhamella* está intimamente relacionada a *Hermanella* e *Hylister*. Flowers e Domínguez (1991) recuperaram esse grupo em suas análises cladísticas. Por outro lado, Domínguez et al. (2001), ao incluírem *Leentvaaria* em seus estudos, recuperaram *Needhamella* como seu grupo irmão, mas ressaltaram que os caracteres dos adultos de *Leentvaaria* não foram adicionados à análise, pois os alados eram desconhecidos até então. Domínguez e Cuezzo (2002) recuperaram a relação de *Needhamella* como grupo irmão de *Hermanella* e *Hylister*, ao adicionarem caracteres de ovos à matriz. Contudo, os dados de *Leentvaaria* não foram incluídos. Mais tarde, Sartori (2005) recuperou *Needhamella* como grupo irmão de *Hydrosmilodon*. Já nossos resultados, por sua vez, sugerem que o clado *Needhamella* está intimamente relacionado ao gênero *Paramaka* e ao clado composto por *Hs. plagatus* e *Hm. sallesi*. É a primeira vez que essa hipótese de relacionamento filogenético é levantada, possivelmente por conta da inclusão inédita de caracteres de ovos e do adulto de *Leentvaaria*.

Com relação aos demais integrantes do Complexo, não tão relacionados ao gênero *Hermanella*, nossos resultados apontam que *Hydrosmilodon* é um gênero polifilético (Fig. 1; Apêndice 1). O táxon foi descrito com base em duas espécies (Flowers e Domínguez, 1992), mas sua monofilia vem sendo questionada desde que Thomas et al. (2004) descreveram duas espécies adicionais (e.g. Sartori, 2005; Polegatto e Batista, 2007; Salles et al., 2016). Nosso estudo é condizente com Sartori (2005), que sugeriu manter o conceito do gênero, proposto por Flowers e Domínguez (1992), apenas para as espécies originalmente atribuídas a ele: *Hs. primanus* e *Hs. saltensis*.

Nós recuperamos o clado *Hydrosmilodon* (*stricto sensu*), o qual inclui *Hs. primanus* e *Hs. saltensis*, sustentado em três sinapomorfias: maxila com *tusk* longo (20:1); margem anteromediana da gálea-lacínia com formato sinuoso (21:1); e cerdas na margem interna da tíbia anterior pectinadas (48:1). Flowers e Domínguez (1992), ao descreverem o gênero *Hydrosmilodon* argumentam que o *tusk* presente na maxila do táxon é inconfundível, além da presença de cerdas pectinadas na margem interna da tíbia anterior das ninfas. Sartori (2005) também menciona o comprimento do *tusk* da maxila para *Hydrosmilodon* e a presença de cerdas pectinadas em *Hs. primanus* e *Hs. saltensis*.

O *tusk* longo (20:1) não é uma característica exclusiva do clado *Hydrosmilodon* (*stricto sensu*), sendo também encontrada no clado composto por *L. palpalis* e *Hs. gilliesae*, e no clado *Hm. sallesi* e *Hs. plagatus*. De acordo com nossa análise, essa característica surgiu de maneira independente em cada um destes grupos. Nosso estudo recuperou a presença de cerdas pectinadas na tíbia como uma característica que também surgiu independentemente em espécies do clado *Needhamella* (nó H) e no clado *Hydrosmilodon* (*stricto sensu*). Domínguez e Flowers (1992) deixaram claro, ao comparar o formato das cerdas da tíbia anterior das ninfas de *Needhamella* e *Hydrosmilodon* que eram distintas entre os gêneros (não pectinadas e pectinadas, respectivamente). No entanto, ao analisar exemplares de ambos os táxons, Sartori (2005) observou o mesmo tipo de cerda em *N. ehrhardti* e em *Hs. primanus* e *Hs. saltensis* (o que também foi possível observar nos exemplares aqui examinados).

As espécies *L. palpalis* e *Hs. gilliesae* foram recuperadas como um grupo monofilético baseado em duas sinapomorfias: maxila com o *tusk* longo (20:1); e pênis completamente dividido (79:0). Sartori (2005) também recuperou o clado e propôs transferir *Hs. gilliesae* para *Leentvaaria*, mas não o fez. Mais tarde, Salles et al. (2016), ao descreverem os alados de ambas as espécies, relataram que a imago de *Hs. gilliesae* não condiz com a diagnose de *Hydrosmilodon*, além de muitas características do adulto também estarem presentes na imago de *L. palpalis*. Para estes autores essas características seriam mais uma evidência da provável relação próxima entre eles. Sendo assim, nós transferimos *Hs. gilliesae* para *Leentvaaria*, seguindo a combinação de sinapomorfias encontradas no presente estudo e de acordo com as hipóteses levantadas previamente para o grupo.

Nossa análise recuperou *Paramaka* como um gênero válido, suportado por três sinapomorfias: segmento II do palpo maxilar com cerdas na margem externa (25:1); lamela dorsal e ventral das brânquias com formato diferente (57:1); e pênis sem inchaço (81:0). O presente estudo corrobora o trabalho de Sartori (2005), que também recuperou *Paramaka* como um gênero monofilético. Contudo, apenas duas espécies do gênero foram inseridas em nosso estudo (atualmente quatro espécies são conhecidas) e análises incluindo todas as espécies de *Paramaka* se fazem necessária para compreender como essas e outras características evoluíram dentro do táxon.

O clado composto por *Hm. sallesi* e *Hs. plagatus* foi recuperado como monofilético baseado nas seguintes sinapomorfias: maxila com o *tusk* longo (20:1); margem anteromediana da gálea-lacínia de formato sinuoso (21:1); e brânquias delgadas e longas (53:1). Polegatto e Batista

(2007), ao estabelecerem *Hydromastodon*, propuseram como diagnose a ausência de dentículo subapical largo, dentículos subiguais em duas diferentes fileiras, projeções posterolaterais nos segmentos VI ou VII a IX, além de cerdas clavadas nas pernas das ninfas. Contudo, não recuperamos tais características para o clado, mas parte delas foram encontradas para *Hm. sallesi*. Nosso estudo está de acordo com Salles et al. (2016), que ao descreverem o adulto de *Hm. sallesi* observaram que a espécie compartilhava características importantes com o adulto de *Hs. plagatus*. No entanto, os autores seguiram o esquema de classificação de Nascimento e Salles (2013), até que uma nova análise cladística fosse feita para eventuais mudanças taxonômicas. Portanto, nós transferimos *Hs. plagatus* para *Hydromastodon*, seguindo os resultados encontrados neste trabalho e baseado em conjunto com dados prévios para o grupo.

Todas nossas análises sugerem que *Hylister* é parafilético, não recuperando as três espécies conhecidas em um único clado (veja acima). Pois, nosso estudo recuperou um relacionamento próximo entre *Hy. chimaera* e *Traverella* (Fig. 1; nó T), suportados por sinapomorfias: presença de uma projeção anteromedial do clipeo (1:1); e dentículos subiguais nas garras tarsais (50:0). Tais características não são exclusivas para o nó T, mas nossa análise indica que surgiram de forma independente ao longo da história evolutiva dentro do Complexo *Hermanella*. Apesar dos dados sobre esse clado, não estabeleceremos um novo status para *Hy. chimaera* neste momento até que tenhamos um conhecimento mais completo sobre *Traverella*, visto que apenas duas espécies do táxon foram incluídas neste estudo e, até o momento, 16 espécies são conhecidas. Além disso, as relações internas de *Traverella* ainda são questionadas, pois apesar do táxon ser dividido em dois subgêneros, algumas espécies têm caracteres intermediários entre eles (veja Nascimento e Salles, 2013; Nascimento et al., 2019). Portanto, mais esforços devem ser feitos nesta direção e uma nova análise filogenética acomodando todas as espécies descritas para *Traverella* se faz necessária.

Considerando todos os clados recuperados no presente estudo para o Complexo *Hermanella*, uma revisão da classificação taxonômica é proposta abaixo condizente com nossa análise cladística. Além disso, uma revisão mais detalhada é feita para *Hermanella* e agora para *Needhamella*, devido ao acréscimo de três espécies para o gênero. As sinapomorfias recuperadas em nossa análise são marcadas com um asterisco (*) na diagnose dos táxons.

4.1 Considerações taxonômicas

Complexo *Hermanella* (Hermanellognatha, Hermanellina)

Diagnose. Imago. Olhos turbinados separados (com variações na distância entre eles) ou se encontram no meio da cabeça; asa anterior com forquilha de MA e MP assimétricas (exceto em *Hy. chimaera*), com uma veia transversal inclinada acima da forquilha de MA; asa posterior com veia MP sem forquilha, com projeção costal aguda e arredondada no ápice; veia Sc da asa posterior terminando em uma veia transversal próxima à base da projeção costal ou ligeiramente ultrapassando a projeção; placa estilígera com projeções (exceto em *Hy. plaumanni*), variando de tamanho e formato; genitália com pênis totalmente dividido ou com alguma divisão; telopênis variando de tamanho e orientação; inchaço presente em cada lobo do pênis; abdome da fêmea sem guia de ovos. *Ninfa.* Labro tão largo quanto a cabeça, com emarginação pequena (menor que $\frac{1}{2}$ do comprimento do labro) e sem dentículos; última fileira de cerdas do labro próxima à margem basal e dividida medialmente; mandíbulas com margem externa angulada; maxila sem dentisetas, com ou sem *tusk* variando de tamanho; margem anteromediana da gálea-lacínia com formato variado; posição da articulação do palpo maxilar basal; terceiro palpo maxilar com longas cerdas ordenadas em fileiras; segundo palpo labial com uma fileira de cerdas na superfície dorsal, palpo com formato “cotovelado”; margem anterolateral do pronoto com cerdas; trocanter com pequena fileira de cerdas; garra tarsal com ou sem dentículo subapical largo; presença ou ausência de uma fileira de dentículos submarginais; brânquias presentes nos segmentos I–VII, podendo ser vestigial ou reduzida no segmento VII; de formato oblongo a delgado e longo; espinhos posterolaterais presentes nos segmentos abdominais VI a IX.

Composição. *Hermanella* Needham & Murphy; *Hydromastodon* Polegatto & Batista; *Hydrosmilodon* Flowers & Domínguez; *Hyliaster* Domínguez & Flowers; *Leentvaaria* Demoulin; *Needhamella* Domínguez & Flowers; *Paramaka* Savage & Domínguez; e *Traverella* Edmunds.

Distribuição. Argentina, Belize, Bolívia, Brasil (Bahia, Espírito Santo, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraná, Pará, Pernambuco, Rio Grande do Sul, Rio de Janeiro, Rondônia, Roraima, Santa Catarina e São Paulo), Canadá, Colômbia, Costa Rica, Estados Unidos, Guiana, Guiana Francesa, Honduras, México, Peru, Panamá, Paraguai, Suriname, Uruguai e Venezuela.

Comentários. Todas as ninfas do Complexo *Hermanella* têm peças bucais especializadas com longas e modificadas cerdas (principalmente no labro, maxila e lábio) e, por isso, o hábito filtrador. Outros táxons não tão relacionados ao grupo, também com hábito filtrador, têm peças bucais modificadas, porém a presença de uma fileira de cerdas ordenadas no terceiro palpo maxilar é uma característica exclusiva do Complexo *Hermanella* (veja Domínguez e Flowers,

1989; e Kluge, 2007). Já os adultos do grupo (ou quase todos) apresentam algum tipo de projeção na placa estilígera, sejam elas únicas ou emparelhadas, estreitas ou amplas. Salles et al. (2016) ao descreverem algumas imagos desconhecidas até então para o Complexo *Hermanella*, levantaram alguns questionamentos sobre a evolução dessa característica tão marcante no grupo. Com nossas análises, novas evidências puderam ser levantadas (e.g. a ampla projeção de *L. palpalis* e *L. gilliesae* n. comb. possivelmente são de mesma origem; assim como a única, estreita e medial projeção em *Paramaka* e *Hydromastodon*).

***Hermanella* Needham & Murphy**

Diagnose. Imago: Olhos turbinados separados por uma grande distância, igual a 1.5 vezes a largura do ocelo lateral; asa posterior com veia Sc terminando em uma veia transversal próxima à base da projeção costal ou ligeiramente ultrapassando a projeção; proesterno como a (Fig. 5a), com formato dos braços anteriores e posteriores retos; placa estilígera com um par de projeções estreitas próximas à base dos fórceps; genitália com pênis dividido, telopênis com projeções variáveis, um inchaço presente em cada lobo do pênis. *Ninfa:* Labro com longas cerdas entre o ápice e a última fileira de cerdas*; garra tarsal com dentículo subapical largo; brânquias presentes nos segmentos I–VII, com formato oblongo, com dois lobos laterais e um processo digitiforme apicalmente* (modificados de Domínguez e Flowers, 1989).

Espécie-tipo. *Hermanella thelma* Needham & Murphy, designação original.

Composição. *He. amere* Nascimento & Salles, 2013; *He. costalis* (Navás, 1934); *He. froehlichii* Ferreira & Domínguez, 1992; *He. grandis* Domínguez & Flowers 1989; *He. guttata* Domínguez & Flowers, 1989; *He. maculipennis* Domínguez & Flowers, 1989; e *He. thelma* Needham & Murphy, 1924.

Distribuição. Argentina, Brasil (Espírito Santo, Paraná, Pernambuco, Santa Catarina e São Paulo), Paraguai e Uruguai (Fig. 8).

Comentários. A monofilia de *Hermanella* vem sendo testada desde o trabalho de Flowers e Domínguez (1991), assim como a presença ou ausência de subgêneros no táxon (Flowers e Domínguez, 1991; Domínguez e Cuezco, 2002). Durante anos as identificações dos imaturos e alados de *Hermanella* e *Needhamella* geraram dúvidas, principalmente após novas descrições de espécies de *Hermanella* que apresentavam características conflitantes com a diagnose do gênero, proposta por Domínguez e Flowers (1989). Contudo, a partir do nosso trabalho, novas diagnoses são propostas visando atenuar a dificuldade na distinção de ambos gêneros. As ninfas de *Hermanella* podem se distinguir dos imaturos de *Needhamella* pela presença de longas cerdas entre o ápice e a última fileira de cerdas no labro (em *Needhamella* esse tipo de cerda é

ausente); pela presença de dentículos submarginais na garra tarsal de *Needhamella* (ausentes em *Hermanella*). Além disso, o formato da brânquia, com lobos laterais e um processo digitiforme é uma característica exclusiva de *Hermanella* (em *Needhamella* apenas o processo digitiforme é presente). Já os alados de ambos os táxons podem ser diferenciados principalmente pelo formato do proesterno (em específico os braços posteriores) (Fig. 5a e b).

***Hermanella amere* Nascimento & Salles, 2013**

Hermanella amere Nascimento & Salles, 2013: 3 (macho imago); Raymundo et al. (2021) (ovo).

Diagnose. Imago. Asa anterior com área costal e subcostal alaranjada, veias longitudinais castanho-escuras, veias transversais escuras; placa estilígera amarela, com projeção estreita próxima à base interna dos fórceps; genitália com pênis dividido na metade basal; telopênis ventralmente orientado, robusto e direcionado para a base do pênis; coloração geral do corpo laranja-amarelado (modificados de Nascimento e Salles, 2013). Ovo com as regiões polares côncavas*; e KCTs restritos às regiões polares* (modificados de Raymundo et al., 2021). *Ninfa.* Desconhecida.

Distribuição. Brasil (Espírito Santo) (Fig. 8).

***Hermanella froehlich* Ferreira & Domínguez, 1992**

Hermanella (Guayakia) froehlich Ferreira & Domínguez, 1992: 179 (macho, fêmea e ninfa).

Hermanella froehlich Domínguez & Cuezco, 2002: 159 (ovo).

Diagnose. Imago. Asa anterior da imago macho com o comprimento de 8.2–8.7 mm, imago fêmea 8.5–9.2 mm; área costal e subcostal castanho-alaranjado; genitália com telopênis estreitos e curvados ventralmente; coloração abdominal padrão como na figura 3 (em Ferreira e Domínguez, 1992:180), com tergitos e esternitos castanho-alaranjado claro, com uma banda escura na área medial dos tergitos. *Ninfa.* Pernas medianas e posteriores com numerosas cerdas longas na margem externa da tíbia; brânquias acinzentadas com a base e o ápice esbranquiçados (modificados de Ferreira e Domínguez, 1992). Ovo com duas áreas micropilares*; e formato da área micropilar do tipo funilforme*.

Distribuição. Brasil (Espírito Santo, Pernambuco e São Paulo) (Fig. 8).

***Hermanella grandis* Domínguez & Flowers, 1989**

Hermanella (Guayakia) grandis Domínguez & Flowers, 1989: 565 (fêmea, ninfa); Hubbard et al., 1992: 212. *Hermanella grandis* Domínguez & Cuezco, 2002: 160 (ovo).

Diagnose. Imago fêmea. Asa anterior com área costal e subcostal castanho-alaranjado; asa anterior com comprimento de 12.0–12.5 mm, sem manchas; pernas castanho-alaranjada, fêmures com pontos pretos na metade basal e no ápice; padrão de coloração abdominal como na figura 33 (em Domínguez e Flowers, 1989:560), com segmentos castanho-amarelados, sendo mais claros em direção ao ápice e com manchas escuras principalmente nas áreas medianas e laterais dos tergitos. *Ninfa.* Brânquias acinzentadas; tibia anterior com pontos pretos em ½ basal; teca alar com a margem externa escura, mas sem manchas (modificado de Domínguez e Flowers, 1989).

Distribuição. Argentina e Brasil (Santa Catarina e Paraná) (Fig. 8).

***Hermanella guttata* Domínguez & Flowers, 1989**

Hermanella (Hermanella) guttata Domínguez & Flowers, 1989: 561 (macho, fêmea e ninfa); Hubbard et al., 1992: 212. *Hermanella guttata* Domínguez & Cuezco, 2002: 160 (ovo).

Diagnose. Imago. Asa anterior com área costal e subcostal castanho; asa anterior e posterior com manchas castanho presentes nas veias transversais; pernas sem manchas na base dos fêmures; padrão de coloração abdominal com todos os segmentos castanho-amarelados, com esternitos amarelo-alaranjado e com manchas nos tergitos como na figura 31 (em Domínguez e Flowers, 1989:560); genitália com telopênis largos e direcionados para a base do pênis. *Ninfa.* Pernas sem manchas nos fêmures; brânquias esbranquiçadas com área mediana preto-acinzentada; padrão de coloração abdominal como da imago (modificados de Domínguez e Flowers, 1989 e Domínguez et al., 2006).

Distribuição. Argentina, Brasil (Paraná), Paraguai e Uruguai (Fig. 8).

***Hermanella maculipennis* (Ulmer)**

Thraulius maculipennis Ulmer, 1920a: 30 (macho); Needham & Murphy, 1924: 44; Ulmer, 1943: 28. *Traverella maculipennis*; Edmunds, 1950b: 551; Allen, 1973a: 1287; Hubbard, 1982a: 267. *Hermanella (Guayakia) maculipennis*; Domínguez & Flowers, 1989: 563 (macho, fêmea e ninfa); Hubbard et al., 1992: 212. *Hermanella maculipennis* Domínguez & Cuezco, 2002: 160 (ovo). Lima et al., 2012 (macho e ninfa).

Diagnose. Imago. Asa anterior com área costal e subcostal castanho-claro; asa anterior e posterior com manchas castanho-escuro presentes nas veias transversais; pernas com uma mancha preta no terço basal dos fêmures; padrão de coloração abdominal com todos os segmentos castanho-claros, tergitos V–VII como na figura 29 (em Domínguez e Flowers, 1989:560); genitália com telopênis estreitos e curvados ventralmente. *Ninfa.* Pernas com uma

mancha proeminente em $\frac{1}{3}$ basal nos fêmeures; teca alar com manchas; brânquias escuras com ápice acinzentado (modificados de Domínguez e Flowers, 1989 e Domínguez et al., 2006).

Distribuição. Brasil (Paraná, Pernambuco e Santa Catarina) e Argentina (Fig. 8).

***Hermanella thelma* Needham & Murphy, 1924**

Hermanella thelma Needham & Murphy, 1924: 40 (ninfã); Lestage, 1931b: 57 (ninfã); Traver, 1947a: 159; Demoulin, 1955a: 7; Edmunds et al., 1976: 222; Hubbard, 1982a: 264; Domínguez & Cuezco, 2002: 160 (ovo). *Hermanella (Hermanella) thelma*; Domínguez & Flowers, 1989: 561 (macho subimago e ninfã); Hubbard et al., 1990: 213. *Hermanella velma*; Spieth, 1943: 8. *Diagnose. Subimago.* Asa anterior com área costal e subcostal castanho-acinzentada, mais claro apicalmente; genitália escura com fórceps e pênis castanho-acinzentada, telopênis largos e direcionados para a base do pênis; tergitos abdominais escuros, sem um padrão definido. *Ninfã.* Pernas sem manchas; brânquias acinzentadas na base, com projeções esbranquiçadas; tergitos abdominais sem um padrão aparente (modificados de Domínguez e Flowers, 1989).

Distribuição. Argentina (Fig. 8).

Hydromastodon Polegatto & Batista, 2007

Diagnose. Imago. Olhos turbinados se encontram no meio da cabeça; asa anterior com MP2 conectada a MP1 por uma veia transversal; placa estilígera com uma única projeção medial curva e direcionada para os lobos do pênis; genitália com pênis dividido, com telopênis direcionado ventralmente (modificados de Lima et al., 2012 e Salles et al., 2016). *Ninfã:* Maxila com *tusk* longo, margem anteromediana da gálea-lacínia com formato sinuoso*; garra tarsal com dentículo submarginal; brânquias com formato delgado*; abdome com espinhos posterolaterais presentes nos segmentos VI ao IX ou VII ao IX (modificados de Polegatto e Batista, 2007 e Lima et al., 2012).

Espécie-tipo. *Hydrosmilodon miki* (Thomas & Boutonnet, 2004), designação original.

Composição. *Hm. miki* (Thomas & Boutonnet, 2004); *Hm. sallesi* Polegatto & Batista, 2007; e *Hm. plagatus* (Lima, Nascimento & Salles, 2013), **n. comb.**

Distribuição. Brasil (Espírito Santo, Mato Grosso, Pernambuco, Rondônia e Roraima) e Guiana Francesa.

Comentários. *Hydromastodon* foi o último gênero descrito para o Complexo *Hermanella* e seu relacionamento com o grupo foi questionado por Monjardim et al. (2020). Contudo, nosso trabalho indica uma relação próxima com *Paramaka*, já hipotetizada por Raymundo et al. (2021), ao descreverem ovos de ambos gêneros. Apesar da próxima relação, as ninfãs de

Hydromastodon se diferem dos imaturos de *Paramaka*, principalmente pelo tamanho do *tusk* da maxila (longo e curto, nessa ordem), formato da brânquia (delgada e obtusa, respectivamente) e a sétima branquia em *Paramaka* é vestigial. Os alados também possuem o formato da placa estilígera similar, com uma única projeção (presente também em *L. palpalis*, mas esta é ampla, cobrindo todo o pênis em vista ventral; em *Paramaka* e *Hydromastodon* é estreita e medial).

***Hydrosmilodon* Flowers & Domínguez, 1992**

Diagnose. Imago. Olhos turbinados separados por uma grande distância, igual a 1.5 vezes a largura do ocelo lateral; placa estilígera com projeções curtas e estreitas próximas à base dos fórceps; genitália com pênis dividido na metade basal, com telopênis medialmente orientado e curto; inchaço presente em ½ basal de cada lobo do pênis. **Ninfa.** Maxila com *tusk* longo e a margem anteromediana da gálea-lacínia com formato sinuoso*; pernas com cerdas pectinadas na margem interna da tíbia anterior*; brânquias presentes nos segmentos I–VII, com formato oblongo e com um processo digitiforme apical em cada lamela (modificados de Flowers e Domínguez, 1992).

Espécie-tipo. *Thraulus primanus* (Eaton), designação original.

Composição. *Hs. primanus* (Eaton); e *Hs. saltensis* Flowers & Domínguez, 1992.

Distribuição. Argentina, Bolívia, Colômbia, Costa Rica, Honduras, México e Panamá.

Comentários. As ninfas de *Hydrosmilodon* se assemelham em parte com ninfas de *Needhamella* devido ao formato da brânquia com um processo digitiforme e cerdas pectinadas na tíbia anterior (na maioria das espécies de *Needhamella* e as duas espécies de *Hydrosmilodon*). Nos adultos, a placa estilígera e a genitália também são semelhantes entre os gêneros. No entanto, os táxons podem ser diferenciados nas ninfas pelo tamanho do *tusk* da maxila e o formato da margem anteromediana da gálea-lacínia (*tusk* longo e formato sinuoso em *Hydrosmilodon*; *tusk* pequeno e formato normal em *Needhamella*, respectivamente). Já nos adultos, o formato do proesterno é diferente, em *Hydrosmilodon* é semelhante ao da (Fig. 5a e c), com braços anteriores e posteriores retos e em *Needhamella* (Fig. 5b) os braços anteriores são retos e os posteriores sinuosos.

***Hyliaster* Domínguez & Flowers, 1989**

Diagnose. Imago. Olhos turbinados separados por uma grande distância, igual a 1.5 vezes a largura do ocelo lateral; asa anterior com forquilha de MP assimétricas (exceto em *Hy. chimaera*); placa estilígera com projeções curtas e estreitas próximas à base dos fórceps (exceto

em *Hy. plaumanni*); genitália com pênis totalmente dividido ou divisão em $\frac{1}{3}$ ou menos, com telopênis estreito, direcionado ventralmente; inchaço presente em $\frac{1}{2}$ basal de cada lobo do pênis. *Ninfa*. Labro contendo longas cerdas entre o ápice e a última fileira de cerdas; garra tarsal com dentículo subapical largo, sem dentículo submarginal (com exceção de *Hy. chimaera* com garra tarsal sem dentículo subapical largo e dentículos submarginais, Fig. 3b); brânquias com o formato oblongo, com vários processos digitiformes, reduzida ou ausente no segmento VII; espinhos posterolaterais presentes nos segmentos abdominais VII–IX ou VIII–IX (modificados de Domínguez e Flowers, 1989).

Espécie-tipo. *Hylister plaumanni* Domínguez & Flowers, designação original.

Composição. *Hy. plaumanni* Domínguez & Flowers, 1989; *Hy. chimaera* Kluge, 2007; e *Hy. obliquus* Nascimento & Salles, 2013.

Distribuição. Brasil (Bahia, Espírito Santo, Paraná, Santa Catarina, Minas Gerais e Rio de Janeiro).

Comentários. Por muito tempo o gênero foi considerado monotípico, sendo restrito a espécie *Hy. plaumanni*. Mas, Kluge (2007) descreveu a segunda espécie para o táxon baseado em ninfas e adultos coletados no Perú. Mais tarde, Nascimento e Salles (2013) também descreveram mais uma espécie a partir de ninfas e adultos coletados no Brasil (Espírito Santo). As ninfas de *Hylister* (em especial *Hy. plaumanni* e *Hy. obliquus*) se assemelham as ninfas de *Hermanella*, devido às longas cerdas presentes entre o ápice e a última fileira de cerdas do labro e por dentículo subapical largo, sem dentículos submarginais na garra tarsal. No entanto, as brânquias de ambos os táxons são muito distintas. Por outro lado, as ninfas de *Hylister* (em especial *Hy. chimaera*) também podem ser semelhantes aos imaturos de *Traverella*, devido aos vários processos digitiformes da brânquia, a presença de uma projeção anteromedial do clipeo e o formato da garra tarsal.

***Leentvaaria* Demoulin, 1966**

Diagnose. *Imago*. Olhos separados por uma curta distância, menor que 0.5 vezes a largura do ocelo mediano; veia transversal acima da forquilha de MA não inclinada*; placa estilígera com projeção única ou dividida, ampliada e cobrindo quase ou completamente a genitália em vista ventral; genitália com pênis totalmente dividido*, com telopênis longo e curvado ventralmente (modificados de Salles et al. 2016). *Ninfa*. Maxila com *tusk* longo*; hipofaringe com a margem distal da língua quase reta, com como na figura 5 (em Domínguez et al. 2001:315); palpos labiais muito longos ou normais; garra tarsal com dentículo subapical largo; brânquias presentes nos segmentos I–VII, com formato delgado.

Espécie-tipo. *Leentvaaria palpalis* Demoulin, designação original.

Composição. *L. palpalis* Demoulin, 1966; e *L. gilliesae* (Thomas & Péru, 2004), **n. comb.**

Distribuição. Brasil (Bahia, Espírito Santo, Mato Grosso, Pernambuco, Roraima e São Paulo), Guiana Francesa, Suriname e Venezuela.

Comentários. A descrição original de *Leentvaaria*, realizada por Demoulin (1966), foi sucinta para abarcar a única espécie conhecida naquele momento, *L. palpalis*. Mais tarde, Domínguez et al. (2001) fizeram uma descrição mais detalhada sobre o gênero, mas direcionada restritamente para ninfas, visto que os adultos eram desconhecidos. Somente no trabalho de Salles et al. (2016) é que os alados foram descritos (incluindo *L. gilliesae* n. comb.). As ninfas de *Leentvaaria* se assemelham às ninfas de *Hydromastodon* pelo formato das brânquias e da garra tarsal. No entanto, os dois gêneros podem ser separados pelo formato da língua da hipofaringe. Já os alados do gênero podem ser diferenciados dos demais táxons por não apresentar uma veia transversal inclinada acima da forquilha de MA da asa anterior, a placa estilígera cobre quase ou completamente o pênis e a genitália com o pênis completamente dividido.

***Needhamella* Domínguez & Flowers, 1989**

Diagnose. Imago. Olhos turbinados separados por uma grande distância, igual a 1.5 vezes a largura do ocelo lateral; asa posterior com projeção costal aguda, terminando além de ½ da asa* e veia Sc terminando em uma veia transversal; proesterno como a (Fig. 5b), com o formato dos braços anteriores retos e posteriores sinuosos*; placa estilígera com um par de projeções curtas e estreitas próximas à base dos fórceps; genitália com pênis dividido, telopênis com projeção estreita e curvada ventralmente, inchaço lateral presente em cada lobo do pênis. *Ninfa:* Labro sem longas cerdas entre o ápice e a última fileira de cerdas (como na Fig. 4b); garra tarsal com dentículo subapical largo e uma fileira de dentículos submarginais (como na Fig. 3c); brânquias presentes nos segmentos I–VII, com o formato oblongo, sem lobos laterais e com processo digitiforme mediano (modificados de Domínguez e Flowers, 1989).

Espécie-tipo. *Thraululus ehrhardti* (Ulmer), designação original.

Composição. *Needhamella angeli* (Almeida, Costa & Mariano, 2016), **n. comb.**; *Needhamella ehrhardti* (Ulmer, 1920); *Needhamella mazama* (Nascimento, Mariano & Salles, 2012), **comb. reinst.**; e *Needhamella nigra* (Nascimento & Salles, 2013), **n. comb.**

Distribuição. Argentina, Brasil (Bahia, Espírito Santo, Goiás, Paraná, Pernambuco, Rio Grande do Sul, Rio de Janeiro e Santa Catarina) e Uruguai (Fig. 9).

Comentários. As ninfas de *Needhamella* se assemelham em parte com ninfas de *Hydrosmilodon* (veja comentários de *Hydrosmilodon* acima), mas também com ninfas de *Paramaka*, devido à projeção anteromedial do clipeo, formato da garra tarsal e o formato da brânquia, com um processo digitiforme. Contudo, em *Needhamella* geralmente as cerdas da tíbia anterior são pectinadas, já em *Paramaka* são como espinhos; as brânquias apresentam lamela dorsal e ventral diferentes ou iguais (em *Paramaka* quando o processo digitiforme está presente, geralmente estão nas brânquias 3–6; já em *Needhamella*, todas as brânquias apresentam um processo digitiforme). Além disso, a sétima brânquia é vestigial em *Paramaka* e apenas reduzida em *Needhamella*. Já os alados de *Needhamella* se assemelham aos alados de *Hermanella* e *Hyliaster*, devido ao padrão da placa estilígera, com duas projeções estreitas próximas à base do fórceps, e a genitália. No entanto, o formato do proesterno de *Needhamella* é único, principalmente os braços posteriores (Fig. 5b).

***Needhamella angeli* (Almeida, Costa & Mariano, 2016) nova combinação**

Needhamella angeli Almeida, Costa & Mariano, 2016: 122 (macho imago e ninfa).

Diagnose. Imago. Asa anterior com área costal e subcostal castanho; genitália com pênis dividido em $\frac{1}{8}$ apical e telopênis longo e curvado ventralmente. *Ninfa.* Mandíbulas sem cerdas próximas à base da articulação e prosteca da mandíbula esquerda com espinhos na margem interna; pernas com cerdas pectinadas na margem interna da tíbia anterior; garra tarsal com 2–3 dentículos submarginais; brânquias terminando em um processo digitiforme (modificados de Almeida et al., 2016).

Distribuição. Brasil (Bahia e Espírito Santo) (Fig. 9).

***Needhamella ehrhardti* (Ulmer, 1920)**

Thraulius ehrhardti Ulmer, 1920a: 28 (macho, fêmea); Ulmer, 1920c: 117; Needham & Murphy, 1924: 44; Ulmer, 1943: 33 (macho, fêmea). *Traverella ehrhardti*; Edmunds, 1950b: 551; Traver, 1959b: Figs. 15, 18; Thew, 1960b: 123; Traver, 1963: 28 (macho, fêmea); Allen, 1973a: 1287; Hubbard, 1982a: 267. *Hermanella* sp.; Edmunds, Jensen & Berner, 1976: Figs. 140, 310. *Needhamella ehrhardti*; Domínguez & Flowers, 1989: 570 (macho, fêmea, ninfa, ovo); Hubbard, Domínguez & Pescador, 1992: 216; Domínguez, Hubbard & Pescador, 1994: 58 (macho, ninfa).

Diagnose. Imago. Asa anterior com área costal e subcostal castanho, podendo ter alguns espécimes com coloração mais clara; genitália com pênis dividido em $\frac{1}{2}$ apical, telopênis estreito e curvado ventralmente, inchaço lateral presente em $\frac{1}{3}$ basal de cada lobo do pênis;

padrão de coloração abdominal com manchas como da figura 37 (em Domínguez e Flowers, 1989:560) nos tergitos e esternitos castanho-alaranjado. *Ninfa*. Clípeo com ou sem uma projeção anteromedial; pernas com ou sem cerdas pectinadas na margem interna da tíbia anterior; garra tarsal com 2 dentículos submarginais (Fig. 3c); brânquias acinzentadas, com traqueia principal escurecida; padrão de coloração abdominal similar à imago (modificados de Domínguez e Flowers, 1989).

Distribuição. Argentina, Brasil (Santa Catarina, Paraná, Goiás, Bahia, Espírito Santo, Pernambuco, Rio Grande do Sul e Rio de Janeiro), Uruguai e Paraguai (Fig. 9).

***Needhamella mazama* Nascimento, Mariano & Salles, 2012 combinação de reintegração**

Needhamella mazama Nascimento, Mariano & Salles, 2012: 208 (macho imago e ninfa); Raymundo et al. 2021 (ovo).

Diagnose. Imago. Genitália com pênis dividido em $\frac{1}{4}$ basal, lóbo do pênis apontado apicalmente, com telopênis longo e direcionado ventralmente; padrão de coloração abdominal dos segmentos II–VI translúcidos e segmentos I e VIII–X castanho e castanho-alaranjados. *Ninfa*. Clípeo sem projeção anteromedial; pernas com cerdas pectinadas na margem interna da tíbia anterior; garra tarsal sem dentículos submarginais; brânquias translúcidas, com uma banda basal e mediana acinzentada (modificados de Lima et al., 2012).

Distribuição. Brasil (Espírito Santo) (Fig. 9).

***Needhamella nigra* (Nascimento & Salles, 2013) nova combinação**

Needhamella nigra Nascimento & Salles, 2013: 5 (macho imago e ninfa).

Diagnose. Imago. Asa anterior com área costal e subcostal castanho-escuro, veias transversais translúcidas; placa estilígera castanho-acinzentada, com projeção próxima à base interna dos fórceps; genitália com pênis dividido na metade basal, cada lobo do pênis com uma projeção distomediana membranosa; telopênis direcionado ventralmente; padrão de coloração geral do corpo castanho-alaranjado escuro. *Ninfa*. Clípeo com margem lateral ligeiramente côncava; maxila com o *tusk* no ângulo interno apical (quase $\frac{1}{5}$ da largura da gálea-lacínia); mandíbula sem cerdas próximas à base da articulação; garra tarsal com dentículos submarginais; brânquia com formato oblongo, terminando em um processo digitiforme (Fig. 2b) (modificados de Nascimento e Salles, 2013).

Distribuição. Brasil (Espírito Santo) (Fig. 9).

***Paramaka* Savage & Domínguez, 1992**

Diagnose. Imago. Asa posterior com veia Sc terminando em uma veia transversal; placa estilígera com uma única e estreita projeção entre os fórceps, variando de tamanho e direcionada para os lobos do pênis; genitália com pênis dividido, telopênis curvado ventralmente. *Ninfa:* Clípeo com presença ou ausência de uma projeção anteromedial; garra tarsal com dentículo subapical largo e contendo ou não uma fileira de dentículos submarginais; brânquias presentes nos segmentos abdominais I–VI, vestigial no segmento VII, com formato obtuso, com porção dorsal e ventral diferente, podendo conter ou não um processo digitiforme (geralmente presente nas brânquias III–VI) (modificados de Savage e Domínguez, 1992 e Blanco-Belmonte e Peters, 2003).

Espécie-tipo. *Thraululus convexus* (Spieth), designação original.

Composição. *Paramaka convexa* (Spieth, 1943); *Paramaka antonii* Sartori, 2005; *Paramaka pearljam* Mariano, 2011; e *Paramaka incognita* Domínguez, Grillet, Nieto, Molineri & Guerrero, 2014.

Distribuição. Brasil (Bahia, Mato Grosso, Pará e Roraima), Colômbia, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Venezuela.

Comentários. O gênero foi estabelecido por Savage e Domínguez (1992) baseado em imagos coletadas no Suriname e atualmente quatro espécies são reconhecidas para o táxon. As ninfas de duas espécies de *Paramaka* apresentam algumas características similares à *Needhamella*, como o formato da brânquia com um processo digitiforme, uma projeção anteromedial do clípeo e dentículos submarginais na garra tarsal. No entanto, algumas diferenças podem ser observadas para a distinção desses dois gêneros no estágio ninfal. O processo digitiforme, quando presente, está apenas nas brânquias III–VI ou IV–VI de *Paramaka*, já em *Needhamella* estão presentes em todas as brânquias. A projeção anteromedial do clípeo encontrada em *P. antonii* também pode estar presente em *N. ehrhardti*, mas as cerdas da tíbia anterior são como espinhos em *Paramaka* e podem ser do tipo pectinada em *Needhamella*. Além disso, as brânquias de *Paramaka* possuem formato obtuso, em pelo menos em uma das lamelas quando elas possuem a porção dorsal e ventral diferente, e apresentam a sétima brânquia vestigial. Os alados, por sua vez, são semelhantes aos adultos de *Hydromastodon*, principalmente pelo formato da placa estilígera com uma única projeção estreita e medial. Contudo, a projeção em *Paramaka* é menor (em *Hm. plagatus* n. comb. também pode ser pequena, mas as projeções nos lobos do pênis são inconfundíveis e únicos dentro do Complexo *Hermanella* - veja Figs. 8–9 em Lima et al., 2012).

***Traverella* Edmunds**

Diagnose. Imago. Olhos turbinados se encontram no meio da cabeça (com exceção de *T. albertana*, onde os olhos são separados); placa estilígera com uma única projeção (podendo cobrir completamente o pênis em vista ventral) ou com um par de projeções próximas à base dos fórceps; genitália com pênis dividido, telopênis com formato variável. *Ninfa.* Clípeo com projeção anteromedial variável; maxila com ou sem *tusk*; segmento III do palpo labial alongado ou não alongado; garra tarsal sem dentículo subapical largo (como na Fig. 3b); brânquias presentes nos segmentos abdominais I–VI, podendo ser reduzida ou vestigial no segmento VII, com vários processos digitiformes (modificados de Domínguez et al., 2006; e Salles et al., 2016).

Espécie-tipo. *Thraulus albertanus* McDunnough, designação original.

Composição. *Traverella (Traverella) albertana* (McDunnough, 1931); *Traverella (T.) bradleyi* (Needham & Murphy, 1924); *Traverella (T.) castanea* Kilgore & Allen, 1973; *Traverella (T.) holzenthali* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996; *Traverella (T.) lewisi* Allen, 1973; *Traverella (T.) longifrons* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996; *Traverella (T.) montium* (Ulmer, 1943); *Traverella (T.) presidiana* (Traver, 1934); *Traverella (T.) promifrons* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996; *Traverella (T.) sallei* (Navás, 1935); *Traverella (T.) versicolor* (Eaton, 1892); *Traverella (T.) valdemari* (Esben-Petersen, 1912); *Traverella (Zonda) calingastensis* Domínguez, 1995; *Traverella insolita* Nascimento & Salles, 2013; *Traverella maranhensis* Nascimento, Lima & Azevedo, 2019; *Traverella excelsior* Nascimento & Lima, 2020.

Distribuição. Argentina, Canadá, Costa Rica, Belize, Brasil (Maranhão, Espírito Santo), Estados Unidos, Peru e México.

Comentários. Este é o gênero mais diverso do Complexo *Hermanella*, com ampla distribuição desde a América do Norte até a América do Sul. Consequentemente é um dos táxons com maior variação de características tanto nos alados, como nos imaturos (e.g. nas ninfas o formato dos palpos labiais; *tusk* presente ou ausente; brânquias presentes ou ausentes no segmento VII; nos adultos a veia ICu1 da asa anterior é conectada ou livre; projeções variadas da placa estilígera; telopênis com formato variado). Dessa maneira, um estudo mais robusto para *Traverella* é importante, de modo que as características usadas para definir o gênero sejam mais marcantes.

4.2 Chave interativa

As chaves interativas foram realizadas para imagos e ninfas conhecidas das espécies de *Hermanella* e *Needhamella* com base nos resultados encontrados neste trabalho. As chaves estão disponíveis nos seguintes links:

<http://www.xper3.fr/xper3GeneratedFiles/publish/identification/8774742701659539960/>

<http://www.xper3.fr/xper3GeneratedFiles/publish/identification/-1693971305227927067/>

<http://www.xper3.fr/xper3GeneratedFiles/publish/identification/-4386550642604159617/>

5 CONCLUSÕES

O presente estudo é a análise cladística mais recente acomodando todas as espécies de *Hermanella*, visto que o último trabalho relacionado a essas espécies foi realizado há quase duas décadas atrás, e novos táxons foram descritos desde então. Esperamos que os conflitos e dificuldades na identificação e diagnose das espécies, em especial de *Hermanella*, e agora para *Needhamella* também, sejam atenuadas, tendo em vista os resultados que abordamos aqui. Nosso trabalho trouxe hipóteses sobre as relações internas de *Hermanella*, propôs novos status taxonômicos para parte das espécies de *Hermanella*, agora adicionadas a *Needhamella*, assim como novas hipóteses filogenéticas entre *Hermanella* e gêneros mais intimamente relacionados.

Além disso, nosso estudo é mais um passo importante para a proposta de uma classificação revisada sobre o Complexo *Hermanella*, permitindo novas hipóteses sobre a evolução das características tão especializadas e modificadas desse grupo. A incorporação de novos dados morfológicos (como dados inéditos de semaforontes) possibilitou novas hipóteses sobre o Complexo *Hermanella* e novos status taxonômicos com a adição de espécies dentro dos gêneros *Hydromastodon* e *Leentvaaria* (além de *Needhamella*, mencionado acima), e *Hydrosmilodon* com duas espécies realocadas em outros gêneros. Também esperamos que estudos filogenéticos futuros possam responder as hipóteses que levantamos sobre as relações internas dos gêneros não tão relacionados a *Hermanella*.

6 REFERÊNCIAS

ALMEIDA, E.; COSTA, S.; MARIANO, R. A new species of the genus *Hermanella* Needham & Murphy (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Northeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 4078, n. 1, p. 121–126, 2016. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4078.1.10>.

BARBER-JAMES, H. M.; GATTOLLIAT, J. L.; SARTORI, M.; HUBBARD, M. D. Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater. **Hydrobiologia**, v. 595, n. 1, p. 339–350, 2008. <http://doi.org/10.1007/s10750-007-9028-y>.

BLANCO-BELMONTE, L. V. R.; PETERS, J. G. The nymph of *Paramaka* Savage & Dominguez (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). **In:** E. Gaino (Ed.) **Research Update on Ephemeroptera and Plecoptera**. University of Perugia, Italy, Perugia, pp. 117–121, 2003.

BOLDRINI, R.; BARROSO, P. C. S. The male imago of *Paramaka incognita* Domínguez, Grillet, Nieto, Molineri and Guerrero, 2014 (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). **Zootaxa**, v. 3957, n. 2, p. 231–234, 2015. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3957.2.7>.

DEMOULIN, G. Une mission biologique belge au Brésil. Éphéméroptères. **Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique**, v. 31, p. 1–32, 1955.

DEMOULIN, G. Contribution à l'étude des Éphéméroptères du Surinam. **Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique**, v. 42, p. 1–22, 1966.

DOMÍNGUEZ, E. Description of a new subgenus and a new species of *Traverella* Edmunds, with comments on its phylogeny and biology. **In:** Corkum, L.D. & Ciborowski, J.J.H. (Eds.), **Current Directions in Research on Ephemeroptera**. Canadian Scholars' Press, Inc., Toronto, pp. 423–431, 1995. <https://doi.org/10.1093/aesa/82.5.555>.

DOMÍNGUEZ, E. Overview and phylogenetic relationships of the two-winged genera of South American Leptophlebiidae (Ephemeroptera). **Aquatic Insects**, v. 31, n. 1, p. 63–71, 2009. <http://dx.doi.org/10.1080/01650420802518077>.

DOMÍNGUEZ, E.; ABDALA, V. Morphology and evolution of the wing bullae in South American Leptophlebiidae (Ephemeroptera). **Journal of morphology**, v. 280, n. 1, p. 95–102, 2019. <https://doi.org/10.1002/jmor.20920>.

DOMÍNGUEZ, E.; CUEZZO, M. G. Ephemeroptera egg chorion characters: a test of their importance in assessing phylogenetic relationships. **Journal of Morphology**, v. 253, n. 2, p. 148–165, 2002. <https://doi.org/10.1002/jmor.1117>.

DOMÍNGUEZ, E.; CUEZZO, M. G.; CLAVIER, S. The phylogenetic relationships of the two-winged South American Leptophlebiidae genera revisited with first description of the male imago of *Bessierus* Thomas & Orth (Insecta: Ephemeroptera). **Zootaxa**, v. 4674, n. 3, p. 375–385, 2019. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4674.3.6>.

DOMÍNGUEZ, E.; FERREIRA, M. J.; NIETO, C. Redescription and phylogenetic relationships of *Leentvaaria* Demoulin (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). **Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera**, Kluwer Academic/Plenum Publishers, p. 313–320, 2001. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1257-8_35.

DOMÍNGUEZ, E.; FLOWERS, R. W. A revision of *Hermanella* and related genera (Ephemeroptera: Leptophlebiidae; Atalophlebiinae) from Subtropical South America. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 82, p. 555–573, 1989. <https://doi.org/10.1093/aesa/82.5.555>.

DOMÍNGUEZ, E.; GRILLET, M. E.; NIETO, C.; MOLINERI, C.; GUERRERO, E. Ephemeroptera from the Venezuelan Guayana's Uplands: Families Leptophlebiidae, Euthyplociidae and Oligoneuriidae. **Zootaxa**, v. 3827, n. 3, p. 301–317, 2014. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3827.3.1>.

DOMÍNGUEZ, E.; MOLINERI, C.; PESCADOR, M. L.; HUBBARD, M. D.; NIETO, C. **Biodiversidad Acuática en América Latina Volumen 2 Ephemeroptera de América del Sur**. Sofia–Moscow: PENSOFT, 2006.

EDMUNDS G. F. A new genus of mayflies from western North America (Leptophlebiinae). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 61, p. 141–146, 1948.

FERREIRA, M. J. N.; DOMÍNGUEZ, E. A new species of *Hermanella* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae) from Southeastern Brazil. **Aquatic Insects: International Journal of Freshwater Entomology**, v. 14, n. 3, p. 179–186, 1992. <http://doi.org/10.1080/01650429209361480>.

FLOWERS, R. W.; DOMÍNGUEZ, E. Preliminary cladistics of the *Hermanella* complex (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). **Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera** (ed. by J. Alba-Tercedor and A. Sanchez-Ortega), p. 49–62, 1991. Sandhill Crane Press, Gainesville.

FLOWERS, R. W.; DOMÍNGUEZ, E. New genus of Leptophlebiidae (Ephemeroptera) from Central and South America. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 85, p. 655–661, 1992. <https://doi.org/10.1093/aesa/85.6.655>.

GODUNKO, R. J.; SROKA, P.; SOLDÁN, T.; BOJVOKÁ, J. The higher phylogeny of Leptophlebiidae (Insecta: Ephemeroptera), with description of a new species of *Calliarcys* Eaton, 1881. **Arthropod Systematics and Phylogeny**, v. 73, n. 2, p. 259–279, 2015.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, p. 774–786, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>.

GOLOBOFF, P. A.; CATALANO, S. A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, v. 32, p. 221–238, 2016. <https://doi.org/10.1111/cla.12160>.

GOLOBOFF, P. A.; TORRES, A.; ARIAS, J. S. Weighted parsimony outperforms other methods of phylogenetic inference under models appropriate for morphology. **Cladistics**, v. 34, p. 407–437, 2018. <https://doi.org/10.1111/cla.12205>.

GONÇALVES, I. C.; DA-SILVA, E. R.; TAKIYA, D. M. A remarkable new genus of Atalophlebiinae (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from the Neotropics. **Zoologischer Anzeiger**, v. 251, p. 131–138, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2011.07.003>.

JACOBUS, L. M.; MACADAM, C. R.; SARTORI, M. Mayflies (Ephemeroptera) and their contributions to ecosystem services. **Insects**, v. 10, p. 1–26, 2019.

KLUGE, N. J. Habrophlebiinae subfam. n. with description of a new species of *Habroleptoides* from Caucasus (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). **Zoosystematica Rossica**, v. 3, p. 35–43, 1994.

KLUGE, N. J. A new taxon Hermanellonota, or subtribe Hermanellini subtr.N. (Ephemeroptera, Leptophlebiidae, Hagenulini), with description of three new species from Peruvian Amazonia. **Russian Entomological Journal**, v. 16, p. 127–137, 2007.

LIMA, L. R. C.; NASCIMENTO, J. M. C.; MARIANO, R.; PINHEIRO, U. S.; SALLES, F. F. New species and new records of *Hermanella* complex (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from

eastern Brazilian coast. **Annales de Limnologie**, v. 48, p. 201–213, 2012. <https://doi.org/10.1051/limn/2012011>.

MADDISON, W.; MADDISON, D. Mesquite 2.75. [WWW document], 2018. URL <http://mesquiteproject.org/mesquite/mesquite.html>. Version released 27.xii.2018.

MCDUNNOUGH, J. New species of North American Ephemeroptera. **Canadian Entomologist**, v. 63, p. 82–93, 1931. <https://doi.org/10.4039/ent6382-4>.

MONJARDIM, M.; PARESQUE, R.; SALLES, F. F. Phylogeny and classification of Leptophlebiidae (Ephemeroptera) with an emphasis on Neotropical fauna. **Systematic Entomology**, v. 45, p. 415–429, 2020. <https://doi.org/10.1111/syen.12402>.

NASCIMENTO, S. R. S. C.; LIMA, L. R. C.; AZEVÊDO, C. A. S. A new species of *Traverella* Edmunds, 1948 (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Brazil. **Zootaxa**, v. 4619, n. 1, p. 195–199, 2019. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4619.1.12>.

NASCIMENTO, J. M. C.; SALLES, F. F. New species of *Hermanella* complex (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Brazilian Atlantic forest. **Zootaxa**, v. 3718, n. 1, p. 001–027, 2013. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3718.1.1>.

NEEDHAM, J. G.; MURPHY, H. E. Neotropical mayflies. Bulletin of the Lloyd Library Number 24. **Entomological Series**, v. 4, p. 1–79, 1924.

NIXON, K. C. Winclada. Version 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY, 2002. [WWW document]. URL <http://www.cladistics.com/> [accessed on 10 August 2012].

PETERS, W. L. Phylogeny of the Leptophlebiidae (Ephemeroptera): an introduction. In: Flannigan JF, Marshall KE. **Advances in Ephemeroptera Biology**. Plenum Press, New York, 1980.

PETERS, J. G.; FLOWERS, R. W.; HUBBARD, M. D.; DOMÍNGUEZ, E.; SAVAGE, H. M. New records and combinations for Neotropical Leptophlebiidae (Ephemeroptera). **Zootaxa**, v. 1054, p. 51–60, 2005.

POLEGATTO, C. M.; BATISTA, J. D. *Hydromastodon sallesi*, new genus and new species of Atalophlebiinae (Insecta: Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from West and North of Brazil, and notes on systematics of *Hermanella* group. **Zootaxa**, v. 1619, p. 53–60, 2007.

RAYMUNDO, T. S.; MARTINS, J. L. A.; FERREIRA, D. S.; GONÇALVES, M. C.; SERRÃO, J. E.; SALLES, F. F. The morphology of the eggs in the *Hermanella* complex (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 65, n. 1, p. e20200121, 2021. <https://doi.org/10.1590/1806-9665-rbent-2020-0121>.

SALLES, F. F.; BOLDRINI, R. A new genus of the subtribe Hermanellina (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae) from Northern Brazil with accounts on the systematics of the group. **Insect Systematics and Evolution**, v. 51, n. 3, p. 1–17, 2019. <https://doi.org/10.1163/1876312X-00002300>.

SALLES, F. F.; DOMÍNGUEZ, E.; MARIANO, R.; PARESQUE, R. The imagos of some enigmatic members of the *Hermanella* complex (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). **ZooKeys**, v. 625, p. 45–66, 2016. <https://doi.org/10.3897/zookeys.625.9874>.

SARTORI, M. A new species of the genus *Paramaka* Savage & Dominguez, 1992 with some comments on related genera (Ephemeroptera, Leptophlebiidae, Atalophlebiinae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 40, p. 237–245, 2005. <https://doi.org/10.1080/01650520500208481>.

SARTORI, M.; BRITAIN, J. E. **Order Ephemeroptera**. En Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (Fourth Edition), p. 873–891, 2015. Oxford: Elsevier.

SAVAGE, H. M. & DOMÍNGUEZ, E. A new genus of Atalophlebiinae (Ephemeroptera, Leptophlebiidae) from northern South America. **Aquatic Insects**, v. 14, p. 243–248, 1992. <http://doi.org/10.1080/01650429209361489>.

SERENO, P. C. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, v. 23, p. 565–587, 2007. <http://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00161.x>.

THOMAS, A.; BOUTONNET, J.; PÉRU, N.; HOREAU, V. Les Éphémères de la Guyane Française. 9. Descriptions d'*Hydrosmilodon gilliesae* n. sp. et d'*H. miki* n. sp. (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). **Ephemera**, v. 4, p. 65–80, 2004.

7 LISTA DE FIGURAS

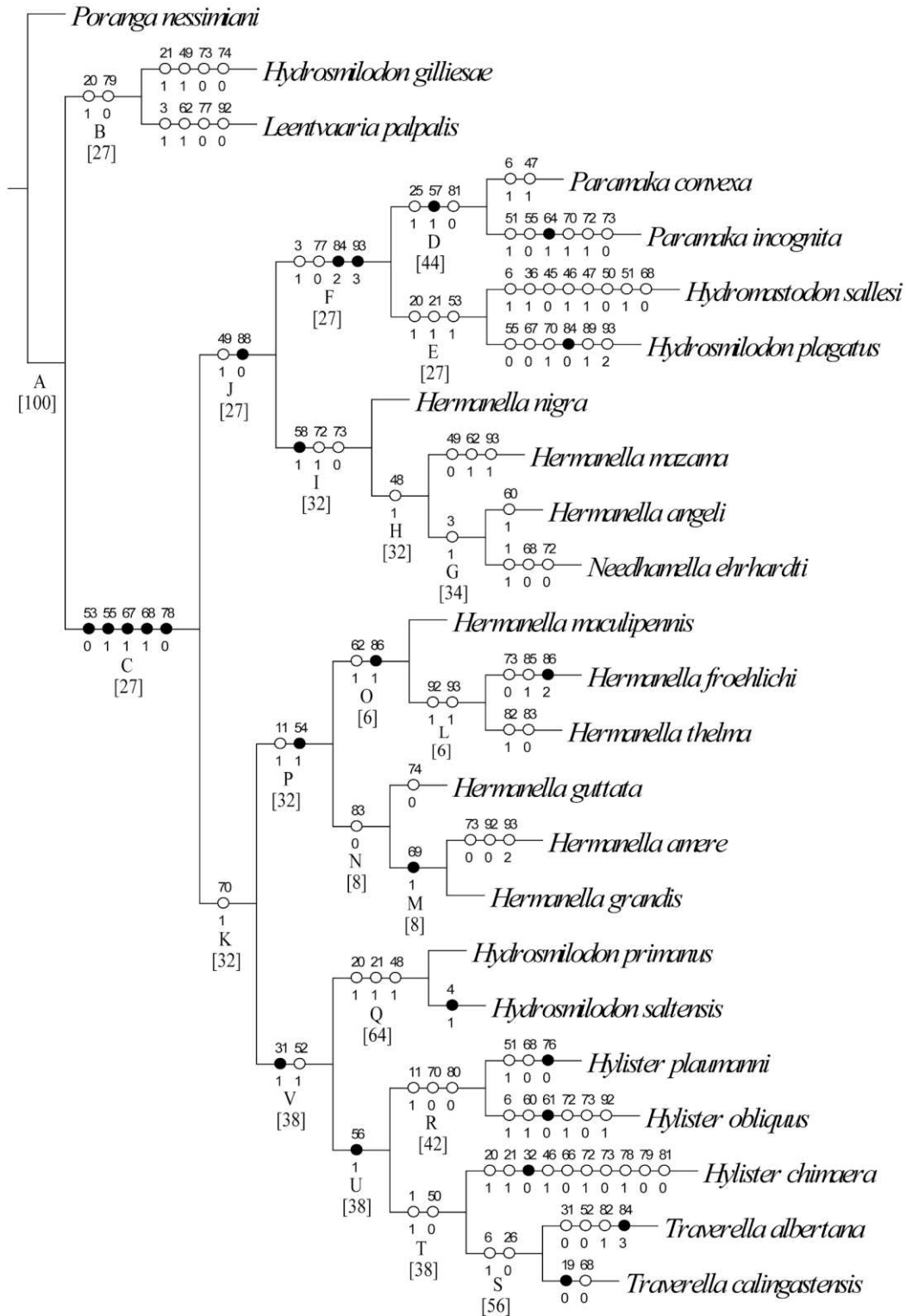


Figura 1. Hipótese filogenética com os caracteres mapeados $k=6$ (números acima das ramificações são os caracteres e abaixo são os estados do caráter, veja Tabela 2). Os nós estão indicados por letras e abaixo estão os valores do suporte relativo de Bremer (entre colchetes).

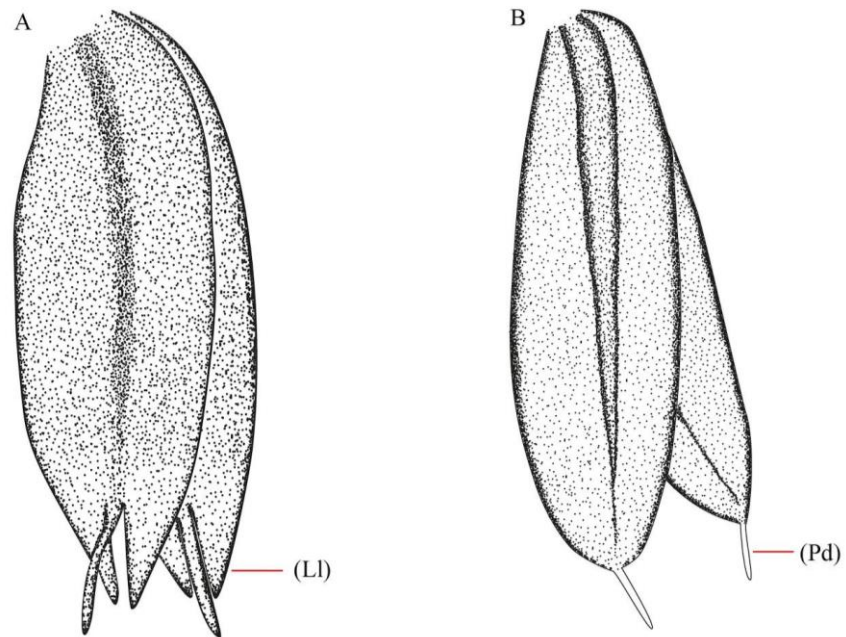


Figura 2. Brânquias de espécies estudadas na análise atual: (A) *Hermanella maculipennis*; (B) *Needhamella ehrhardti*. Ll, lobos laterais; Pd, processo digitiforme. Ilustrações modificadas de Domínguez e Flowers (1989).

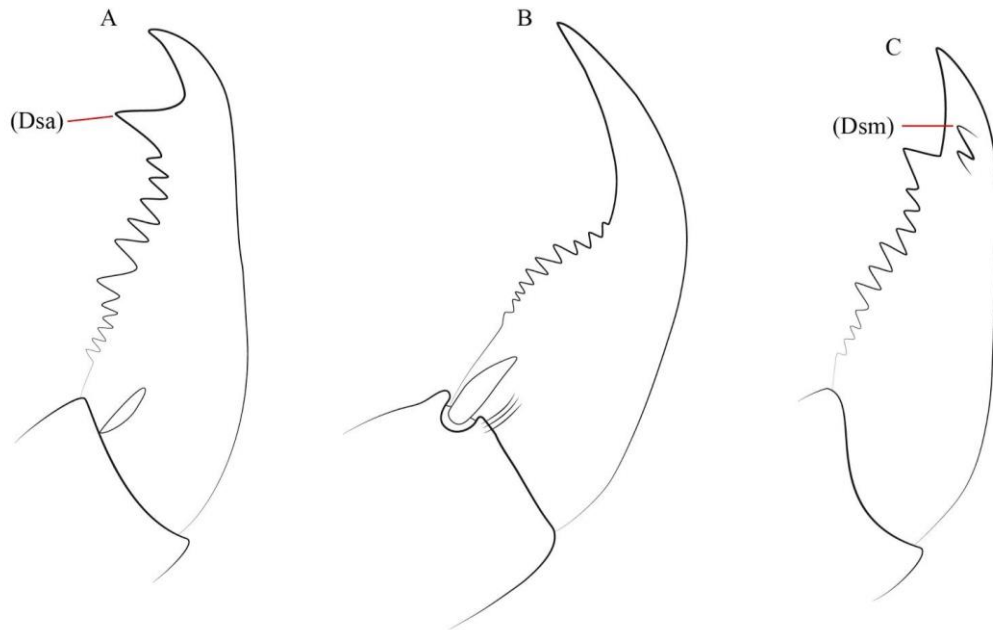


Figura 3. Garra tarsal de espécies estudadas na análise atual: (A) *Hermanella maculipennis*; (B) *Hylister chimaera*; (C) *Needhamella ehrhardti*. Dsa, dentículo subapical largo; Dsm, dentículo submarginal. Ilustrações modificadas de Domínguez e Flowers (1989) e Kluge (2007).

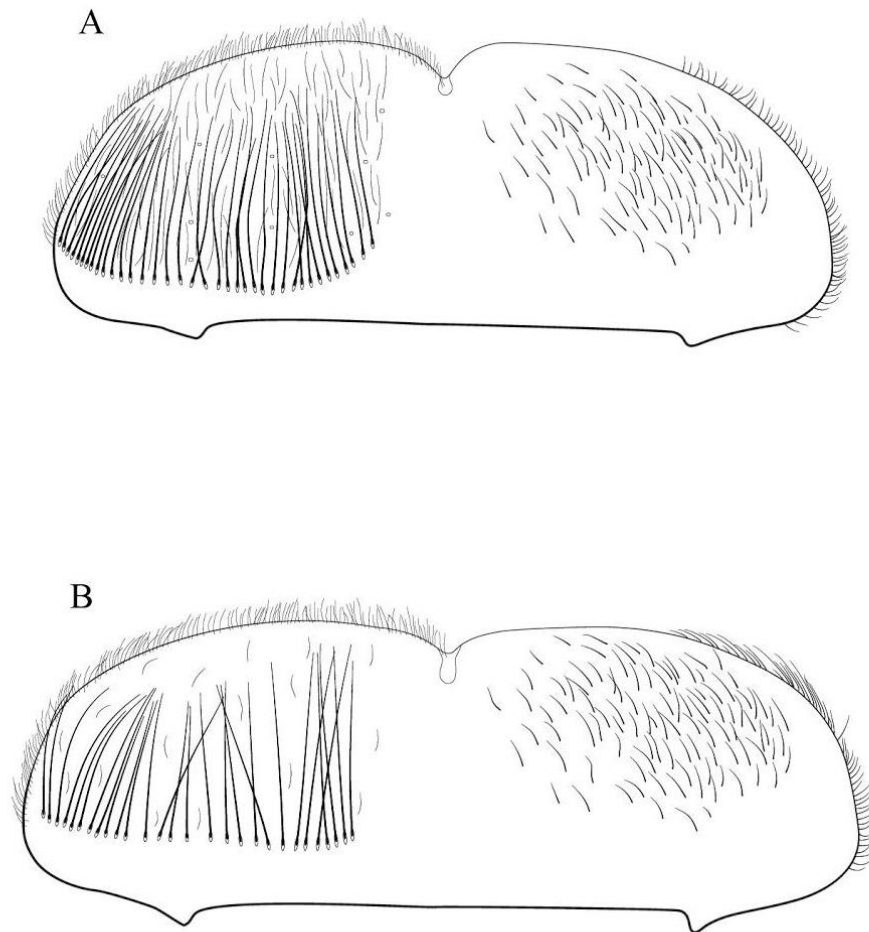


Figura 4. Labro de espécies estudadas na análise atual: (A) *Hermanella maculipennis*; (B) *Needmanella nigra n. comb.*.

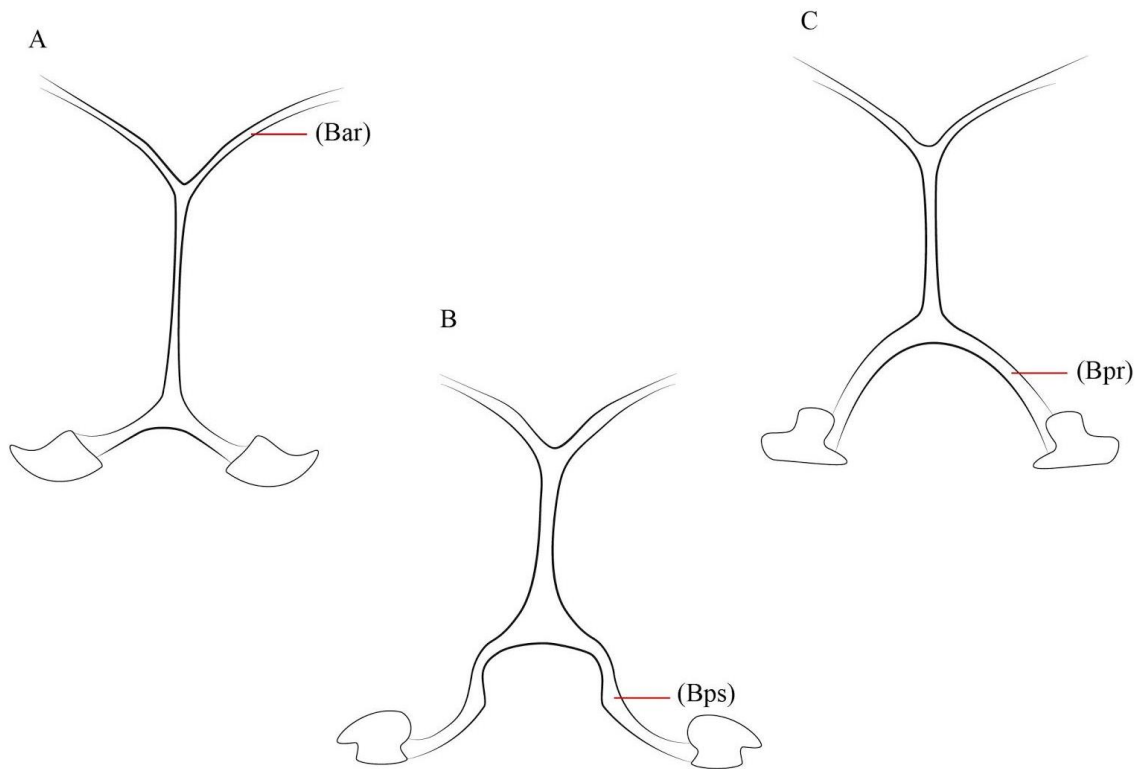


Figura 5. Proesternos de espécies estudadas na análise atual: (A) *Hermanella froehlichii*; (B) *Needhamella nigra* **n. comb.**; (C) *Hylister obliquus*. Bar, braço anterior reto; Bps, braço posterior sinuoso; Bpr, braço posterior reto.

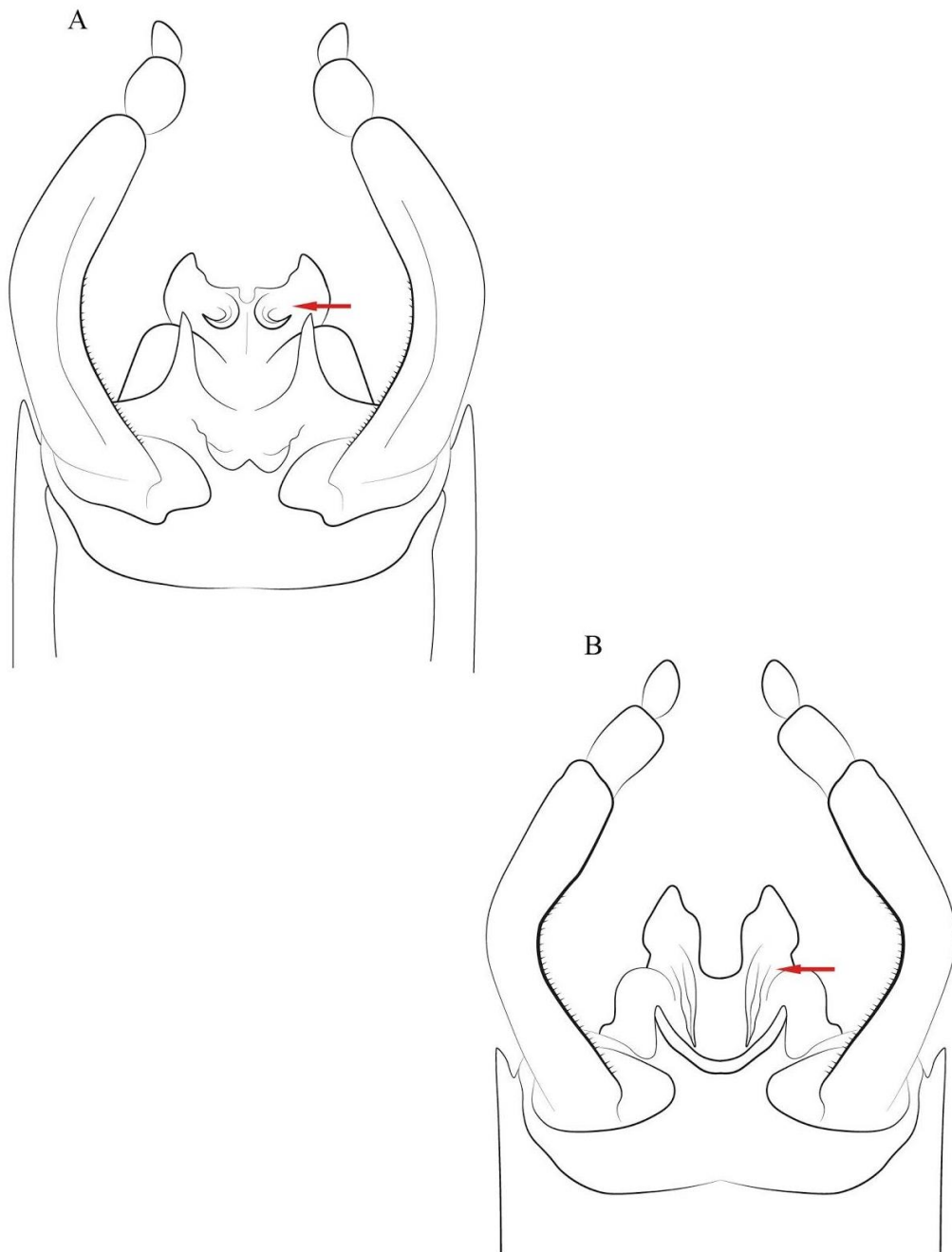


Figura 6. Genitálias de espécies estudadas na análise atual: (A) *Hermanella froehlichii*; (B) *Hermanella amere*. Setas mostrando a orientação do telopênis. Ilustração B modificada de Nascimento e Salles (2013).

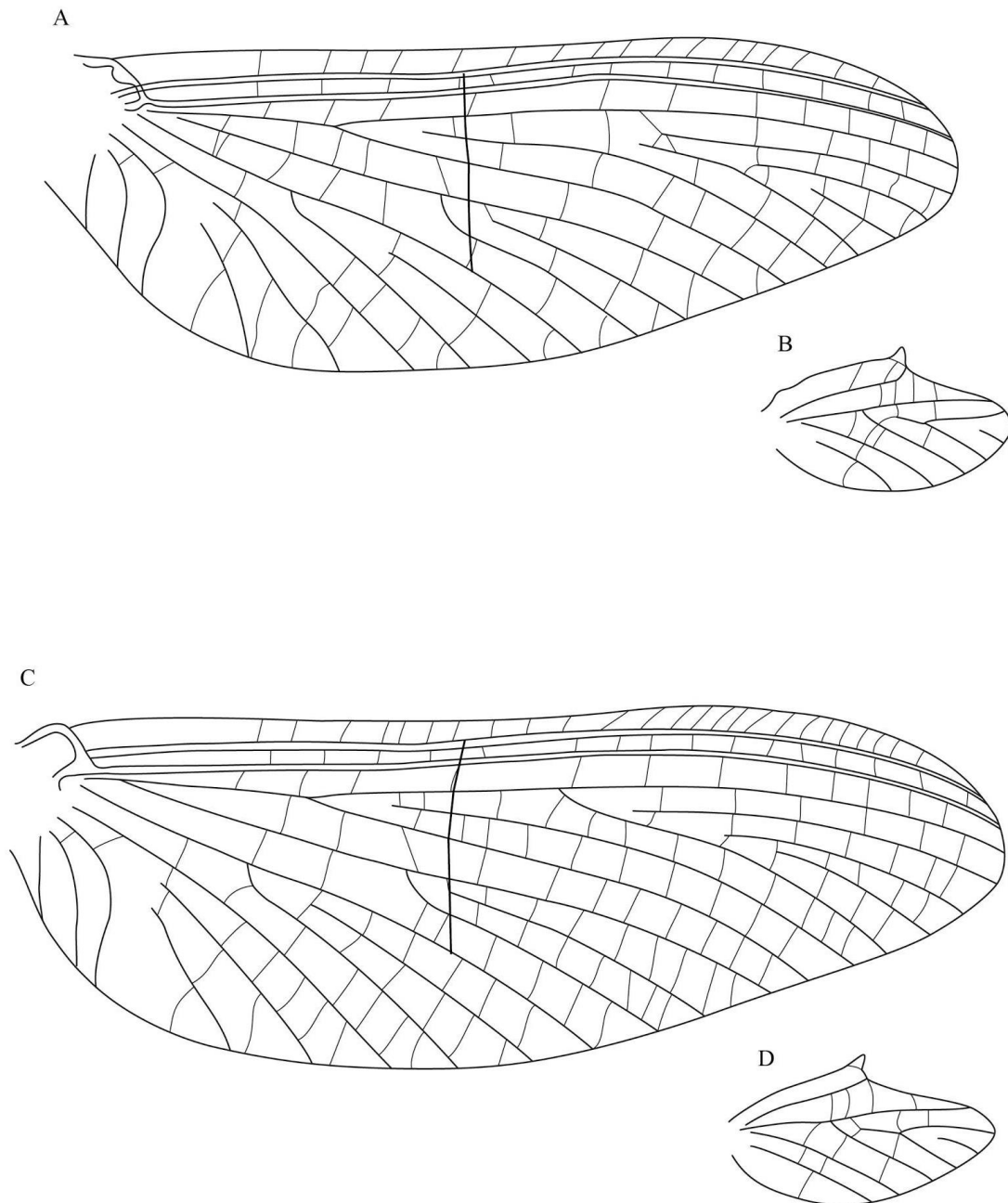


Figura 7. Asas de espécies estudadas na análise atual: (A) asa anterior de *Hermanella froehlichii*; (B) asa posterior de *Hermanella froehlichii*; (C) asa anterior de *Needhamella ehrhardti*; (D) asa anterior de *Needhamella ehrhardti*. Linha mostrando a posição das trajetórias das bulas (linha invisível que conecta as bulas).

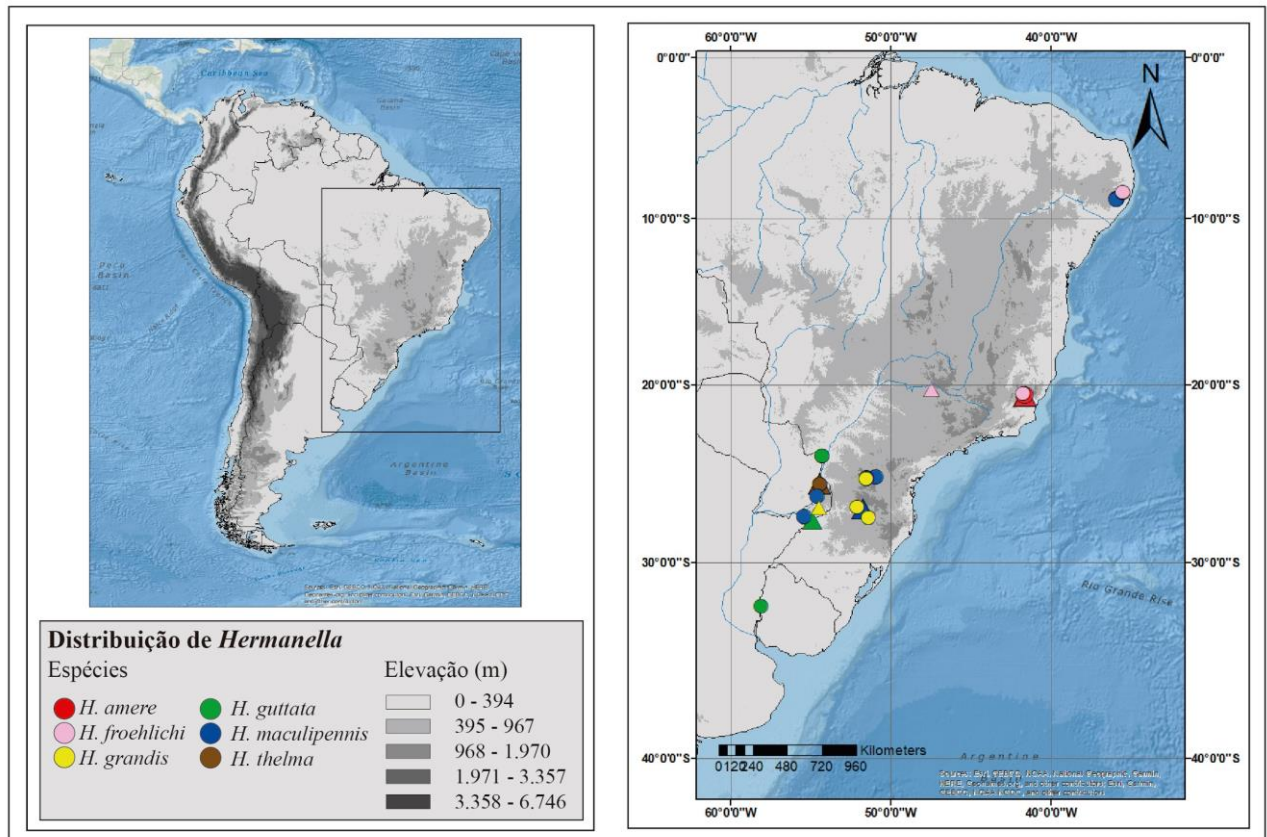


Figura 8. Mapa de distribuição das espécies de *Hermanella*, enfatizando a América do Sul em diferentes tons de cinza (representando as elevações), com círculos mostrando as ocorrências e os triângulos, com suas respectivas cores, destacando a localidade-tipo de cada espécie.

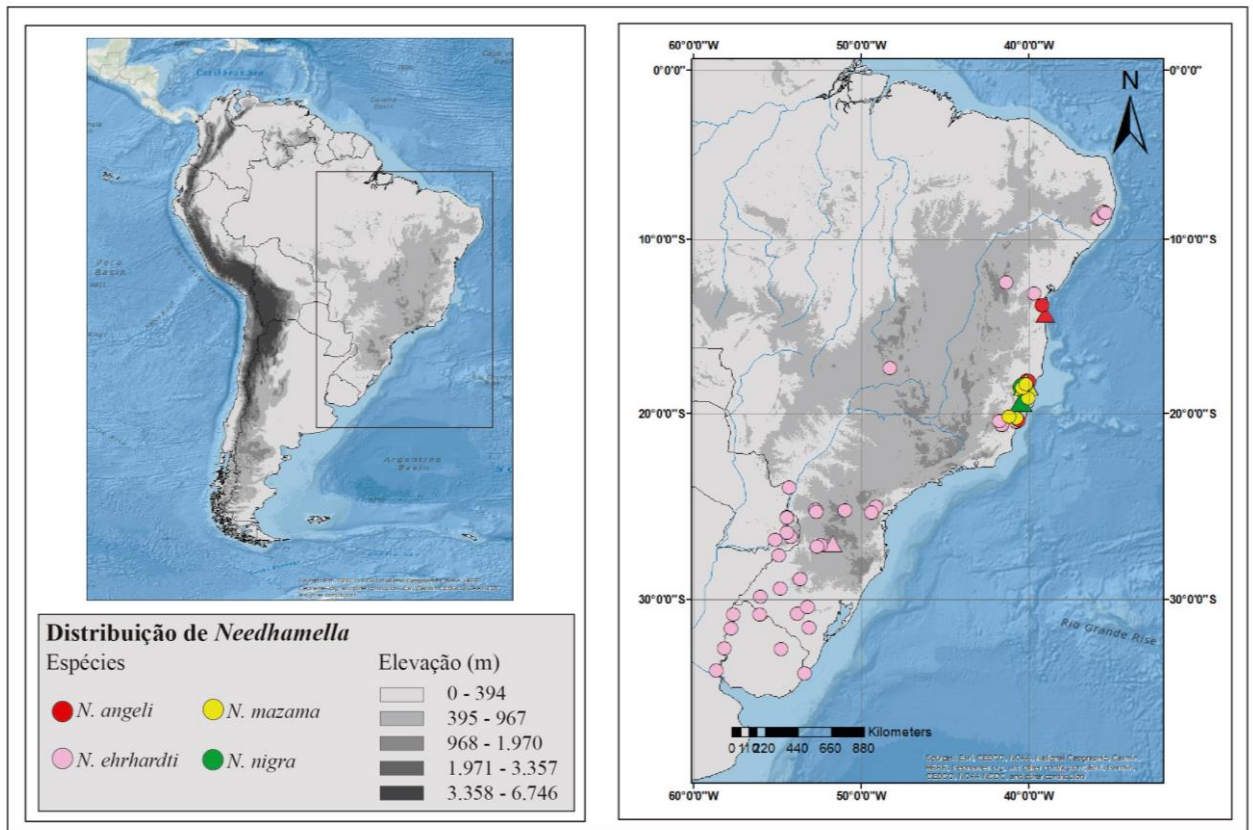
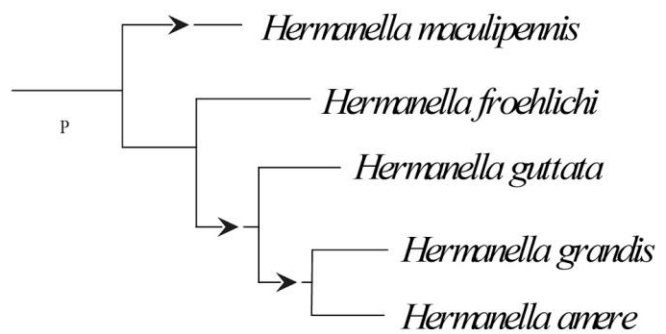
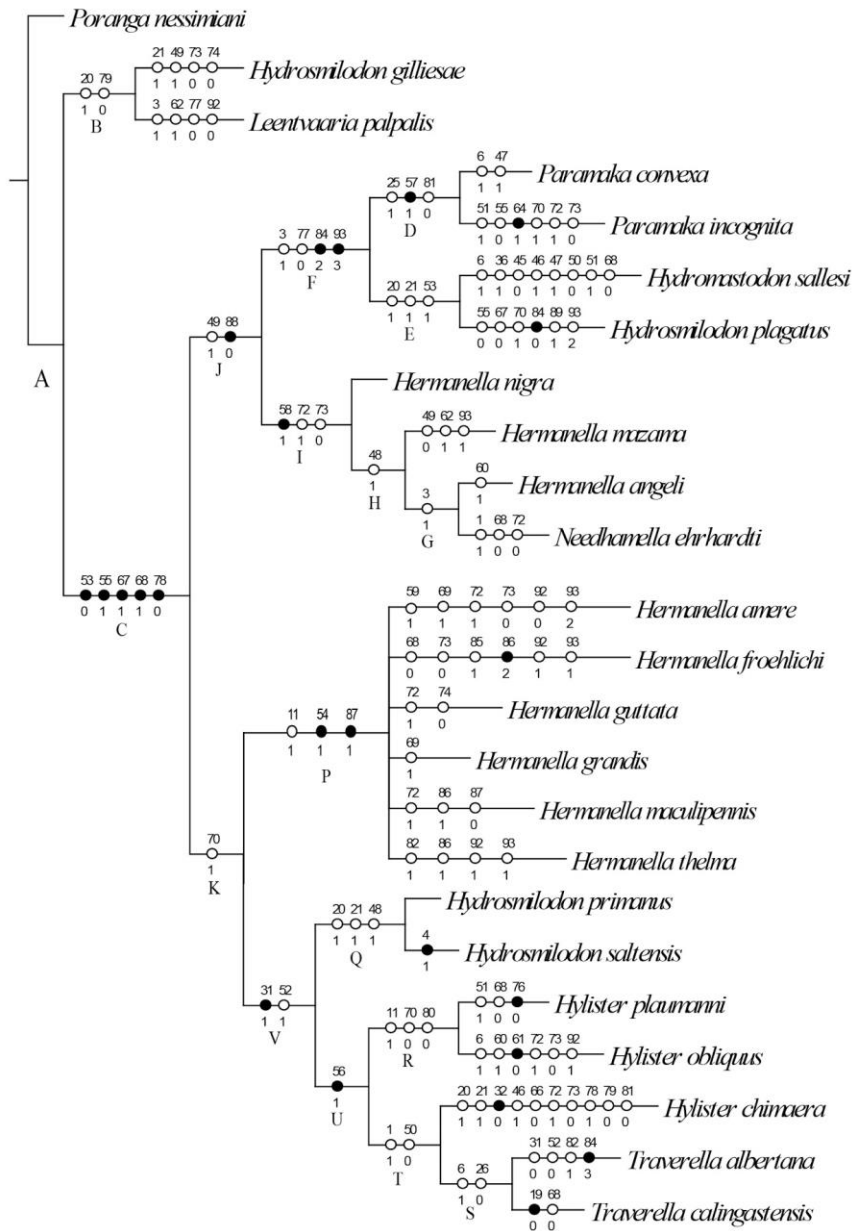


Figura 9. Mapa de distribuição das espécies de *Needhamella*, enfatizando a América do Sul em diferentes tons de cinza (representando as elevações), com círculos mostrando as ocorrências e os triângulos, com suas respectivas cores, destacando a localidade-tipo de cada espécie.

APÊNDICE 1



Consenso estrito da hipótese filogenética com os caracteres mapeados $k=3$ (números acima das ramificações são os caracteres e abaixo são os estados do caráter, veja Tabela 2). Os nós estão indicados por letras. Destaque para o clado P, indicando com setas as possíveis posições de *He. thelma* na árvore.

APÊNDICE 2

The morphology of the eggs in the *Hermanella* complex (Ephemeroptera: Leptophlebiidae)

Thayna da Silva Raymundo^{1,2,*}

¹*Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900, Viçosa, MG, Brazil*

²*Museu de Entomologia, Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900, Viçosa, MG, Brazil*

*Corresponding author: E-mail: thayna.raymundo@ufv.br (T.S. Raymundo)

Orcid: 0000-0001-9889-5663

Jéssica Letícia Abreu Martins^{1,3}

¹*Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900, Viçosa, MG, Brazil*

³*Laboratório de Controle Biológico, Epamig Sudeste, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brazil*

E-mail: jessica.abreu@ufv.br

Douglas da Silva Ferreira^{1,2}

¹*Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900, Viçosa, MG, Brazil*

²*Museu de Entomologia, Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900, Viçosa, MG, Brazil*

E-mail: douglas.s.ferreira@ufv.br

Maísa de Carvalho Gonçalves^{1,2}

¹*Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900, Viçosa, MG, Brazil*

²*Museu de Entomologia, Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900, Viçosa, MG, Brazil*

E-mail: maisa.goncalves@ufv.br

José Eduardo Serrão^{1,4}

¹Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900, Viçosa, MG, Brazil

⁴Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brazil

E-mail: jeserrao@ufv.br

Frederico Falcão Salles^{1,2}

¹Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900, Viçosa, MG, Brazil

²Museu de Entomologia, Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900, Viçosa, MG, Brazil

E-mail: frederico.salles@ufv.br

Abstract

The *Hermanella* complex is a well-established monophyletic group of Hagenulinae mayflies, but the phylogenetic relationships among its members are still being discussed. In order to fill some gaps in the taxonomy of this group we describe, for the first time, the eggs of eight species of this complex (*Hermanella amere*, *Hermanella mazama*, *Hydromastodon sallesi*, *Hydrosmilodon gilliesae*, *Hydrosmilodon plagatus*, *Leentvaaria palpalis*, *Paramaka incognita*, *Paramaka* sp.) using scanning electron microscopy, including some important members whose generic allocation have been questioned. The egg morphology in these eight species of *Hermanella* complex and their similarities with other species of the complex are discussed.

KEY WORDS: Chorion; Hagenulinae; Mayfly; Taxonomy

Introduction

The mayflies of the *Hermanella* complex, or Hermanellognatha, form a monophyletic clade of Hagenulinae (Ephemeroptera, Leptophlebiidae) with nymphs showing specialized filtering mouthparts, such as enlarged labrum, and rows of long setae on maxillae and labium (Domínguez and Flowers, 1989; Kluge, 2007). These insects have a wide distribution in the Neotropical region, with some representatives extending to the Nearctic region (Flowers and Domínguez, 1991).

The *Hermanella* complex was defined by Domínguez and Flowers (1989) and since then new genera and several new species have been described in this group. To date, approximately 40 species belong to this complex, including the genera *Hermanella* Needham and Murphy (1924), *Hydromastodon* Polegatto and Batista (2007), *Hydrosmilodon* Flowers and Domínguez (1992), *Hyliaster* Domínguez and Flowers (1989), *Leentvaaria* Demoulin (1966), *Needhamella* Domínguez and Flowers (1989), *Paramaka* Savage and Domínguez (1992), and *Traverella* Edmunds (1948).

Although taxonomic and phylogenetic studies about this group have increased considerably (e.g. Domínguez et al., 2001; Domínguez and Cuezco, 2002; Sartori, 2005 Lima et al., 2012), some relationships are poorly understood. The monophyly of *Hydrosmilodon* was discussed by Sartori (2005), whereas Kluge (2007) suggest an unique genus, *Hermanella*, with five subgenera, with *Hydrosmilodon* and *Paramaka* as junior synonyms of *Needhamella* (a view not followed by Nascimento and Salles 2013). Monjardim et al. (2020) have also found *Hydrosmilodon* as polyphyletic and, surprisingly, *Hydromastodon* was not recovered together with other genera of the *Hermanella* complex.

In a cladistic analysis performed by Domínguez and Cuezco (2002), based on 5 genera and 11 OTU's (operational taxonomic units), egg characters were included in order to test their value to the analysis. The genera *Leentvaaria* and *Paramaka* were not included, while *Hydromastodon* was not described by that time. In this study, the monophyly of the *Hermanella* complex was supported with new synapomorphies, including chorion sculptures, showing that egg characters are important in phylogenetic studies for the group.

Considering that egg features are useful to understand the phylogeny of the *Hermanella* complex, data from additional species and genera may be useful to fill some gaps in future cladistics analysis. This study describes the chorion sculpture in the eggs of eight species from

the *Hermanella* complex belonging to five genera, including *Leentvaaria*, *Paramaka*, and *Hydromastodon*.

Materials & Methods

The insects (preserved in 80% ethanol) were obtained from collection kept in the Museu de Entomologia da Universidade Federal de Viçosa (UFVB), Brazil and identified with aid of taxonomic keys and comparison with original descriptions (Polegatto and Batista, 2007; Lima et al., 2012; Nascimento and Salles, 2013; Domínguez et al., 2014; Salles et al., 2016). The eggs were removed from the abdomen of mature nymphs or adult females of eight species from five genera. The eggs were transferred to 90% ethanol for 15 min, hexamethyldisilazane for 10 min and air dried. Then the samples were fixed onto aluminum stubs, gold covered (20 nm thickness) and analyzed with a LEO VP1430 Scanning Electron Microscope at 15 kV in Núcleo de Microscopia e Microanálise, Universidade Federal de Viçosa (UFV). Terminology used for egg descriptions follows Koss and Edmunds (1974).

Results

Hermanella amere Nascimento & Salles, 2013 (Figs. 1a–b).

Egg size: 138–143 μm in length, 50–100 μm in width. General shape prismatic (Fig. 1a), pentagonal in cross section (Fig. 1b). Both polar regions concave. Chorion surface smooth or with small granules (Figs. 1a). Several knob-terminated coiled threads (KCT) in the concave polar region (Fig. 1b). Micropyle not visible.

Material examined. Imago: Brazil, Espírito Santo State, Ibitirama, Cachoeira do Firmino, Rio Santa Clara, 20° 35' 04" S / 41° 38' 32" W, 720 m, 04.iv.2016, light trap, Ceunes col.

Hermanella mazama (Nascimento, Mariano & Salles, 2012) in Lima et al. (2012) (Figs. 1c–d).

Egg size: 124–127 μm in length, 55–115 μm in width. General shape prismatic with a concave polar region (Fig. 1c), hexagonal in cross section (Fig. 1d), one concave and other convex with some KCTs (Fig. 1c) and the other concave (Fig. 1d). Chorion surface smooth. Micropyle not visible.

Material examined. Subimago: Brazil, Espírito Santo State, Nova Venécia, Patrimônio do Bis, Rio Cotaxé, 18° 33' 27.5" S / 40° 20' 06.5" W, 20-21.xi.2012, pensilvania trap, E.M. Rozário, M.C. Gonçalves and K.B. Angeli cols.

Hydromastodon sallesi Pollegato & Batista, 2007 (Fig. 1e).

Egg size: 120–136 µm in length, 67–124 µm in width. General shape prismatic, with one polar region convex, the other concave (Fig. 1e). Chorion surface smooth or with very fine small granules. KCTs distributed along a ring at the equatorial region and scattered in the on polar concave surface (Fig. 1e). Micropyle not visible.

Material examined. Nymph: Brazil, Rondônia State, Nova Londrina, Rio Urupá, 11° 02' 05" N / 62° 08' 34" W, 182 m, 02.ix.2012, N. Hamada col.

Hydrosmilodon gilliesae Thomas & Péru, 2004, in Thomas et al. (2004) (Fig. 1f).

Egg size: 83–105 µm in length, 67–124 µm in width. General shape prismatic (Fig. 1f), quadrangular in cross section. Both polar regions flattened (Fig. 1f). Chorion surface smooth or with very fine small granules and KCTs regularly distributed on whole egg surface.

Micropyle not visible.

Material examined. Imago: Brazil, Roraima State, Caracará, Cachoeira Bem Querer, 01° 55' 48.3" N / 61° 00' 09.2" W, 71 m, 14.iii.2014, light trap, F.F. Salles col.

Hydrosmilodon plagatus Lima, Nascimento & Salles, 2012 (Figs. 2a–c).

Egg size: 195–200 µm in length, 125–135 µm in width. General shape oval, triangular in cross section (Figs. 2a–b). Polar regions flattened. Chorion surface with longitudinal costate and KCTs restricted to the polar regions (Figs. 2b–c). Circular area *circa* 35 µm in diameter delimited by a narrow KCTs collar (Fig. 2b). Two micropyle in the equatorial area (Fig. 2a). Internal diameter of the micropyle 3–4 µm. Circular opening micropyle smooth (Fig. 2a).

Material examined. Subimago: Brazil, Espírito Santo State, Nova Venécia, Rio Cricaré, 18° 39' 51.4" S / 40° 30' 44.9" W, 74 m, 18-19.ii.2013, pensilvania trap, E.M. Rozário, M.C. Gonçalves and K.B. Angeli cols.

Leentvaaria palpalis Demoulin, 1966 (Fig. 2d).

Egg size: 90–100 µm in length, 63–77 µm in width. General shape prismatic (Fig. 2d), pentagonal to hexagonal in cross section. Polar and lateral regions concave (Fig. 2d). Chorion

surface smooth or with very fine small granules. KCTs regularly distributed on whole egg surface, granulated. Each KCT rounded with wrinkles (Fig. 2d). Micropyle not visible.

Material examined. Imago: Brazil, Roraima State, Caracaraí, Cachoeira Bem Querer, 01° 55' 48,3" N / 61° 00' 09.2" W, 71 m, 09.ii.2007, light trap.

Paramaka incognita Domínguez, Grillet, Nieto, Molineri & Guerrero, 2014 (Figs. 3a–b).

Egg size: 110–115 µm in length, 96–115 µm in width. General shape prismatic, circular to hexagonal in cross section (Figs. 3a). One polar region convex, the other concave. Chorion surface smooth. KCTs distributed along a ring at the equatorial region (Fig. 3a) and regularly distributed on concave polar region (Fig. 3b). Micropyle not visible.

Material examined. Imago: Brazil, Roraima State, Pacaraíma, Igarapé Miangue, 04.xi.2016, F.F. Salles and R. Boldrini, cols.

Paramaka sp. (Figs. 3c–d).

Egg size: 123–133 µm in length, 96–124 µm in width. General shape prismatic, circular to hexagonal in cross section (Figs. 3c–d). One polar region convex, the other concave. Chorion surface smooth. KCTs in the concave polar region (Fig. 3d). Circular area *circa* 110 µm in diameter delimited by a narrow, continuous, irregular KCT collar (Fig. 3c). Micropyle not visible.

Material examined. Nymph: French Guiana, Takaritante, 04° 37' 18.6" N / 52° 55' 38.2", 35 m, 01-04.xi.2016, E. Domínguez and S. Clavier, cols.

Discussion

The general morphology of the eggs of the *Hermanella* complex was initially investigated by Domínguez and Flowers (1989), and since then some characteristics have been often encountered, such as polar regions flattened or slightly concave, terminal knobs of KCTs elevated above coiled thread, and a supraequatorial micropyle (Domínguez and Cuezco 2002). The most of these characteristics are also present in the species here analyzed.

The eggs of *He. amere* and *He. mazama* with KCTs restricted to the polar egg region are similar to those found in *Hermanella thelma* Needham & Murphy and *Hermanella froehlichii* Ferreira & Domínguez (Figs. 1b and 3a in Domínguez and Cuezco 2002). However, this feature is not exclusive for the genus because it also occurs in *Hylister plaumanni* Domínguez & Flowers (Domínguez and Flowers 1989), *Paramaka* and *Hydromastodon* (present study). The general pattern of the eggs of *L. palpalis* with KCTs regularly distributed on the whole egg surface and prismatic shape are also found in species of other genera, for example *He.*

guttata Domínguez & Flowers, *N. ehrhardti* (Ulmer), *Hs. saltensis* Flowers & Domínguez (Domínguez and Cuezco 2002), and *Hs. gilliesae* (present study). In phylogenetic studies *Leentvaaria* has been claimed as the sister group of *Needhamella ehrhardti* (Domínguez et al., 2001) or *Hs. gilliesae* (Sartori, 2005). Salles et al. (2016) stated that some characteristics of the imago of *L. palpalis* are also found in *Hs. gilliesae*, suggesting that they are probably closely related, which is also suggested by the similar eggs features found here.

The chorion sculpture in the eggs of *Hs. gilliesae* is also similar to that found in *Hs. saltensis*, except for the occurrence of granulated bumps in the later (Domínguez and Cuezco, 2002). The egg morphology of *Hs. plagatus* is different from the general pattern found in other *Hydrosmilodon* species, and even in the *Hermanella* complex, what gives additional evidence to the non-monophyletic nature of *Hydrosmilodon* (see Salles et al., 2016).

We also presented the first egg description for *Paramaka* (*P. sp.* and *P. incognita*), and for *Hydromastodon* (*Hm. sallesi*). The eggs of these species are similar, with circular-shape, hexagonal in cross section, one polar region concave with KCTs and the other convex, smooth. *Paramaka incognita* and *Hm. sallesi* have also KCT distributed along an equatorial ring, a characteristic not found in any other representative of the *Hermanella* complex. Further studies are still necessary to verify if these are closely related genera.

This study describes for the first time the eggs of *Leentvaaria*, *Paramaka*, *Hydromastodon* and of additional species in *Hydrosmilodon* and *Hermanella*. Overall, our findings provide new data with potential to enhance the knowledge about the systematics of the *Hermanella* complex.

Acknowledgments

We are grateful to Laboratório de Ultraestrutura Celular and to Núcleo de Microscopia e Microanálise of Universidade Federal de Viçosa (UFV) for the support in carrying out this research. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) to TSR (process # 88882.349605/2019-01), to JLAM (process # 88882.349600/2019-01), to DSF (process # 88887.372018/2019-00), to MCG (process # 88887.371937/2019-00) and by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) to FFS (processes # 305847/2015-5 and 309666/2019-8).

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Author contributions

TSR conceived the research, make the egg descriptions, improve the images and wrote the document. JLAM supported the egg descriptions and helped the work in the laboratory. DSF made the plates, supported the laboratory work and made the measures of the eggs. MCG helped to describe the eggs. JES facilitated the optic equipment for took the SEM micrographs, improved the eggs descriptions and the final version of this paper. FFS improved the introduction and discussion of the document. All authors critically reviewed the manuscript and accepted the final version of this paper.

References

- Demoulin, G., 1966. Contribution à l'étude des Ephéméroptères du Surinam. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturalles de Belgique. 42, 1–22.
- Domínguez, E., Cuezco, M.G., 2002. Ephemeroptera egg chorion characters: a test of their importance in assessing phylogenetic relationships. *Journal of Morphology*. 253, 148–165. <https://doi.org/10.1002/jmor.1117>.
- Domínguez, E., Ferreira, M.J, Nieto, C., 2001. Redescription and phylogenetic relationships of *Leentvaaria* Demoulin (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). In: Domínguez, E. (ed.), *Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera*, Kluwer Academic/Plenun Publishers, New York, 313–320. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1257-8_35.
- Domínguez, E., Flowers, R.W., 1989. A revision of *Hermanella* and related genera (Ephemeroptera: Leptophlebiidae; Atalophlebiinae) from Subtropical South America. *Annals of the Entomological Society of America*. 82, 555–573. <https://doi.org/10.1093/aesa/82.5.555>.
- Domínguez, E., Grillet, M.E., Nieto, C., Molineri, C., Guerrero, E., 2014. Ephemeroptera from the Venezuelan Guayana's Uplands: Families Leptophlebiidae, Euthyplociidae and Oligoneuriidae. *Zootaxa*. 3827 (3), 301–317. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3827.3.1>.
- Edmunds, G.F.Jr., 1948. A new genus of mayflies from western North America (Leptophlebiinae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 61, 141–148.

- Flowers, R.W., Domínguez, E., 1991. Preliminary cladistics of the *Hermanella* complex (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). In: Alba-Tercedor, J., Sanchez-Ortega, A. (Eds.), Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera. Sandhill Crane Press, Gainesville, 49–62.
- Flowers, R.W., Domínguez, E., 1992. New genus of Leptophlebiidae (Ephemeroptera) from Central and South America. *Annals of the Entomological Society of America*. 85, 655–661. <https://doi.org/10.1093/aesa/85.6.655>.
- Gaino, E., Mazzini, M., Sartori, M., 1993. Comparative analysis of the chorionic pattern in *Habroleptoides* species (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). *Italian Journal of Zoology*. 60, 155–162. <https://doi.org/10.1080/11250009309355805>.
- Kluge, N.J., 2007. A new taxon Hermanellonota, or subtribe Hermanellini subtr.n. (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Hagenulini), with description of three new species from Peruvian Amazonia. *Russian Entomological Journal*. 16 (4), 127–137.
- Koss, R.W., Edmunds, G.F., 1974. Ephemeroptera eggs and their contribution to phylogenetic studies of the order. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 55, 267–349.
- Lima, L.R.C., Nascimento, J.M.C., Mariano, R., Pinheiro, U.S., Salles, F.F., 2012. New species and new records of *Hermanella* complex (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Eastern Brazilian Coast. *Annales de Limnologie*. 48, 201–213. <https://doi.org/10.1051/limn/2012011>.
- Monjardim, M., Paresque, R., Salles, F.F., 2020. Phylogeny and classification of Leptophlebiidae (Ephemeroptera) with an emphasis on Neotropical fauna. *Systematic Entomology*. 45, 415–429. <https://doi.org/10.1111/syen.12402>.
- Nascimento, J.M.C., Salles, F.F., 2013. New species of *Hermanella* complex (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from brazilian atlantic forest. *Zootaxa*, 3718 (1), 001–027. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.3718.1.1>.
- Needham, J.G., Murphy, H.E., 1924. Neotropical mayflies. *Bulletin of the Lloyd Library Number 24, Entomological Series*. 4, 1–79.

Polegatto, C.M., Batista, J.D., 2007. *Hydromastodon sallesi*, new genus and new species of Atalophlebiinae (Insecta: Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from West and North of Brazil, and notes on systematics of *Hermanella* group. *Zootaxa*. 1619, 53–60.

Salles, F.F., Dominguez, E., Mariano, R., Paresque, R., 2016. The imagos of some enigmatic members of the *Hermanella* complex (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). *ZooKeys*. 625, 45–66. <https://doi.org/10.3897/zookeys.625.9874>.

Savage, H.M., Domínguez, E., 1992. A new genus of Atalophlebiinae (Ephemeroptera, Leptophlebiidae) from northern South America. *Aquatic Insects*. 14, 243–248. <http://doi.org/10.1080/01650429209361489>.

Sartori, M., 2005. A new species of the genus *Paramaka* Savage & Domínguez, 1992 with some comments on related genera (Ephemeroptera, Leptophlebiidae, Atalophlebiinae). *Studies on Neotropical Fauna & Environment*. 40 (3), 237–245. <http://doi.org/10.1080/01650520500208481>.

Thomas, A., Boutonnet, J., Péru, N., Horeau, V., 2004. Les Éphémères de la Guyane Française. 9. Descriptions d'*Hydrosmilodon gilliesae* n. sp. et d'*H. miki* n. sp. (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). *Ephemera*. 4, 65–80.

Figure legends

Figure 1. *Hermanella amere* **a:** General shape of egg. **b:** Knob-terminated coiled threads (arrow) concentrated only on the concave polar region. *Hermanella mazama* **c:** Chorionic surface smooth and general shape prismatic of the egg with concave and convex (arrowhead) polar region. **d:** Knob-terminated coiled threads (arrow) restricted to the concave polar region. *Hydromastodon sallesi* **e:** General shape, with knob-terminated coiled threads (arrows) distributed ring-like in the middle egg region and regularly distributed on the concave polar region. *Hydrosmilodon gilliesae* **f:** General shape of egg with knob-terminated coiled threads (arrow) regularly distributed on the surface. Scale bars: 10 μm .

Figure 2. *Hydrosmilodon plagatus* **a:** General shape of egg with micropyles (arrowheads). **b:** Circular area *circa* 35 μm in diameter delimited by a narrow knob-terminated coiled threads collar (arrow). **c:** Knob-terminated coiled threads (arrow) restricted to the polar regions. *Leentvaaria palpalis* **d:** General shape of egg and knob-terminated coiled threads (arrow) regularly distributed on the whole surface. Scale bars: 10 μm .

Figure 3. *Paramaka incognita* **a:** General shape of egg with knob-terminated coiled threads (arrow) ring-like in the middle egg region. **b:** Knob-terminated coiled threads (arrow) regularly distributed to the concave polar region. *Paramaka* sp. **c:** General shape and chorionic surface smooth of the egg. **d:** Knob-terminated coiled threads (arrow) restricted to the polar regions. Scale bars: 10 μm .

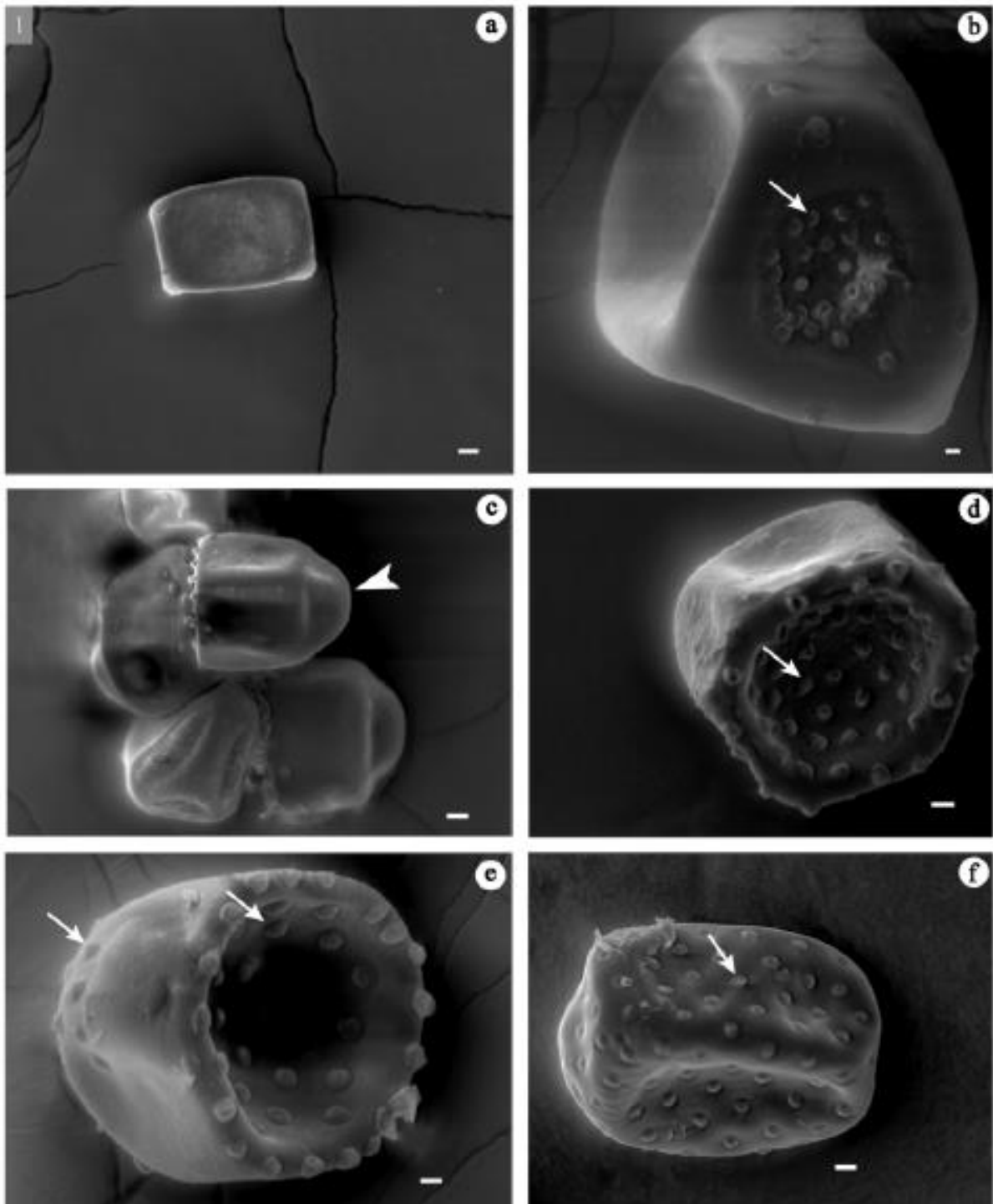


Figure 1. *Hermanella amere* **a:** General shape of egg. **b:** Knob-terminated coiled threads (arrow) concentrated only on the concave polar region. *Hermanella mazama* **c:** Chorionic surface smooth and general shape prismatic of the egg with concave and convex (arrowhead) polar region. **d:** Knob-terminated coiled threads (arrow) restricted to the concave polar region. *Hydromastodon sallesi* **e:** General shape, with knob-terminated coiled threads (arrows) distributed ring-like in the middle egg region and regularly distributed on the concave polar region. *Hydrosmilodon gilliesae* **f:** General shape of egg with knob-terminated coiled threads (arrow) regularly distributed on the surface. Scale bars: 10 μ m.

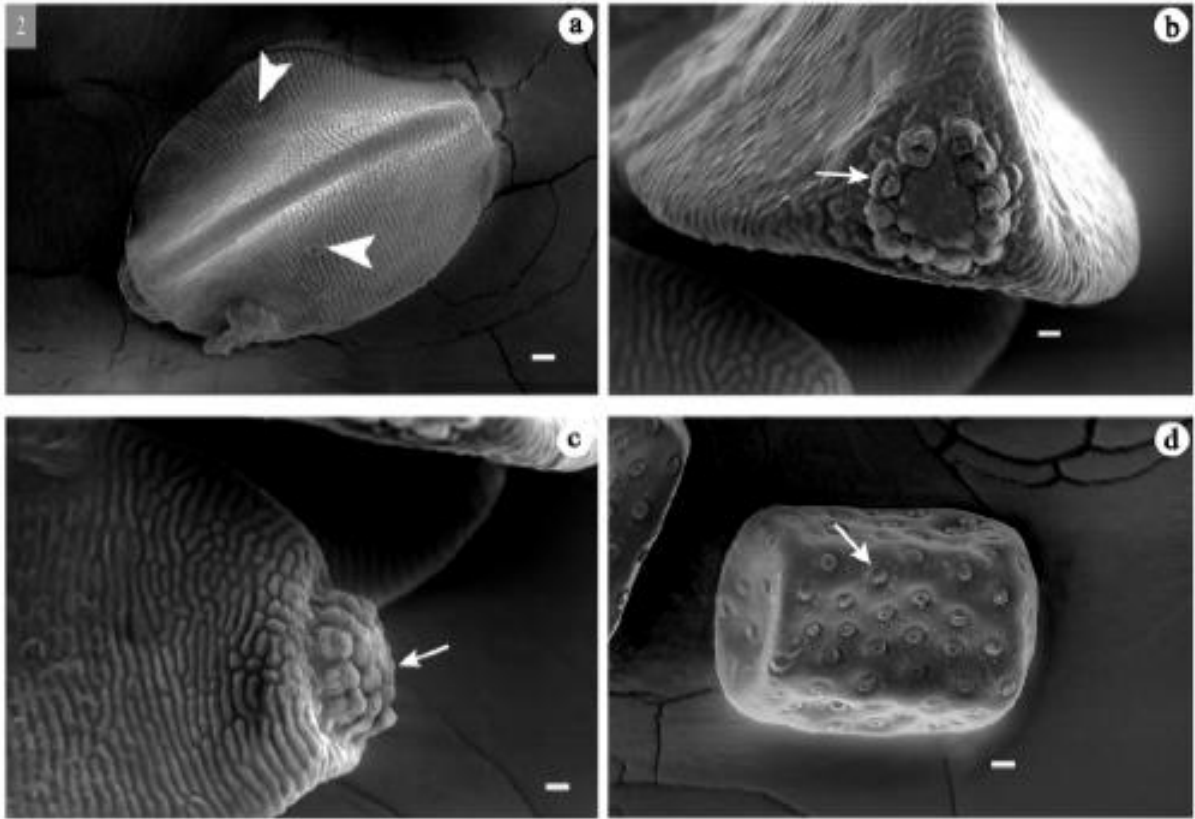


Figure 2. *Hydrosmilodon plagatus* **a:** General shape of egg with micropyles (arrowheads). **b:** Circular area *circa* 35 μm in diameter delimited by a narrow knob-terminated coiled threads collar (arrow). **c:** Knob-terminated coiled threads (arrow) restricted to the polar regions. *Leentvaaria palpalis* **d:** General shape of egg and knob-terminated coiled threads (arrow) regularly distributed on the whole surface. Scale bars: 10 μm .

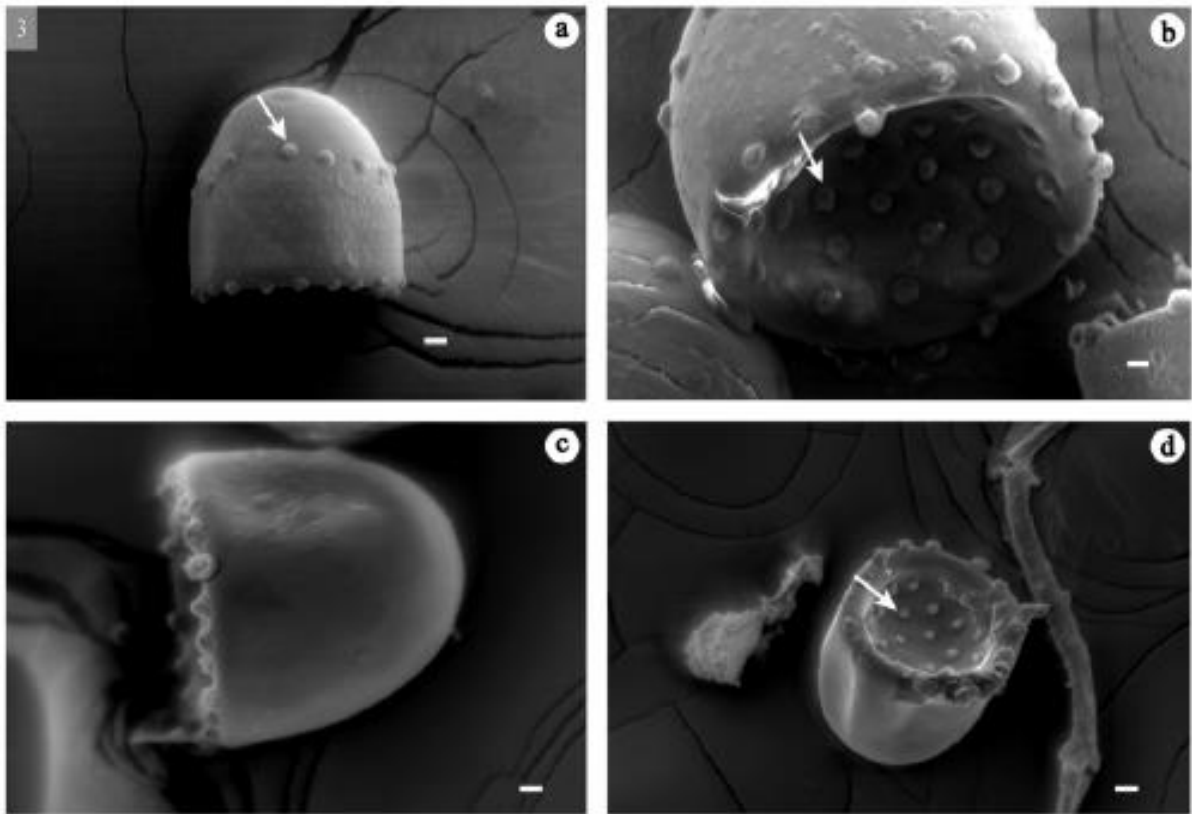


Figure 3. *Paramaka incognita* **a:** General shape of egg with knob-terminated coiled threads (arrow) ring-like in the middle egg region. **b:** Knob-terminated coiled threads (arrow) regularly distributed to the concave polar region. *Paramaka* sp. **c:** General shape and chorionic surface smooth of the egg. **d:** Knob-terminated coiled threads (arrow) restricted to the polar regions. Scale bars: 10 μ m.