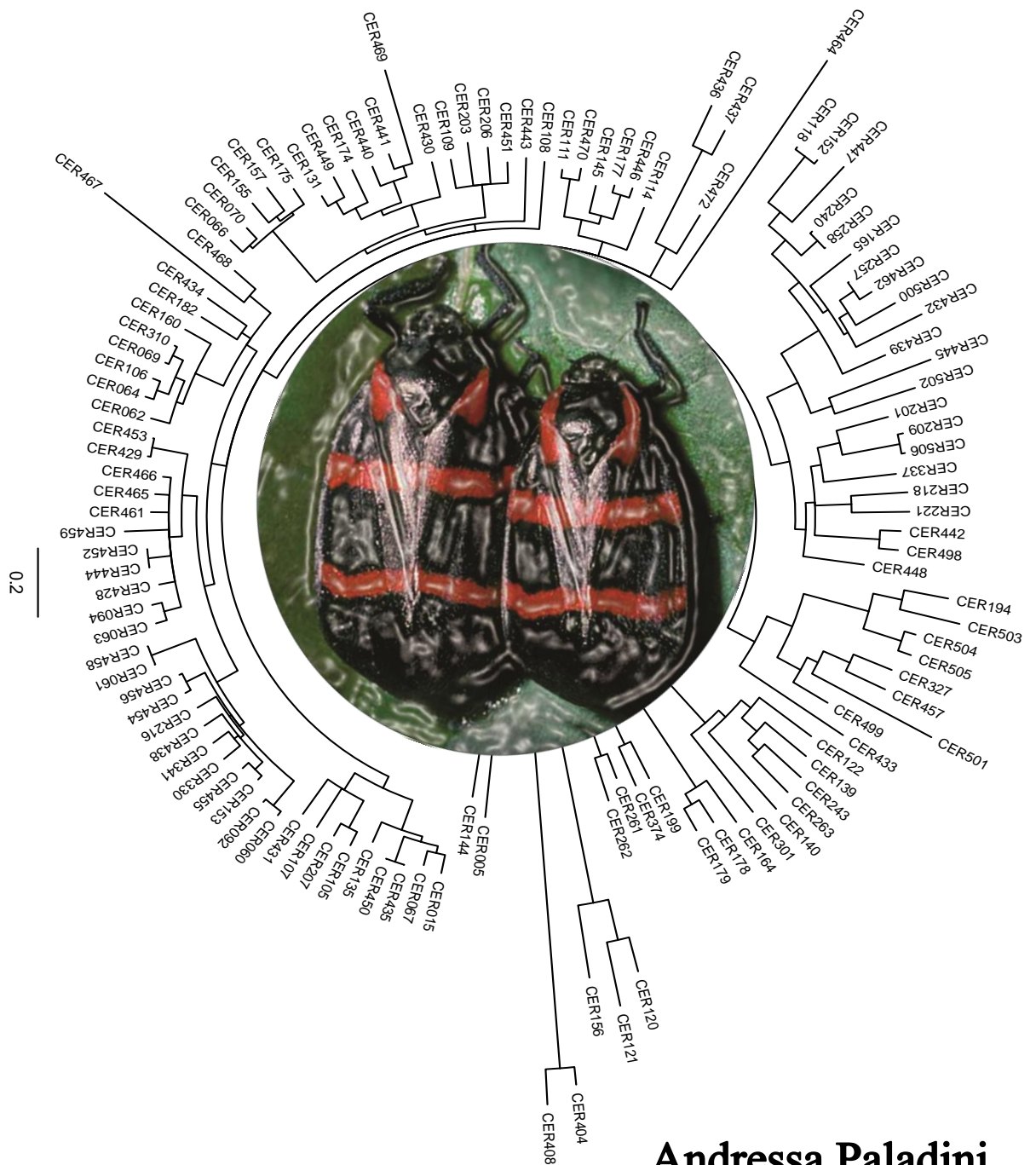


# Filogenia dos Cercopídeos Neotropicais

Novas perspectivas na classificação dos cercopídeos Neotropicais baseadas em análises morfológica, molecular e combinada.



Andressa Paladini

Curitiba, 2012

ANDRESSA PALADINI

Filogenia dos Cercopídeos Neotropicais (Hemiptera, Cercopidae, Tomaspidinae).

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências.

Orientador: Prof. Dr. Rodney Ramiro Cavichioli.

Curitiba, 2012

*Àqueles que não mais  
estão comigo  
E a todos que de uma  
forma ou de outra me  
fizeram sorrir  
Dedico.*

*“...então não gosta de todos os insetos?”  
continuou o mosquito, tranquilo como se nada  
tivesse acontecido.*

*“Gosto deles quando sabem falar” disse Alice.  
“Lá de onde eu venho, nenhum deles jamais  
falou.”*

*“Que tipo de inseto lhe agrada mais, lá de onde  
você vem?” O mosquito indagou.*

*“Insetos não me agradam” Alice explicou.*

*“Porque tenho bastante medo deles...pelo menos  
dos grandes. Mas posso lhe dizer os nomes de  
alguns.”*

*“Claro que eles atendem pelo nome, não é?” o  
mosquito comentou irrefletidamente.*

*“Nunca soube que o fizessem”.*

*“De que servem terem nomes” disse o mosquito,  
“Se não atendem por eles?”*

*“Não serve de nada para eles”, disse Alice “Mas é  
útil para as pessoas que lhe dão nomes, suponho.*

*Senão, para que afinal as coisas tem nomes?”*

*“Isso eu não sei” respondeu o mosquito “Lá  
longe, no bosque, elas não tem nome nenhum...seja  
como for, diga lá sua lista de insetos – está  
perdendo tempo.”*

Lewis Carrol (Alice através do espelho)

---

## AGRADECIMENTOS

---

*E a escalada do monte improvável finalmente termina. A aventureira se ergue no topo do cume, orgulhosa de si, porém exausta. Ao erguer o rosto, se da conta que existem muitos mais desafios a serem transpostos...*

Sempre me perguntei se alguém, de fato, lê os agradecimentos de uma tese, partindo do pressuposto de que ninguém se interessa por essa sessão frívola e pouco importante para fins científicos, serei estritamente informal, espero que a seriedade da minha tese e o trabalho que tive para realiza-la não sejam comprometidos se, por acaso alguém da banca ou qualquer outro pesquisador, por ventura, venha a ler essas linhas levianas que escrevi com imensa boa vontade e afinco. Penso que como escritora eu deveria continuar sendo bióloga e construindo hipóteses filogenéticas, que talvez venham a assemelham-se com a verdade. Pois que venham os agradecimentos:

Agradeço ao Rodney Cavichioli pela orientação.

Ao Gervásio Silva Carvalho pela co-orientação, amizade e algumas vezes pelas discussões bélicas, mas creio que depois de todos esses anos ele aprendeu a acreditar na boa vontade e empenho da aventureira de comportamento forte.

Ao CNPq pela bolsa concedida e pela bolsa sanduíche a qual me proporcionou uma experiência única.

À UFPR, ao programa de pós graduação em Ciências Biológicas com ênfase em Entomologia e respectivo corpo docente.

À minha mãe Arlete Rosa Araújo pelo apoio contínuo e mesmo sem compreender de forma eficiente o significado do meu trabalho e da minha profissão continua apoiando. O mesmo pode ser dito para o restante da minha família e para os meus amigos “não biólogos”.

Ao Jason Cryan por ter me aceito para o doutorado sanduíche e me recebido de forma tão amigável e agradável em Albany, NY mentindo que meu inglês era perfeito e disponibilizando o laboratório e recursos para que a parte molecular deste trabalho fosse

milagrosamente feita em exatamente nove meses. Obrigada por tudo e por todo o apoio seu e de sua família.

A Julie Urban, pois sem ela, metade das análises moleculares, testes estatísticos, alinhamentos, comportamento e treinamento laboratorial não seriam possíveis. Agradeço pela paciência, boa disposição e por ser uma profissional fantástica que sempre me dava esperança de que eu poderia terminar essa tese e por ter me acalmado e não ter me jogado pela janela quando quebrei a pipeta eletrônica na segunda semana de trabalho no laboratório.

Ao restante do pessoal do Laboratory for Conservation and Evolutionary Genetics e ao pessoal do New York State Museum em especial para: Adam Bell, Timothy Mc. Cabe, Samuel Adams, Roland Keys e Jeremy Kirchmann.

À Olivia Evangelista que pela congruência do destino estava fazendo o sanduíche na mesma instituição que eu. Pelo apoio constante e por “segurar as centenas de barras” que foram surgindo numa terra estranha e fria devido as constantes nevascas e à incompatibilidade de linguagem. Às meninas Angie e Paulina pela ótima convivência e por me aguentarem durante os últimos meses no apartamento com o piso angulado.

Ao Vinton Thompson e sua esposa Ruth, por me receberem em Nova Iorque, serem meus guias turísticos, me ensinarem as rotas complexas do metrô (não funcionou muito, pois fui parar no Bronx por engano); pela empolgação e paixão constante de Vinton em relação aos Cercopidae, graças a ele desmembrei a coleção do American Museum of Natural History.

Ao Wayne Mathis por me receber em sua casa em Washington DC e fazer com que eu tivesse acesso ao museu e à coleção. Um agradecimento também a Stuart H. McKamey por disponibilizar espécimes de sua coleção particular.

A todos os meus amigos que fiz aqui na UFPR que me acompanharam durante esses quatro anos tornando o dia-a-dia agradável e me auxiliando na maravilhosa arte da procrastinação, em especial a: Mirian Morales e Marcel Hermes pelos tantos chimarrões além do apoio, amizade e conselhos, Paschoal Grossi (coletor profissional de Hemiptera em especial de espécies novas de Cercopidae mesmo trabalhando com outra ordem) e

Daniele Parizotto, Lika Haseyama (pelas discussões biogeográficas e filogenéticas), Fred Kirst, Amanda Ciprandi, Laercio Neto, Rodrigo Correa, Daniel Moura, Kleber Mise, Kelli Ramos, Lise Dilli, Miriam Mendonça, Eduardo Almeida (por ter me oferecido uma xícara de café sem nem mesmo me conhecer e me convidar para o grupo de discussões chamado “Cladson” e agora ser parte da minha banca) e Dani Takiya (pelas centenas de milhares de cercopídeos em álcool).

Aos amigos de Porto Alegre e tantos outros lugares do mundo, que mesmo com a distância nunca deixaram de estar perto ouvindo minhas reclamações em relação à tese à vida ou as histórias que eu tinha a contar que geralmente só acontecem comigo (agradecimento especial a Katia Matiotti, Juliana Galaschi, Annelise Rosa, Jorge Cabeleira, Luciana Azevedo, Deisi Altafini, Luciana Altafini). Um agradecimento ao meu colega de profissão Augusto Ferrari por sempre ter me dado apoio (mesmo me xingando e mesmo estando longe) e por não me deixar desistir de muitas das metodologias que resolvi aplicar nesse trabalho, por sempre me mandar os artigos que eu precisava, por sugerir novos artigos, novos programas, por ler meus manuscritos e ser extremamente sincero ou crítico dizendo, por exemplo, que minha qualificação deixava a desejar, pela camisa do coelho branco da Alice e o mais importante pela amizade. Te gosto seu mala!!!

Aos gurús: Acyr, Vitão, Fer e Nuno por sempre me fazerem sorrir (gargalhar na maioria das vezes) pela amizade, por me aguentarem de mau humor, pelos assuntos aleatórios na cantina, pelos assuntos não aleatórios também e pelas inúmeras sessões de RPG, onde eu sempre representei eu mesma e meus companheiros animais que realmente existem e moram no meu coração.

Ao Fer por me dar uma aula dinâmica sobre o Corel Draw e possibilitar que eu pudesse vetorizar as ilustrações dessa tese e as ilustrações pelo restante da minha vida sem depender do meu traço grotesco e instável com a caneta nanquim.

A todos que de alguma forma contribuíram com esse trabalho e que fizeram parte da minha vida...

---

**SUMÁRIO**

---

<b>AGRADECIMENTOS</b> .....	5
<b>SUMÁRIO</b> .....	8
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	12
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	13
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	12
<b>FILOGENIA DOS CERCOPÍDEOS NEOTROPICAIS (HEMIPTERA: CERCOPIDAE: TOMASPIDINAE)</b> .....	17
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	19
<b>As tribos de Tomaspidinae, segundo Fennah, 1968.</b> .....	22
<b>Ischnorhinini Schmidt, 1920</b> .....	22
<b>Tomaspidini Schmidt, 1922</b> .....	22
<b>Hyboscartini Lallemand, 1949</b> .....	22
<b>Neaenini Metcalf, 1939</b> .....	22
<b>Os gêneros de Tomaspidinae</b> .....	23
<b><i>Aeneolamia</i> Fennah, 1949</b> .....	23
<b><i>Aracamunia</i> Fennah, 1968</b> .....	23
<b><i>Baetkia</i> Schmidt, 1920</b> .....	23
<b><i>Bradypteroscarta</i> Schmidt, 1920</b> .....	24
<b><i>Carachata</i> Carvalho &amp; Sakakibara, 1989</b> .....	24
<b><i>Carpentiera</i> Lallemand, 1954</b> .....	24
<b><i>Catrimania</i> Fennah, 1968</b> .....	24
<b><i>Chinana</i> Lallemand, 1927</b> .....	24
<b><i>Choconta</i> Fennah, 1979</b> .....	25
<b><i>Deois</i> Fennah, 1949</b> .....	25
<b><i>Deoisella</i> Costa &amp; Sakakibara, 2002</b> .....	26
<b><i>Ferorhinella</i> Carvalho &amp; Webb, 2004</b> .....	26
<b><i>Hemiplagiophlebotena</i> Lallemand, 1949</b> .....	26



<i>Hemitomaspis</i> Lallemand, 1949 .....	26
<i>Homalogrypota</i> Schmidt, 1920 .....	26
<i>Huaina</i> Fennah, 1979 .....	27
<i>Hyalotomaspis</i> Lallemand, 1949.....	27
<i>Hyboscarta</i> Jacobi, 1908 .....	28
<i>Iphirhina</i> Fennah, 1968.....	28
<i>Ischnorhina</i> Stal, 1869 .....	28
<i>Isozulia</i> Fennah, 1953 .....	28
<i>Kanaima</i> Distant, 1909 .....	28
<i>Korobona</i> Distant, 1909.....	29
<i>Laccogrypota</i> Schmidt, 1920.....	29
<i>Lujana</i> Lallemand, 1954 .....	29
<i>Mahanarva</i> Distant, 1909.....	30
<i>Makonaima</i> Distant, 1909 .....	30
<i>Marcion</i> Fennah, 1951 .....	30
<i>Maxantonia</i> Schmidt, 1922 .....	30
<i>Monecphora</i> Amyot & Serville, 1843.....	31
<i>Neaenus</i> Fowler, 1897 .....	31
<i>Neolaccogrypota</i> Lallemand, 1924 .....	31
<i>Neomonecphora</i> Distant, 1909 .....	31
<i>Neosphenorhina</i> Distant, 1909 .....	32
<i>Notozulia</i> Fennah, 1968.....	32
<i>Ocoaxo</i> Fennah, 1968 .....	32
<i>Olcotomaspis</i> Lallemand, 1949 .....	33
<i>Orodamnus</i> Fennah, 1953 .....	33
<i>Pachacanthocnemis</i> Schimdt, 1910 .....	33
<i>Panabrus</i> Fennah, 1953.....	33
<i>Plagiophlebotena</i> Schmidt, 1910 .....	33
<i>Prosapia</i> Fennah, 1949 .....	34
<i>Schistogonia</i> Stal, 1869 .....	34
<i>Simorhina</i> Jacobi, 1908.....	34
<i>Sinopia</i> Sakakibara, 1977 .....	34
<i>Sphenoclypeana</i> Lallemand & Synave, 1952 .....	35

<i>Sphenorhina</i> Amyot & Serville, 1843 .....	35
<i>Tapaiuna</i> Fennah, 1968.....	35
<i>Tiodus</i> Nast, 1951 .....	36
<i>Tomaspis</i> Amyot & Serville, 1843.....	36
<i>Tomaspisina</i> Distant, 1909 .....	36
<i>Tomaspisinella</i> Lallemand, 1927 .....	37
<i>Tropidorhinella</i> Schmidt, 1910 .....	37
<i>Tunaima</i> Fennah, 1968 .....	37
<i>Typeschata</i> Schimdt, 1920.....	37
<i>Urubaxia</i> Fennah, 1968.....	38
<i>Vorago</i> Fennah, 1968 .....	38
<i>Zuata</i> Fennah, 1968.....	38
<i>Zulia</i> Fennah, 1949.....	38
.....	39
.....	40
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	41
<b>Grupo de estudo e escolha dos terminais</b> .....	41
<b>Estudo morfológico</b> .....	42
<b>Construção dos caracteres</b> .....	42
<b>Análise de parcimônia</b> .....	43
<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	46
<b>Listagem dos caracteres</b> .....	46
<b>CABEÇA</b> .....	49
<b>TÓRAX</b> .....	52
<b>ABDÔMEN DO MACHO</b> .....	54
<b>ABDÔMEN DA FÊMEA</b> .....	59
<b>ANÁLISES MOLECULARES E EVIDÊNCIA TOTAL</b> .....	86
<b>Obtenção das sequências</b> .....	86
<b>Alinhamento</b> .....	93
<b>ESCOLHA DOS MODELOS</b> .....	94
<b>ANÁLISE DE MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA</b> .....	96
<b>ANÁLISE BAYESIANA</b> .....	96

ANÁLISE DE PARCIMÔNIA .....	97
<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO .....</b>	<b>98</b>
ANÁLISE DE MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA .....	98
ANÁLISE BAYESIANA .....	103
ANÁLISE DE PARCIMÔNIA .....	103
TESTE DE HIPÓTESES .....	104
ANÁLISE DOS GENES INDIVIDUAIS .....	105
DISCUSSÃO GERAL .....	118
PROPOSTA DE UMA NOVA CLASSIFICAÇÃO PARA TOMASPIDINAE....	125
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	126

---

**LISTA DE TABELAS**

---

- Tabela 1: Tomaspidinae – tribos, gêneros, distribuição geográfica, número de espécies, espécies amostradas na análise e espécie tipo.....40
- Tabela 2: Matriz de dados: 108 caracteres morfológicos para 100 representantes de Tomaspidinae e grupos externos. (?) estado inaplicável (–) estado não observado..... 70
- Tabela 3: Tabela 3: Comparação do índice de distância (SPR) entre as árvores geradas pelos diferentes valores de K..... 76
- Tabela 4: Comparação do índice de distorção entre as árvores geradas pelos diferentes valores de K ..... 76
- Tabela 5: Compilação dos valores dos índices obtidos com os diferentes valores de K onde K constante de concavidade, *F<sub>fit</sub>*, L número de passos, Ri índice de retenção, Ci índice de consistência, SPR comparação entre os valores de similaridade (SPR), Ric comparação entre os valores de distorção.....78
- Tabela 6: Presença ● ou ausência ✕ dos cladogramas, representados por letras, nas diferentes topologias obtidas através de análises com pesagem implícita utilizando-se diferentes intervalos de K. ....86
- Tabela 7: Amostragem das espécies utilizadas no estudo molecular, distribuição geográfica, classificação número do voucher e amostragem dos genes..... 89
- Tabela 8: *Primers* utilizados na análise com respectivas sequências e referências..... 92
- Tabela 9: Modelos resultantes para cada gene e taxa de substituição nucleotídica utilizando-se três diferentes testes estatísticos..... 95
- Tabela 10: Valores de suporte dos nós dos filogramas, análise de máxima verossimilhança não particionada suporte de bootstrap e suporte de bremer, análise de máxima verossimilhança particionada suporte de bootstrap, análise de inferência bayesiana com dados moleculares e combinada probabilidades posteriores, análise de máxima parcimônia com os dados moleculares e combinada suporte de bootstrap. ... 108

---

**LISTA DE FIGURAS**

---

Figura 1: Caracteres cabeça, tórax e abdômen: Cabeça, vista ventral: a. *Kanaima fluvialis*; b. *Sphenorhina rubra*. Placa subgenital, vista ventral: c. *Baetkia maroniensis*; d. *Simorhina sciodes*; e. *Deois flexuosa*, perna posterior em vista lateral. Placa subgenital, vista ventral: f. *Neomonecphora apicalis*; g. *Ocoaxo* sp.; h. *Tunaima insignifica*. Edeago, conectivo e parâmetro: i. *Simorhina sciodes*; j. *Hyboscarta melichari*..... 62

Figura 2: Cabeça e posclípeo, vista lateral: a. *Tomaspis biolleyi*; b. *Vorago boxi*; c. *Tropidorhinella onorei*; d. *Carpentiera insignis*; e. *Prosapia bicincta*; f. *Zuata* sp. n.; g. *Homalogrypota coccinea*; h. *Sphenorhina rubra*; i. *Maxantonia quadriguttata*; j. *Simorhina sciodes*; k. *Kanaima katzensteinii*; l. *Tomaspis furcata*..... 63

Figura 3: Caracteres cabeça, tórax e abdômen: Antena: a. *Sphenorhina rubra*; b. *Kanaima fluvialis*; c. *Notozulia entreriana*, corpo basal do flagelo; d. *Sphenoclypeana parana*, corpo basal do flagelo; e. *Notozulia entreriana*, sensilas do corpo basal do flagelo. Processo subungueal: f. *Deois flexuosa*; g. *Sphenoclypeana parana*. Segunda valva do ovipositor: h. *Kanaima fluvialis*; i. *Kanaima fluvialis*, denticulação..... 64

Figura 4: Caracteres cabeça e tórax: Tégmina: a. *Maxantonia* sp.; b. *Huaina inca*; c. *Simorhina sciodes*. Asa posterior: d. *Maxantonia* sp. Cabeça e pronoto vista dorsal: e. *Zuata* sp.n. ; f. *Mahanarva liturata*; g. *Deois incompleta*; h. *Hemitomaspis* (?). Cabeça e pronoto, vista lateral: i. *Typescata marginata*; j. *Sphenoclypeana parana*. Cabeça e posclípeo, vista ventral: k. *Schistogonia bidentata*; l. *Sphenoclypeana parana*; m. *Simorhina sciodes*; n. *Deois flexuosa*; o. *Hyboscarta melichari*; p. *Maxantonia rubescens*..... 65

Figura 5: Antena, corpo basal do flagelo: a. *Maxantonia rubescens*; b. *Sphenoclypeana parana*..... 66

Figura 6: Fêmea: a. *Maxantonia rubescens*, pigóforo, I, II e III valva do ovipositor. Segunda valva do ovipositor: b. *Tomaspis furcata*; c. *Mahanarva dubia*; d. *Neosphenorhina ocellata*. Primeira valva do ovipositor: e. *Sphenorhina rubra*; f. *Tomaspis furcata*; g. *Mahanarva rubrovenata*; h. *Neosphenorhina ocellata*. ..... 66

Figura 7: Parâmeros, vista lateral: a. *Sphenorhina rubra*; b. *Aeneolamia colon*; c. *Panabrus dominicanus*; d. *Pachacanthocnemis bella*; e. *Monecphora semilutea*; f. *Monecphora cingulata*; g. *Ferorhinella balatra*; h. *Mahanarva (I.) integrat*; i. *Huaina inca*; j. *Isozulia astralis*; k. *Korobona lineata*; l. *Homalogrypota coccinea*; m. *Ischnorhina unifascia*; n. *Kanaima katzensteinii*; o. *Baetkia marionensis*; p. *Neomonecphora apicalis*; q. *Ocoaxo* sp.; r. *Iphirina quota*; s. *Zuata* sp. n.; t. *Tiodus nigricans*; u. *Marcion equestris*..... 67

Figura 8: edeagos, vista lateral: a. *Sphenorhina rubra*; b. *Aeneolamia colon*; c. *Monecphora semilutea*; d. *Panabrus dominicanus*; e. *Pachacanthocnemis bella*; f. *Monecphora cingulata*; g. *Ferorhinella balatra*; h. *Mahanarva (Ipiranga) integra*; i. *Huaina inca*; j. *Isozulia astralis*; k. *Korobona lineata*; l. *Homalogrypota coccinea* m. *Hyboscarta melichari*; n. *Kanaima katzensteinii*; o. *Ocoaxo* sp.; p. *Tiodus nigricans*; q. *Ferorhinella brevis*; r. *Tomaspis handlirschi*..... 68

Figura 9: edeagos, vista ventral: a. *Sphenorhina rubra*; b. *Aeneolamia colon*; c. *Monecphora semilutea*; d. *Panabrus dominicanus*; e. *Pachacanthocnemis bella*; f. *Monecphora cingulata*; g. *Ferorhinella balatra*; h. *Mahanarva (Ipiranga) integra*; i. *Huaina inca*; j. *Isozulia astralis*; k. *Korobona lineata*; l. *Homalogrypota coccinea*; m. *Hyboscarta melichari*; n. *Kanaima katzensteinii*; o. *Ocoaxo* sp. p.; *Tiodus nigricans*; q. *Ferorhinella brevis*; r. *Tomaspis handlirschi*..... 69

Figura 10: Pigoforos e placas subgenitais, vista lateral: a *Sphenorhina rubra*; b. *Panabrus dominicanus*; c. *Pachacanthocnemis bella*; d. *Aeneolamia colon*; e. *Ferorhinella balatra*; f. *Choconta elliptica*; g. *Monecphora semilutea*; h. *Mahanarva (I.) integra*; i. *Korobona lineata*; j. *Isozulia astralis*; k. *Kanaima katzensteinii*; l. *Neomonecphora apicalis*; m. *Simorhina sciodes*; o. *Baetkia compressa*; p. *Cosmoscarta* sp.; q. *Iphirina quota*; r. *Zuata* sp.n. .... 69

Figura 11: Consenso estrito dos 196 cladogramas mais parcimoniosos resultante da análise de Tomaspidae, com comprimento de 1044 passos. Os números nos ramos correspondem ao suporte de Bremer. .... 74

Figura 12: Consenso estrito dos cladogramas resultantes do intervalo K8-K13. Os números nos ramos correspondem ao suporte de Bremer relativo. .... 79

Figura 13: clado A com os caracteres (otimização não ambígua)..... 80

Figura 14: clado B com os caracteres (otimização não ambígua) ..... 80

Figura 15: clado C com os caracteres (otimização não ambígua) ..... 81

Figura 16: clado D com os caracteres (otimização não ambígua)..... 81

Figura 17: clado E com os caracteres (otimização não ambígua) .....	82
Figura 18: clado F com os caracteres (otimização não ambígua).....	83
Figura 19: clado G com os caracteres (otimização não ambígua).....	85
Figura 20: Melhor árvore resultante de dez replicações da análise de máxima verossimilhança não particionada (123 táxons 5986 caracteres).....	99
Figura 21: Melhor árvore resultante de 10 replicações análise de máxima verossimilhança particionada (123 táxons 5986 caracteres) .....	100
Figura 22: Árvore resultante da análise Bayesiana com os dados moleculares (123 táxons e 5986 caracteres).....	101
Figura 23: Árvore resultante da análise Bayesiana combinada com os dados moleculares e morfológicos (124 táxons e 6004 caracteres) .....	102
Figura 24: Consenso estrito dos 28 cladogramas mais parcimoniosos resultande da análise dos dados moleculares, 14.947 passos, CI=0.22, RI=0.50.....	106
Figura 25: Consenso estrito dos 64 cladogramas mais parcimoniosos resultande da análise dos dados moleculares e morfológicos, 15.827 passos, CI=0.22, RI=0.50.....	107
Figura 26: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene 18S	111
Figura 27: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene 28S	112
Figura 28: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene COI	113
Figura 29: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene COII	114
Figura 30: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene H2A	115
Figura 31: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene H3..	117
Figura 32: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene Wg.	118

## INTRODUÇÃO GERAL

O principal objetivo da sistemática é o estudo das espécies e de grupos naturais de espécies, baseado em linhagens evolutivas que são chamadas coletivamente de táxons (Savage, 1995). Propor classificações baseadas nas relações de parentesco é uma das maneiras mais eficientes de organizar, estudar e disponibilizar as informações sobre a diversidade biológica (Hennig, 1968). O estabelecimento de um sistema de classificação baseado em grupos monofiléticos permite que estas classificações sejam mais estáveis gerando um maior poder de previsão dentro das ciências biológicas. A utilização de filogenias é considerada, cada vez mais, uma ferramenta básica nos estudo dos organismos e suas relações (Simpson & Cracraft, 1995).

Nos últimos 50 anos, a sistemática tem experimentado uma revolução em consequência da evolução de novas tecnologias e da ascensão da abordagem filogenética, a qual possibilita ampliar o poder preditivo e explanatório (Simpson & Cracraft, 1995). A sistemática é uma das ciências fundamentais no estudo da biodiversidade, servindo de base para toda a biologia, principalmente nos campos de ecologia, comportamento e evolução. Os objetivos principais da sistemática são: descobrir, descrever e nomear as espécies e táxons supra-específicos, sintetizar as filogenias em classificações preditivas e contribuir para teorias relacionadas ao processo evolutivo (Savage, 1995).

O presente trabalho objetiva gerar uma filogenia para os cercopídeos Neotropicais (Hemiptera, Cercopidae, Tomaspidinae) com base em dados morfológicos, moleculares e evidência total (dados morfológicos e moleculares combinados), com base nessas filogenias, a classificação tribal de Fennah (1968) para Tomaspidinae será testada e revisada, sendo que uma nova classificação será proposta e as relações entre os gêneros serão descritas e discutidas.



---

**FILOGENIA DOS CERCOPÍDEOS NEOTROPICAIS  
(HEMIPTERA: CERCOPIDAE: TOMASPIDINAE).**

---

**Novas perspectivas na classificação dos cercopídeos Neotropicais baseadas em análises morfológica, molecular e combinada.**

**Resumo.** Segundo a classificação corrente, Cercopidae é dividida em duas subfamílias: Tomaspidinae e Cercopinae. Tomaspidinae compreende os representantes do novo mundo enquanto que Cercopinae os do velho mundo. A classificação de Tomaspidinae é ainda controversa em relação à monofilia das tribos (Ischnorhinini, Neanini, Tomaspidini e Hyboscartini) e ao posicionamento e monofilia dos gêneros. Uma filogenia de Tomaspidinae é proposta baseada em dados morfológicos, moleculares e evidência total a fim de testar a classificação proposta por Fennah em 1968. Para os dados morfológicos foram utilizados 108 caracteres para 100 terminais, para as análises foram utilizados: pesos iguais sendo obtidas 196 árvores com 1044 passos e pesos implícitos sendo que o intervalo ótimo da constante K foi escolhido baseando-se no índice de retenção e o valor de SPR das árvores. Para os dados moleculares foram utilizados sete genes: dois genes ribossomais (18S e 28S), dois genes mitocondriais (COI e COII) e três genes nucleares (H3, H2A e Wingless), foram feitas análises de máxima verossimilhança, inferência bayesiana e parcimônia a matriz com os dados moleculares tem 123 terminais e 5896 caracteres; a matriz combinada tem 124 terminais e 6004 caracteres. Todas as análises feitas demonstraram que a classificação de Fennah deve ser revisada pois, alguns dos gêneros estão mal posicionados, Hyboscartini aparece no interior de Tomaspidini que por sua vez é polifilética; Neanini é polifilética e Ischnorhinini é parafilética.

**Abstract.** According to the current classification Cercopidae is divided in two subfamilies: Tomaspidinae and Cercopinae. Tomaspidinae include the new world species and Cercopinae the old world taxa. The classification of Tomaspidinae is still controversial in relation to the monophyly of the tribes (Ischnorhinini, Neanini, Tomaspidini e Hyboscartini) and the position and monophyly of the genera. One

phylogenetic analysis of Tomaspidinae is proposed based on morphological data, molecular data and combined evidence to test Fennah's (1968) tribal classification. For the morphological data matrix included 100 taxa and 108 characters, using equal weights resulting in 196 trees with 1044 steps, and implied weights. The optimal range of the constant K was chosen based on the retention index and the SPR distance between the trees. Phylogenetic analyse (maximum likelihood, Bayesian inference and parsimony) were based on DNA nucleotide sequence data from seven genes: two ribosomal (18S and 28S), two mitochondrial (COI and COII) and three nuclear (H3, H2A and Wingless). The molecular included have 123 taxa and 5896 characters, the combined matrix have 124 taxa and 6004 characters. All the analysis recover that Fennah's classification is not based on natural groups: some genera are misplaced, Hyboscartini appear nested inside Tomaspidini, that is also polyphyletic; Neanini is polyphyletic, and Ischnorhinini paraphyletic.

---

## INTRODUÇÃO

---

Cercopoidea (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadomorpha) compreende um dos maiores grupos de insetos que se alimentam do xilema. A superfamília tem aproximadamente 3000 espécies descritas, distribuídas entre 320 gêneros, 34 tribos e atualmente em cinco famílias (Cercopidae, Aphrophoridae, Clastopteridae, Machaerotidae e Epipygidae). A maior riqueza de espécies de Cercopoidea é encontrada nos trópicos, tanto no Novo quanto no Velho Mundo. (Setenta por cento desses insetos têm distribuição tropical incluindo as regiões Indomalaia, Afrotropical e Neotropical), entretanto algumas espécies ocorrem nas regiões temperadas (Neártica, Paleártica e Australiana).

Uma filogenia de Cicadomorpha utilizando dados moleculares foi proposta por Cryan (2005), segundo esta filogenia, Cercopoidea é grupo irmão de Cicadoidea. O trabalho se baseou na infraordem Cicadomorpha, com a utilização de três genes. A monofilia de Cercopoidea foi corroborada sendo que: Cercopidae, Clastopteridae e Epipygidae também se mostraram monofiléticos. Epipygidae, uma família recentemente descrita por Hamilton (2001) é uma linhagem monofilética posicionada dentro de Aphrophoridae que na análise é um grupo parafilético.

Cryan & Svenson em 2010 publicaram uma filogenia abrangendo as cinco famílias de Cercopoidea, neste trabalho a monofilia de Cercopidae foi recuperada sendo que Tomaspidinae também é monofilética formando uma linhagem que derivou de Cercopinae. Ainda os autores afirmam que a classificação de Cercopoidea ainda é problemática, em relação aos níveis taxonômicos superiores: não somente no número e constituição das famílias, mas também nas classificações das subfamílias e tribos, que em alguns casos estão desorganizadas ou mesmo abandonadas (como no caso de Ischnorhininae, Carvalho & Webb, 2005).

A família com maior número de espécies, Cercopidae, é caracterizada pelo padrão de cores vivas das tégminas, posclipeo convexo, podendo ser lateralmente ou anteriormente comprimido, pronoto hexagonal com a margem posterior chanfrada. Os insetos pertencentes à Cercopidae são conhecidos popularmente como cigarrinhas-das-

pastagens, cigarrinhas-dos-canaviais ou ainda do inglês “*spittlebugs*” devido ao hábito das ninfas produzirem uma massa aglomerada de bolhas, semelhante ao cuspe, composta por resíduos de seiva, eliminados pelo sistema digestivo, mucopolissacarídeos e proteínas, produzidos pelos túbulos de Malpighi (Rakitov, 2002) e bolhas de ar eliminadas pelos espiráculos respiratórios. Esse comportamento é, provavelmente, uma adaptação contra o parasitoidismo e a dessecação.

As ninfas das espécies de Cercopidae completam seu desenvolvimento no interior dessas massas que podem ficar localizadas nas raízes (por exemplo, *Deois flexuosa* em raízes de gramíneas), partes aéreas das plantas (*Kanaima* entre as folhas de *Eryngium*) ou mesmo abaixo do nível do solo em seu desenvolvimento inicial (na maioria das espécies de Aphrophoridae e em todas de Clastopteridae). As ninfas das espécies pertencentes à Machaerotidae apresentam um comportamento peculiar: elas secretam uma substância calcárea, que ao endurecer, é moldada num formato de um tubo. As ninfas vivem no interior deste tubo, imersas na espuma por elas produzida.

Os cercopídeos se alimentam em uma ampla variedade de plantas, porém na região neotropical atacam principalmente as gramíneas (Carvalho & Webb, 2005); por isso são conhecidos pelos danos causados nas pastagens e plantações de cana de açúcar na maioria dos estados brasileiros, causando sérios problemas como à redução da produção e da qualidade nas culturas, juntamente com perdas na agropecuária. (Valério & Koller, 1992). Ao se alimentarem, os adultos causam clorose nas folhas e permitem a entrada de fitopatógenos. Os gêneros com registros de espécies pragas são os seguintes: *Aeneolamia*, *Deois*, *Isozulia*, *Kanaima*, *Mahanarva*, *Maxantonia*, *Notozulia*, *Prosapia*, *Sphenorhina*, *Tunaima* e *Zulia*.

Mesmo sendo amplamente distribuídos em ecossistemas tropicais e tendo considerável importância econômica, algumas espécies de Cercopidae são de difícil identificação devido à: similaridade no formato do corpo, convergência no padrão de cores entre as diferentes espécies e a ausência de descrições adequadas e chaves de identificação eficientes na literatura. Além disso, existem muitos casos onde há uma variação intra-específica no padrão de cores e na genitália do macho ou mesmo dimorfismo sexual.

Estes insetos foram descritos pela primeira vez por Linnaeus (apud Lallemand, 1912), que incluiu a maioria das espécies em *Cicada*. Lallemand (1949) dividiu a família em quatorze tribos, sendo que somente Ischnorhinini, Tomaspidini, Cercopini e Hyboscartini, apresentam representantes no Novo Mundo.

Metcalf (1961) na sua obra “General Catalogue of the Homoptera”, fascículo VII, parte 2, abordou Cercopidae mostrando todas as espécies que foram até então descritas com suas sinonímias e respectiva distribuição geográfica. Com base nesse trabalho, a família em questão compreende de 142 gêneros e de 1.359 espécies, sendo que destas, 294 são da região neotropical. A maior diversidade de espécies é encontrada principalmente nos trópicos (70% das espécies são tropicais ocorrendo nas regiões: Neotropical, Indomalaia e Afrotropical).

Lallemand (1912, 1949); Lallemand & Synave (1961), Metcalf (1961) e Fowler & Cockerell (1894-1909) em suas classificações agregaram os cercopídeos do novo mundo com aqueles do velho mundo.

Fennah (1968) dividiu Cercopidae em duas subfamílias: Cercopinae, cujos representantes geralmente apresentam somente um espinho lateral na tíbia posterior e têm distribuição no Velho Mundo, e Tomaspidinae, cujos representantes possuem dois espinhos laterais na tíbia posterior e apresentam distribuição no Novo Mundo. Esta classificação é a mais recente publicada e comumente utilizada, porém Carvalho & Webb (2005) em vista da ausência de uma análise da filogenia do grupo e por causa das divergências e problemas nas classificações propostas (Lallemand, 1949; Fennah, 1968; Costes, 1971, Carvalho, 1992), não adotaram nenhuma classificação tribal, preferindo incluir todos os cercopídeos neotropicais em uma única subfamília: Ischnorininae, que compreende 59 gêneros e aproximadamente 422 espécies.

No presente trabalho será apresentada uma análise filogenética, com dados morfológicos, moleculares e evidência total dos cercopídeos neotropicais, a fim de testar a classificação de tribos proposta por Fennah (1968) e propor uma nova classificação baseada em grupos naturais. Estudos semelhantes com intuito de classificar e ordenar esta família foram propostos por Peter Broomfield (estudos que não foram completados e nunca publicados); Carvalho (1992) e Costes (1971).

**AS TRIBOS DE TOMASPIDINAE, SEGUNDO FENNAH, 1968.**

Entre os trabalhos que propõe classificações para Cercopidae, a revisão de Fennah, 1968 sobre os gêneros do Novo mundo divide Tomaspidinae em quatro tribos:

**ISCHNORHININI SCHMIDT, 1920**

Compreende os gêneros com o posclípeo com uma forte compressão lateral, com ambos os lados completamente achatados e uma carena lateral localizada no ângulo inferior do posclípeo (neste trabalho, chamada de crista lateral do posclípeo) estendendo-se em direção às placas mandibulares (Fig. 4i).

**TOMASPIDINI SCHMIDT, 1922**

Compreende os gêneros com o posclípeo inflado (Fig.4j) e reticulação apical das tégminas desenvolvida (mais de uma veia transversal, Fig.4b).

**HYBOSCARTINI LALLEMAND, 1949**

Compreende os gêneros com o posclípeo com um sulco longitudinal ou uma fraca depressão portando um par de pequenas eminências no ângulo inferior e tégminas com a reticulação apical pouco desenvolvida (uma única veia transversal Fig. 4c). O autor diferencia Hyboscartini pela fraca compressão lateral do pósclipeo que não é inflado, corpo basal do flagelo podendo ser cônico ou ovóide e basitarso não com menos de 11 espinhos apicais.

**NEAENINI METCALF, 1939**

Neaenini foi descrita por Metcalf (1939) como uma subfamília de Aphrophoridae. Fennah (1968) em sua chave para os gêneros Neotropicais considerou-a como uma tribo de Tomaspidinae.

Compreende os gêneros com um sulco longitudinal no posclípeo e um para de eminências cônicas no ângulo inferior e tégminas com o retículo apical pouco

desenvolvido. Os gêneros pertencentes à Neanini o corpo basal do flagelo subgloboso e basitarso também, com menos de 11 espinhos apicais.

## OS GÊNEROS DE TOMASPIDINAE

### ***AENEOLAMIA* FENNAH, 1949**

As espécies do gênero são uma das principais pragas da cana-de-açúcar e compreendem muitas subespécies com uma variação considerável no padrão de coloração das tégminas. Um estudo mais acurado conjuntamente com uma revisão seria necessária para elucidar os possíveis padrões e linhagens dentro de *Aeneolamia*. A genitália do macho tem as seguintes características, que se mantêm para o gênero: pigóforo com um processo entre o tubo anal e a placa, recoberto por pequenos denticulos escamiformes (esse processo pode ser digitiforme ou agudo); parâmero subretangular com dois espinhos esclerotizados: um localizado na margem dorsal, com o formato de gancho e o outro no ápice do parâmero (fig. 5b); edeago subcilíndrico com um par de processos muito longos e delgados, inseridos dorsalmente (figs. 6j e 7j).

### ***ARACAMUNIA* FENNAH, 1968**

*Aracamunia* é um gênero monotípico. *Aracamunia dimorpha* tem o posclípeo angulado e a tégmina com o terço apical transparente. O padrão da genitália masculina é muito similar com as espécies de *Mahanarva* e *Kanaima*. Segundo Fennah, 1968 o holótipo se assemelha com *Sphenorhina* por causa do formato da cabeça e a veia  $Cu_1$  da asa posterior espessada. O mesmo autor indica que um caráter marcante do gênero é a proeminência do retículo no terço apical da tégmina.

### ***BAETKIA* SCHMIDT, 1920**

*B. stollii* é conhecida somente pela descrição original de Lallemand, 1912, sendo que não há exemplares representantes (de ambos os sexos) desta espécie, ou seja, a localização do holótipo é desconhecida. O gênero tem como características: o posclípeo comprimido lateralmente, angulado (ângulo agudo), crista lateral do posclípeo presente e ranhuras laterais fracamente marcadas. *B. compressa* tem o parâmero com ápice alongado, um espinho na posição apical, voltado para trás; edeago com ápice alargado (em formato semelhante a uma cabeça de martelo) com dois pares de processos apicais curtos e espiniformes e uma grande quantidade de denticulos esparsos pelo terço apical

e médio da haste. *B. maroniensis* tem a genitália masculina que difere muito da de *B. compressa*: tanto a placa subgenital quanto o edeago (com um par de processos apicais e um processo mediano em forma de gancho e esclerotizado) e mesmo os parâmeros são muito mais similares às espécies de *Typeschata*. No trabalho de Paladini et. al. (2010) o gênero *Baetkia* é parafilético assim como a maioria dos gêneros incluídos em Ischnorhinini (*sensu* Fennah, 1949).

#### **BRADYPTEROSCARTA SCHMIDT, 1920**

*Bradypterosca* é um gênero monotípico, incluindo: *Bradypteroscarta infuscata*.

#### **CARACHATA CARVALHO & SAKAKIBARA, 1989**

*Carachata* é um gênero monotípico que tem com principal característica o formato do posclípeo achatado anteriormente formando um disco, o que o distingue da maioria dos outros gêneros da região Neotropical. Uma característica semelhante é encontrada nas espécies de *Haematoscarta* da região Australiana.

#### **CARPENTIERA LALLEMAND, 1954**

*Carpentiera* é um gênero monotípico. O holótipo e o parátipo, depositados no BMNH tem o sexo desconhecido, os exemplares examinados provenientes do AMNH e New York State Museum em Albany eram todos fêmeas. Optou-se por não incluir *Carpentiera insignis* na análise, pois muitos dos caracteres são referentes à genitália do macho e uma grande quantidade de dados faltantes influenciaria negativamente na análise de parcimônia.

#### **CATRIMANIA FENNAH, 1968**

O gênero possui posclípeo inflado, com carena longitudinal proeminente e ranhuras laterais fracamente marcadas. Placa subgenital com um processo alongado e espiniforme na base, parâmero com um espinho subapical voltado para a frente, edeago sem processos e totalmente recoberto por dentículos em *C. semivitrea* ou com um processo ventral largo e dentículos somente no ápice em *C. longula*.

#### **CHINANA LALLEMAND, 1927**

*Chinana* é um gênero monotípico. A genitália masculina está ilustrada no livro de Carvalho & Webb (2005) sendo atípica: com um processo ventral aculiforme no edeago e o espinho do parâmero voltado para cima.



### **CHOCONTA FENNAH, 1979**

Nast (1975) ao revisar o gênero identificou um espécime como *Neolaccogrypota brunnea*, no entanto, este era provavelmente uma forma melânica de *C. circulata* Carvalho & Webb (2005). O gênero caracteriza-se por: três processos no pigóforo, entre o tubo anal e a placa subgenital (fig. 8f), esta com um espinho próximo ao ápice, parâmero com elevação dorsal desenvolvida, formando um cume e um espinho de posição apical voltado para frente; edeago cilíndrico, com a base alargada (em forma de barril), ápice arredondado com um par de processos apicais alongados, face dorsal com uma fileira vertical de pequenos denticulos escamiformes. *C. elliptica* assemelha-se muito à *C. circulata* existem apenas tênues diferenças no formato do edeago e na espessura das marcações circulares presentes nas tégminas, tanto que Fennah (1979) listou *C. elliptica* como sinônimo júnior de *C. circulata*.

### **DEOIS FENNAH, 1949**

*Deois* atualmente é dividido em quatro subgêneros: *D. (Acanthodeois)*, *D. (Deois)*, *D. (Fennahia)* e *D. (Pandysia)*. Os três subgêneros considerados por Fennah em 1953: *Deois*, *Orodamniss* e *Pandysia* foram originalmente distintos com base em caracteres da morfologia externa como: comprimento da tégmina, número de espinhos da coroa apical das tíbias posteriores, comprimento do rostro e direção do espinho do parâmero; alguns destes caracteres são muito variáveis e não se mostraram úteis para a definição dos subgêneros. Sakakibara em 1979 descreveu mais dois subgêneros: *Acanthodeois* e *Fennahia* adicionando caracteres da genitália para sua distinção. Costa e Sakakibara (2002) revisando *Deois* elevaram *Orodamniss* a gênero. Na análise foram incluídas as seguintes espécies: *D. (A.) flavopicta*, *D. (D.) terrea*, *D. (F.) flexuosa* e *D. (P.) schach*. Segundo Carvalho (comunicação pessoal) *Deois* é um gênero morfológicamente heterogêneo necessitando de um estudo filogenético acurado para definir os principais grupos e linhagens. Quanto à genitália masculina: a placa subgenital tem o ápice bilobado (fig. 1f), o edeago é curvo em formato de C, parâmero com processo dorsal desenvolvido, podendo formar um cume e um espinho subapical com ápice agudo.

### **DEOISELLA COSTA & SAKAKIBARA, 2002**

*Deoisella* compreende *D. fasciata* e *D. picklesi* com distribuição para o Brasil; ambas as espécies foram incluídas na análise. Segundo Costa & Sakakibara, 2002 este gênero distingui-se de *Deois* pelo formato do edeago, que é bastante longo e fino, com uma curvatura em forma de C com o gonóporo distante do ápice.

### **FERORHINELLA CARVALHO & WEBB, 2004**

Os insetos pertencentes à *Ferorhinella* são pequenos (7-8 mm) com o posclípeo inflado, de perfil arredondado, pigóforo com um processo entre o tubo anal e a placa subgenital; edeago estreito, com ápice bifido e curvado ventralmente (em formato de S) figs. 6g e 7g; parâmero robusto com o ápice arredondado e dois espinhos sendo um deles de ápice agudo e outro de formato laminar (fig. 5g). As espécies desse gênero podem ser distinguidas pelo tamanho pequeno e pelo formato da genitália do macho, Paladini (2011) observou a presença de dimorfismo sexual em *F. balatra* onde o macho é alongado e maior que a fêmea que tem o corpo ovalado e as tégminas curtas.

### **HEMIPLAGIOPHLEBOPTENA LALLEMAND, 1949**

*H. multicolor* não foi incluída na análise pela ausência de material, além disso, a genitália do macho não é conhecida. Um caráter marcante é que *H. multicolor* tem as tégminas de coloração verde que segundo K.G.A. Hamilton (comunicação pessoal) é uma cor rara em Cercopidae.

### **HEMITOMASPIS LALLEMAND, 1949**

*Hemitomaspis* tem três espécies com distribuição para a Bolívia, Peru, Panamá e Brasil. Na análise foi incluída *H. minuscula*. Segundo Lallemand (1949) este gênero está muito próximo de *Tomaspinella*, diferindo por não possuir as protuberâncias de cada lado inferior da linha média do posclípeo. Também se aproxima de *Haematoscarta* por causa do achatamento do posclípeo, diferenciando-se por ter a placa subgenital fusionada ao pigóforo. Placa subgenital totalmente fusionada, parâmeros em forma de faca sem espinhos.

### **HOMALOGRYPOTA SCHMIDT, 1920**

As espécies pertencentes a esse gênero são de tamanho médio e coloração avermelhada, com o posclípeo fortemente comprimido lateralmente, e angulado (formando um ângulo agudo), a crista lateral inferior do posclípeo presente e bem

marcada enquanto que as ranhuras laterais são fracamente marcadas (fig. 2g). A placa subgenital é curta em relação ao pigóforo, com o ápice arredondado tendo um processo em forma de gancho entre a placa subgenital e o tubo anal. Paramêro com ápice alongado com um espinho em posição apical, este com ápice esclerotizado e voltado para trás. Edeago com haste reta e dois pares de processos apicais achatados com formato de barbatana (figs. 6l e 7l). Lallemand (1949) comentou que este gênero era muito semelhante à *Typeschata* e a *Ischnorhina*. Na análise de Paladini et. al. 2010 o gênero em questão é parafilético sendo que *Homalogrypota interrupta* é grupo irmão de *Ischnorhina surinamensis* sendo que *Homalogrypota coccinea* está incluída em outro clado.

#### **HUAINA FENNAH, 1979**

É um gênero monotípico, *Huaina inca* tem distribuição para o México e para a Costa Rica. Segundo Fennah (1979) *Huaina* pode ser associado com *Iphirhina* e *Tunaima*. Assemelha-se externamente com *Choconta*, porém o formato da genitália do macho é distinto: a placa subgenital tem o ápice digitiforme e um espinho laminar próximo do ápice, somente um processo digitiforme e recoberto por pequenos espinhos, entre o tubo anal e a placa subgenital; parâmero curvado, com elevação dorsal não desenvolvida e espinho subapical voltado para frente (fig. 7i); edeago cilíndrico com a haste estreita, alongada e reta, um par de processos apicais alongados (figs. 8i e 9i) (semelhantes aos encontrados em *Choconta*). Os espécimes do México têm um par de processos alongados na haste, voltados para cima, isso pode ser considerado variação morfológica, pois a morfologia externa e as demais peças da genitália são idênticas aos dos espécimes coletados na Costa Rica.

#### **HYALOTOMASPIS LALLEMAND, 1949**

*Hyalotomaspis* é um gênero monotípico. *Hyalotomaspis clarissa* não foi incluída na análise pela ausência de espécimes nos museus visitados. A ilustração da genitália masculina está presente no livro de Carvalho & Webb (2005) também única em Tomaspidinae: o edeago lateralmente comprimido com dois longos processos na margem superior, voltados para cima, a placa subgenital é arredondada com uma pequena área na margem dorsal com um conjunto de pequenos espinhos, o parâmero alongado com o espinho apical voltado para cima.

### ***HYBOSCARTA JACOBI, 1908***

*Hyboscarta* tem quatro espécies com distribuição para o Brasil, Bolívia e Equador. É o gênero tipo da tribo Hyboscartini (*sensu* Fennah). Suas espécies caracterizam-se por apresentarem o posclípeo fracamente comprimido, angulado (ângulo obtuso), com a crista lateral bem marcada, uma carena longitudinal larga (fig. 4o) e ranhuras laterais grosseiramente marcadas e um par de protuberâncias cônicas na margem inferior. Placa subgenital com elevação dorsal desenvolvida, parâmero com um espinho apical voltado para trás, edeago cilíndrico, com a haste reta, e em *H. melichari* com duas fileiras de dentículos na margem lateral, próximas ao ápice (figs. 8m e 9m), conectivo de forma complexa.

### ***IPHIRHINA FENNAH, 1968***

As espécies de *Iphirhina* têm o posclípeo inflado, de perfil angulado, pigóforo com um processo entre o tubo anal e a placa subgenital, placas subgenitais quase totalmente livres por toda sua extensão, parâmeros voltados para trás, com um espinho de posição apical (fig. 5r), processo dorsal desenvolvido, edeago cilíndrico, sem processos, conectivo com forma complexa.

### ***ISCHNORHINA STAL, 1869***

As espécies pertencentes a este gênero assemelham-se às espécies dos outros gêneros de Ischnorhinini: a placa subgenital é curta em relação ao pigóforo e com ápice arredondado. Uma característica marcante do gênero é a presença de um processo dorsal intumescido na margem dorsal dos parâmeros (fig. 7m). O edeago é robusto, munido de dois pares de processos apicais achatados em formato de barbatana.

### ***ISOZULIA FENNAH, 1953***

Os representantes do gênero têm como principais características: o posclípeo angulado (ângulo obtuso), parâmero com dois espinhos sendo um deles apical e com formato laminar e o segundo subapical com ápice agudo (fig. 5j), edeago cilíndrico com um par de processos longos e delgados, inseridos na região dorsal.

### ***KANAIMA DISTANT, 1909***

*Kanaima* compreendia seis espécies; após revisão recente Paladini & Carvalho (2008) quatro espécies foram transferidas para *Mahanarva* (*K. radiata*, *K. dubia*, *K. vittata* e *K. fortunata*) e uma nova espécie foi descrita (*K. nigra*). O gênero atualmente

tem três espécies e sua monofilia foi corroborada com uma análise cladística com dados morfológicos (Paladini, Ferrari & Carvalho, 2008); seus representantes possuem pósclípeo inflado e fortemente recuado (fig. 2k), sendo que *K. katzensteinii* não tem carena mediana no pósclípeo. Parâmero com espinho apical voltado para frente, edeago cilíndrico com um par de processos dorsais alongados, inseridos na haste. Na análise foram incluídas *K. fluvialis* e *K. katzensteinii*.

#### **KOROBONA DISTANT, 1909**

*Korobona* é monotípico incluindo *K. lineata* que tem como caracteres principais o pósclípeo inflado e intumescido sem carena longitudinal com as ranhuras laterais levemente marcadas. Um processo arredondado entre o tubo anal e a placa subgenital, esta com o ápice arredondado e um processo arredondado na base (fig. 8i); parâmero com o ápice alongado, um espinho apical agudo, voltado para frente (fig. 5k); edeago cilíndrico com a haste reta com dois pares de processos apicais curtos e triangulares, um processo isolado junto aos processos apicais inseridos dorsalmente (figs. 6k e 7k). Segundo Distant, 1909 este gênero é próximo de *Makonaima*.

#### **LACCOGRYPOTA SCHMIDT, 1920**

Muitas das espécies deste gênero foram descritas originalmente como *Ischnorhina* ou *Sphenorhina*. Na análise utilizou-se *Laccogrypota valida* e *Laccogrypota inca*. O gênero compreende insetos com o pósclípeo comprimido lateralmente e angulado, presença da crista inferior e ranhuras laterais pouco marcadas. Assim como em *Homalogrypota* os parâmeros têm o ápice alongado, podendo ser um pouco mais robusto como em *L. xanthomela*, presença de um espinho subapical esclerotizado, voltado para trás. Edeago robusto com a haste reta, processos apicais agudos (de um a três pares), haste do edeago podendo ser recoberta por uma grande quantidade de pequenos denticulos (como em *L. valida* e *L. grandis*). Lallemand (1949) discute que o gênero é próximo de *Baetkia*.

#### **LUJANA LALLEMAND, 1954**

*Lujana* é um gênero monotípico conhecido somente pelo holótipo macho, porém a genitália está faltante Carvalho & Webb (2005).

### **MAHANARVA DISTANT, 1909**

Na descrição original o gênero é caracterizado pelo formato do vértice e do posclípeo que é angulado nas fêmeas. Fennah (1968) dividiu *Mahanarva* em dois subgêneros: *Mahanarva* (*s. str.*) e *Mahanarva* (*Ipiranga*) baseado na diferença da proporção (comprimento/largura) da tégmina (que é larga em *Mahanarva* e estreita em *Ipiranga*), além disso, em *Ipiranga* o pósclípeo não é angulado e o rostro atinge a base das mesocoxas. Quanto à genitália, as espécies pertencentes a esse gênero têm: a placa subgenital longa e totalmente fusionada ao pigóforo (fig. 8h), parâmero robusto com um espinho subapical podendo ter o ápice agudo ou obtuso (fig. 5h), edeago subcilíndrico com um par de processos longos e delgados na haste, inseridos dorsalmente (figs. 6h e 7h). Algumas espécies apresentam um polimorfismo na coloração da tégmina e a grande maioria são as principais pragas das pastagens e da cana-de-açúcar.

### **MAKONAIMA DISTANT, 1909**

O formato do corpo das espécies pertencentes a este gênero é semelhante aos gêneros de Cercopinae, por exemplo, o posclípeo com uma curvatura acentuada como em *Cosmoscartini*.

### **MARCION FENNAH, 1951**

*Marcion* é um gênero monotípico com distribuição para a Venezuela. Na análise foi incluída *Marcion equestris* que é um inseto pequeno de formato arredondado. A genitália do macho é típica dos representantes de Neaenini: o parâmero é pequeno e arredondado sem um espinho em seu ápice (fig. 7u) enquanto o edeago é munido de processos alongados na porção apical da haste.

### **MAXANTONIA SCHMIDT, 1922**

O gênero foi revisado por Fennah, 1968 e por Nast, 1979 que adicionou desenhos das genitálias da maioria das espécies. As espécies desse gênero são facilmente caracterizadas pela presença de duas carenas menores no posclípeo, uma de cada lado da carena mediana, dando a impressão de ser tricarenado (fig. 4p). Pigóforo podendo ter dois processos entre o tubo anal e a placa subgenital, parâmero subretangular com uma elevação dorsal desenvolvida formando um cume, espinho subapical podendo ser voltado para frente ou para trás, edeago subcilíndrico com a haste reta, com dois pares de processos apicais curtos e alargados em forma de capuz.

***MONECPHORA* AMYOT & SERVILLE, 1843**

Os insetos pertencentes a este gênero têm: o posclípeo inflado com carena longitudinal proeminente e ranhuras laterais grosseiramente marcadas; um caráter bem marcante é a tíbia da perna posterior que é curta e larga, sendo o espinho apical forte, esclerotizado e maior que àqueles presentes na coroa apical de espinhos. Pigóforo com um processo arredondado entre o tubo anal e a placa subgenital, placa subgenital com um espinho no ápice; parâmero com um espinho subapical voltado para frente; edeago com um ou dois pares de processos apicais em formato de barbatana podendo ter um processo isolado junto a esses processos apicais.

***NEAENUS* FOWLER, 1897**

*Neaenus varius* até o trabalho de Fennah (1968) estava incluído em Aphrophoridae que tem como caráter diagnóstico: a margem anterior do pronoto convexa, avançando sobre os olhos que são fortemente convexos (Lallemand, 1912; Metcalf, 1962). Fennah considerou-o próximo à *Marcion* e transferiu-o para Cercopidae, provavelmente porque os olhos são quase arredondados e a margem anterior do pronoto é ligeiramente convexa (na matriz codificada como reta). A genitália do macho tem as seguintes características: pigóforo sem processo entre o tubo anal e a placa subgenital, esta com o ápice digitiforme, parâmero sem espinho, com o ápice digitiforme; edeago subcilíndrico com dois pares de processos apicais, inseridos dorsalmente.

***NEOLACCOGRYPOTA* LALLEMAND, 1924**

*Neolaccorgrypota* é um gênero monotípico tendo como representante *N. brunnea*; a validade do gênero é colocada em dúvida sendo que o espécime tipo é uma fêmea. Segundo Carvalho & Webb, 2005 se o macho identificado por Lallemand (como *N. brunnea*) seja mesmo essa espécie, então *Neolaccorgrypota* seria um sinônimo sênior de *Tiodus*. Na coleção da UFPR existem dois exemplares fêmea, que foram incluídos na matriz de dados. O aspecto externo e o formato da genitália masculina é muito semelhante às espécies de *Tiodus*, um caráter bem marcante é a haste do edeago bífida.

***NEOMONECPHORA* DISTANT, 1909**

*Neomonecphora* tem seis espécies com distribuição para o Brasil e Guiana Francesa. Na análise foram incluídas *N. apicalis* e *N. laurentana*. Os representantes deste gênero caracterizam-se por terem o posclípeo intumescido e recuado, pigóforo

com um processo digitiforme entre o tubo anal e as placas subgenitais, estas com um processo arredondado próximo ao ápice que é digitiforme, fig.8l (as placas subgenitais de *Neomonecphora* são muito semelhantes à *Deois* fig. 1f), parâmeros com elevação dorsal desenvolvida, ápice alongado e estreito com um espinho apical esclerotizado e voltado para trás (fig. 5p), edeago cilíndrico, robusto e curvado (com formato semelhante à *Baetkia*) com um conjunto de denticulos escamiformes, localizados no ápice da região dorsal.

#### **NEOSPHEORHINA DISTANT, 1909**

O gênero compreende espécies previamente incluídas em *Sphenorhina*. É caracterizado por ter o posclípeo comprimido e angulado (ângulo agudo a reto), crista lateral presente e bem marcada. Placa subgenital curta em relação ao pigóforo, parâmero com processo dorsal desenvolvido e arredondado, espinho subapical, esclerotizado e voltado para trás; edeago cilíndrico com um par de processos apicais espiniformes e ápice arredondado.

#### **NOTOZULIA FENNAH, 1968**

Fennah descreveu *Notozulia* como um subgênero de *Zulia*; Carvalho em 1995 elevou este subgênero a gênero. O gênero é monotípico e compreende *Notozulia entreriana* que tem o posclípeo inflado e convexo, placa subgenital semelhante à *Deois*, parâmero com espinho subapical pequeno com ápice voltado para baixo; edeago com formato semelhante a uma seta munido de uma grande quantidade de denticulos escamiformes na superfície dorsal. Um trabalho de redescrição e ultraestrutura de *Notozulia entreriana* foi feito por Paladini, et. al. (2008).

#### **OCOAXO FENNAH, 1968**

Segundo Nast (1951) este gênero assemelha-se a *Sphenorhina*. Caracteriza-se por possuir o pigóforo com dois processos (que podem se digitiformes ou arredondados) entre o tubo anal e a placa subgenital, esta com o ápice arredondado e um processo arredondado com um espinho, próximo à extremidade da placa, parâmero com espinho subapical voltado para frente (fig. 5q), edeago com formato característico: achatado ântero-posteriormente, com o ápice alargado com dois pares de processos inseridos dorsalmente e ventralmente (figs. 6o e 7o). Os dorsais longos e delgados e os ventrais curtos e espiniformes.



### ***OLCOTOMASPIS* LALLEMAND, 1949**

*Olcotomaspis* é um gênero monotípico. *Olcotomaspis versicolor* também não foi incluída na análise. Com base na ilustração da genitália masculina o gênero parece muito similar à *Hyalotomaspis*.

### ***ORODAMNIS* FENNAH, 1953**

É um gênero monotípico com distribuição para a Venezuela. Fennah (1953) considerou *Orodamnis* como um subgênero de *Deois*; posteriormente Costa & Sakakibara (2002) elevaram *Orodamnis* a gênero devido ao: tamanho pequeno, pigóforo com a placa subgenital alongada com o ápice gradativamente afilado, edeago cilíndrico, levemente curvo com gonóporo apical.

### ***PACHACANTHOCNEMIS* SCHIMDT, 1910**

Um gênero monotípico que inclui *Pachacanthocnemis bella*. A espécie tem uma grande variação na coloração (mas a genitália masculina é idêntica) mesmo assim existem duas subespécies de *P. bella*. Como características marcantes pode-se citar: a arista maior que o pedicelo (como *Sphenorina*), pigóforo com dois processos entre o tubo anal e a placa subgenital um deles digitiforme e o outro acuminado, parâmero alongado com um espinho subapical e laminar, fig. 5d (em alguns espécimes o espinho é em forma de gancho com o ápice agudo); edeago cilíndrico, reto, com dois pares de processos apicais longos inseridos dorsalmente e ventralmente (fig. 6e, 7e).

### ***PANABRUS* FENNAH, 1953**

*Panabrus dominicanus* tem o pigóforo com dois processos entre o tubo anal e a placa subgenital, placa subgenital longa e delgada com um espinho no ápice e um processo basal arredondado (placa subgenital semelhante à *Sphenorhina*, fig. 10b); parâmero com dois espinhos: o primeiro apical e bastante esclerotizado e o segundo subapical e voltado para baixo; edeago cilíndrico com a haste reta e um par de processos apicais arredondados, um processo único na haste (se estendendo desde a base do edeago à metade da haste) inserido dorsalmente.

### ***PLAGIOPHLEBOPTENA* SCHMIDT, 1910**

*Plagiophleboptena* tem duas espécies com distribuição para Bolívia e Equador. A genitália do macho não é conhecida. Dois espécimes de *P. smaragdina* pertencentes

ao SMNH que também eram fêmeas foram examinados. Optou-se por não incluir a espécie na matriz pelo fato de incluir uma grande quantidade de caracteres faltantes.

#### ***PROSAPIA FENNAH, 1949***

Este gênero foi revisado por Fennah (1953) e por Hamilton (1977). Segundo Carvalho e Webb (2005) mesmo tendo examinado os tipos as espécies do gênero são de difícil identificação por terem a genitália masculina muito semelhante entre si. Os autores especificam que é necessária muita cautela ao comparar um parâmero com as figuras publicadas por Fennah (1953), pois uma leve diferença na orientação pode mudar a aparência e a posição relativa entre o espinho do parâmero e o processo dorsal.

#### ***SCHISTOGONIA STAL, 1869***

As espécies pertencentes a este gênero caracterizam-se pelo posclípeo fracamente comprimido (uma exceção em relação aos outros gêneros incluídos em Ischnorhinini), angulado e com duas pequenas protuberâncias na extremidade inferior (característica encontrada em Neaenini e Hyboscartini) (fig. 4k), crista lateral do posclípeo fortemente marcada. Pigóforo com dois processos entre o tubo anal e a placa subgenital, um deles digitiforme e o outro laminar e esclerotizado, placa subgenital com um processo arredondado na base e um espinho no ápice; parâmero com um espinho subapical direcionado para frente; edeago cilíndrico com ápice bífido e um par de processos apicais alongados. Primeira valva do ovipositor com dentes na margem dorsal e processo basal desenvolvido; segunda valva com a margem dorsal lisa.

#### ***SIMORHINA JACOBI, 1908***

*Simorhina* é um gênero monotípico, compreende *S. sciodes* com distribuição para Bolívia, Peru e para o Brasil. Tem como característica o formato do posclípeo que não apresenta carena mediana e é quadrangular (figs. 2j e 4m), o formato da genitália masculina é característico: não há o processo entre o tubo anal e a placa subgenital, esta tem um espinho em forma de gancho em seu ápice (fig. 10n), parâmero sem espinho, com ápice agudo, edeago em formato de martelo, com ápice bífido e um par de processos apicais alongados (fig. 5i).

#### ***SINOPIA SAKAKIBARA, 1977***

*Sinopia* é um gênero monotípico que tem como representante *Sinopia signata*. O pigóforo tem um processo entre o tubo anal e a placa subgenital, esta é longa com um

processo digitiforme na base; parâmero com o ápice alongado e estreito munido de um espinho apical com ápice agudo voltado para baixo; edeago cilíndrico e liso sem nenhum processo. Segundo Sakakibara (1977) por possuir o corpo basal do flagelo cônico e o posclípeo inflado este gênero aproxima-se de *Tomaspis*, porém distinguindo-se pelo formato dos olhos e ocelos, tilo bem marcado e pela genitália do macho.

#### ***SPHENOCLYPEANA* LALLEMAND & SYNAVE, 1952**

*Sphenoclypeana* têm duas espécies devido a uma revisão recente (Paladini et. al, 2010) e a sinonímia de *S. brasiliensis* com *S. haematina* e *S. parana* com *S. consanguinea*. Na análise as duas espécies foram utilizadas. Nast (1951) comenta que o gênero é semelhante e proximamente relacionado à *Typeschata* principalmente devido à coloração e ao formato alongado do corpo. *Sphenoclypeana* difere de *Typeschata* por ter o pósclípeo inflado e não fortemente comprimido; e pela crista lateral do pósclípeo ser fracamente marcada (fig.4j). O padrão da genitália também é semelhante às espécies de *Typeschata*: com a placa subgenital curta em relação ao pigóforo, parâmeros com um espinho apical voltado para trás e processo dorsal arredondado e desenvolvido; edeago com ápice alargado e um par de processos apicais espiniformes, inseridos lateralmente e um processo mediano na haste, em forma de gancho.

#### ***SPHENORHINA* AMYOT & SERVILLE, 1843**

O gênero é caracterizado pelo posclípeo inflado e angulado (fig. 4h) e ao contrário dos outros gêneros a presença de uma arista muito longa, maior que o pedicelo. Placa subgenital muito longa em relação ao pigóforo, podendo ter alguns espinhos na margem dorsal; um processo longo entre a placa subgenital e o tubo anal e um processo longo e acuminado na base da placa subgenital (fig. 8a); parâmeros com o ápice longo e estreito e em algumas espécies dois espinhos subapicais (fig. 5a); edeago robusto, com a haste reta e um processo mediano longo, inserido ventralmente e voltado para cima (com exceção de *S. discors* que tem um par de processos apicais longos e delgados.). As fêmeas apresentam dois processos basais na primeira valva do ovipositor (fig.6e).

#### ***TAPAIUNA* FENNAH, 1968**

O gênero atualmente incluído em Neaenini é morfologicamente distinto dos outros gêneros pertencentes à tribo.

### ***TIODUS* NAST, 1951**

É um gênero incluído em Ischnorhinini, porém o formato do posclípeo não é tão achatado lateralmente e a crista lateral inferior, geralmente bem marcada nos outros gêneros pertencente a essa tribo, é fracamente marcada. Outro aspecto peculiar deste gênero é a conformação da genitália masculina: o edeago é fortemente bífido (figs. 8p e 9p) e o paramero tem uma torção em seu ápice (fig. 7t).

### ***TOMASPIS* AMYOT & SERVILLE, 1843**

No catálogo de Metcalf (1961) são listadas mais de 106 espécies para *Tomaspis*. Segundo Sakakibara (1977) esse elevado número foi alcançado devido à consideração do gênero num sentido muito amplo, resultando em um agrupamento muito heterogeneo. Trabalhos publicados posteriormente, principalmente por Fennah (1949, 1948, 1979), redistribuíram essas espécies em outros gêneros, com uma definição mais precisa. Desde então *Tomaspis* s. str. compreendeu quatro espécies: *T. furcata*, *T. collaris*, *T. nigricans* e *T. rufifrons*; além de duas variedades de *T. furcata*. Nast em 1951 revisando o gênero sinonimizou *T. rufifrons* e *T. nigricans* sendo que *T. collaris* e *T. furcata* foram sinonimizadas por Amyot e Serville. Nast (1951) tinha dúvidas quanto a *T. nigricans* desconfiando que a espécie poderia se tratar de uma forma melânica de *T. furcata*, mas devido à quantidade pequena de material para exame ele decidiu mante-la como uma espécie. Em 1977 Sakakibara constatou que realmente *T. nigricans* se trata de uma forma melânica de *T. furcata*. Atualmente o gênero compreende somente uma espécie *T. furcata*. *Tomaspis* compreende insetos de tamanho grande, posclípeo inflado e intumescido, pigóforo com um processo entre o tubo anal e a placa subgenital; paramero com um espinho subapical esclerotizado e voltado para a frente; edeago cilíndrico, haste reta com um par de processos apicais longos inseridos dorsalmente e um processo inserido ventralmente curto; um processo isolado inserido dorsalmente. Primeira valva do ovipositor com dentes na margem ventral e um processo basal pouco desenvolvido (fig. 6f); segunda valva do ovipositor com denticulações expandindo-se além do terço apical.

### ***TOMASPISINA* DISTANT, 1909**

Os tipos de duas espécies (*T. frontalis* e *T. rubromarginata*) são fêmeas, enquanto que o tipo de *T. fuliginosa* depositado no BMNH não foi encontrado.

Nenhuma das espécies foi incluída na análise por ausência do material nos museus visitados. Nast (1951) observou uma semelhança deste gênero com *Plagiophlebotena*.

#### ***TOMASPISINELLA* LALLEMAND, 1927**

*T. apicifasciata* e *T. parva* são conhecidos somente por sítipos fêmeas, não é conhecida a genitália do macho.

#### ***TROPIDORHINELLA* SCHMIDT, 1910**

O gênero compreende insetos que têm como caráter marcante o posclípeo projetado para frente (fig. 2c). As quatro espécies são semelhantes entre si, diferindo no padrão de coloração das bandas presentes nas tégminas e no formato da genitália do macho (principalmente os parâmeros e o edeago) que é único dentro de Tomaspidinae.

#### ***TUNAIMA* FENNAH, 1968**

A grande maioria das espécies de *Tunaima* geralmente são coletadas em campos de altitude, sugerindo um possível habitat para esse gênero, além disso, quanto ao formato da genitália existe uma grande heterogeneidade dentro do gênero, sendo que algumas espécies tem o parâmero voltado para trás (*T. decorata*, *T. brunneorubra*, *T. insignifica*, *T. pellucens*) e em outras ele é voltado para a frente como na maioria das espécies de Tomaspidinae; o parâmero pode ter um ou dois espinhos; a placa subgenital tem um processo alongado e espiniforme que pode estar localizado no ápice ou na base. O edeago é cilíndrico, com a haste reta, podendo ter um processo mediano inserido ventralmente (*T. pellucens* e *T. vinula*), a falobase é alargada, em forma de barril e geralmente o edeago é recoberto por pequenos dentículos escamiformes distribuídos por quase toda sua superfície. Segunda valva do ovipositor com dois processos basais, sendo um deles muito longo e voltado para trás.

#### ***TYPESCHATA* SCHIMDT, 1920**

Carvalho & Webb (2005), a validade das três espécies incluídas neste gênero é questionada devido às diferenças sutis das genitálias masculinas além de serem muito similares tanto em coloração como morfológicamente.

### **URUBAXIA FENNAH, 1968**

*Urubaxia* é um gênero monotípico que incluiu *Urubaxia tricolor* que anteriormente foi incluída em *Hyboscarta* por Distant (1909). Este gênero tem como característica marcante o ápice da tégmina translúcido. O pigóforo tem um processo arredondado entre a placa subgenital e o tubo anal, placa subgenital longa com o ápice digitiforme e um processo espiniforme na base sobre a margem dorsal, parâmero com dois espinhos apicais com ápice agudo; edeago cilíndrico com a haste reta e totalmente recoberto por um conjunto de dentículos. Segundo Fennah (1968) este gênero é muito semelhante à *Tunaima* sendo separado pelo autor: por apresentar um espessamento abrupto da veia  $Cu_1$  e uma quantidade menor de espinhos no basitarso. Na descrição do gênero, Fennah (1968) mencionou que o posclípeo é comprimido, característica que não foi observada nos espécimes analisados.

### **VORAGO FENNAH, 1968**

O padrão de cores das espécies do gênero é muito similar (tégminas marrons com duas finas bandas amareladas em zigue zague), porém a genitália é muito variável entre as espécies possibilitando uma identificação acurada. Segundo Thompson (comunicação pessoal) as ninfas podem ser encontradas vivendo em raízes.

### **ZUATA FENNAH, 1968**

As espécies deste gênero caracterizam-se por possuírem o posclípeo quadrangulado (fig. 2f) sem a presença das eminências cônicas (características da tribo a qual este gênero pertence), pigóforo com um processo digitiforme ou acuminado, placa subgenital curta em relação ao pigóforo, com ápice digitiforme, podendo ser acuminado (fig. 10r); parâmero sem espinho, com o ápice longo e estreito e processo dorsal formando um cume (fig. 7s); edeago subcilíndrico, com a haste reta podendo ter de dois a três pares de processos apicais alongados.

### **ZULIA FENNAH, 1949**

*Zulia* compreende dois subgêneros: *Zulia (Zulia)* com três espécies e *Zulia (Neozulia)* com cinco espécies. *Zulia* compreende insetos com o posclípeo angulado (ângulo obtuso), com ranhuras laterais levemente marcadas; parâmero com espinho apical voltado para frente; edeago cilíndrico, com a haste curva e sem nenhum processo, podendo apresentar um conjunto de pequenos dentículos esparsos na região dorsal e ventral.

Tabela 1: Tomaspidinae – tribos, gêneros, distribuição geográfica, número de espécies, espécies amostradas na análise e espécie tipo.

Tribo	Gênero	Distribuição Geográfica	Nro de Espécies	Espécies Amostradas	Espécie Tipo
Hyboscartini	<i>Chinana</i>	Argentina	1	-	<i>C. argentina</i>
	<i>Hemiplagiophlebotena</i>	Bolívia	1	-	<i>H. multicolor</i>
	<i>Hyboscarta</i>	Equador, Brasil, Bolívia	4	<i>H. melichari</i>	<i>H. rubrica</i>
	<i>Plagiophlebotena</i>	Bolívia, Equador	2	<i>P. smaragdina</i>	<i>P. tigrina</i>
Ischnorhinini	<i>Baetkia</i>	Brasil, Guiana Francesa, Suriname	3	<i>B. compressa</i> , <i>B. maroniensis</i>	<i>B. compressa</i>
	<i>Homalogrypota</i>	Brasil, Peru, Bolívia	3	<i>H. coccinea</i> , <i>H. interrupta</i>	<i>H. coccinea</i>
	<i>Ischnorhina</i>	Brasil, Bolívia, Equador	5	<i>I. ephippium</i> , <i>I. surinamensis</i> , <i>I. sp.n.1</i> , <i>I. sp.n.2</i>	<i>I. ephippium</i>
	<i>Laccogrypota</i>	Brasil, Peru, Colômbia, Equador, Guiana Francesa	17	<i>L. valida</i> , <i>L. inca</i>	<i>L. valida</i>
	<i>Neolaccogrypota</i>	Equador	1	<i>N. brunnea</i>	<i>N. brunnea</i>
	<i>Neosphenorhina</i>	Brasil	5	<i>N. ocellata</i> , <i>N. schombergi</i>	<i>N. ocellata</i>
	<i>Schistogonia</i>	Brasil	5	<i>S. bidentata</i> , <i>S. sanguinea</i>	<i>S. sanguinea</i>
	<i>Sphenoclypeana</i>	Brasil	2	<i>S. haematina</i> , <i>S. parana</i>	<i>S. haematina</i>
	<i>Tiodus</i>	Panamá, Colômbia, Peru	6	<i>T. nigricans</i>	<i>T. elongatus</i>
<i>Typeschata</i>	Brasil	3	<i>T. marginata</i>	<i>T. marginata</i>	
Tomaspidini	<i>Aeneolamia</i>	Brasil, Mexico, Honduras, Guatemala, Trindade, Guiana Francesa, Colômbia, Granada	7	<i>A. flavilatera</i> , <i>A. colon</i>	<i>A. varia</i>
	<i>Aracamunia</i>	Bolívia	1	<i>A. dimorpha</i>	<i>A. dimorpha</i>
	<i>Bradypteroscarta</i>	Equador	1	-	<i>B. infuscata</i>
	<i>Carachata</i>	Brasil	1	<i>C. dimorphica</i>	<i>C. dimorphica</i>
	<i>Carpentiera</i>	Bolívia, Peru	1	<i>C. insignis</i>	<i>C. insignis</i>
	<i>Catrimania</i>	Brasil, Peru	3	<i>C. semivitrea</i> , <i>C. longula</i>	<i>C. semivitrea</i>
	<i>Choconta</i>	Colômbia, Bolívia, Venezuela, Peru	5	<i>C. elliptica</i>	<i>C. elliptica</i>
	<i>Deois</i>	Brasil, Argentina	22	<i>D. flavopicta</i> , <i>D. terrea</i> , <i>D. flexuosa</i> , <i>D. schach</i>	<i>D. terrea</i>
	<i>Deoisella</i>	Brasil	2	<i>D. fasciata</i> , <i>D. picklesi</i>	<i>D. fasciata</i>
	<i>Ferorhinella</i>	Brasil	2	<i>F. brevis</i> , <i>F. balatra</i>	<i>F. brevis</i>
	<i>Hemitomaspis</i>	Peru, Bolívia, Panamá	3	<i>H. minuscula</i>	<i>H. caligata</i>
	<i>Huaina</i>	Mexico, Costa Rica	1	<i>H. inca</i>	<i>H. inca</i>
	<i>Hyalotomaspis</i>	Mexico	1	-	<i>H. clarissa</i>
	<i>Iphirhina</i>	Mexico, Guatemala, Costa Rica	5	<i>I. quota</i> , <i>I. perfecta</i>	<i>I. quota</i>
	<i>Isozulia</i>	Paraguai, Bolívia, Argentina, Colômbia, Equador, Peru	6	<i>I. astralis</i> , <i>I. soluta</i>	<i>I. flamen</i>
	<i>Kanaima</i>	Brasil, Argentina	3	<i>K. katzensteinii</i> , <i>K. fluvialis</i>	<i>K. katzensteinii</i>
	<i>Korobona</i>	Brasil	1	<i>K. lineata</i>	<i>K. lineata</i>
	<i>Lujana</i>	Brasil	1	<i>L. multicolor</i>	<i>L. multicolor</i>
	<i>Mahanarva</i>	Brasil, Uruguai, Equador, Peru, Colômbia, Costa Rica, Nicarágua, Nova Granada, Paraguai, Ilha Gorgona, Panamá, Bolívia, Venezuela.	42	<i>M. quadripunctata</i> , <i>M. liturata</i> , <i>M.</i> <i>rubripennis</i> , <i>M. integra</i>	<i>M. indicata</i>
	<i>Makonaima</i>	Peru, Equador	2	<i>M. lucifera</i>	<i>M. rivularis</i>
<i>Maxantonia</i>	Brasil, Equador, Colômbia, Peru, Bolívia, Panamá	35	<i>M. rubescens</i> , <i>M. quadriguttata</i>	<i>M. quadriguttata</i>	

Tabela 1: Continuação.

	<i>Monecphora</i>	Brasil, Guiana Francesa, Peru, Costa Rica	9	<i>M. semilutea</i> , <i>M. cingulata</i> , <i>M. nigratarsis</i> , <i>M. n.sp1</i> , <i>M. n.sp2</i>	<i>M. cingulata</i>
	<i>Neomonecphora</i>	Brasil, Guiana Francesa	6	<i>N. laurentana</i> , <i>N. apicalis</i>	<i>N. insignis</i>
	<i>Notozulia</i>	Argentina, Brasil, Paraguai	1	<i>N. entreriana</i>	<i>N. entreriana</i>
	<i>Ocoaxo</i>	Mexico, Costa Rica, Equador, Panamá, Colômbia, Estados Unidos	30	<i>O. lineatus</i> , <i>O. assimilis</i>	<i>O. lineatus</i>
	<i>Olcotomaspis</i>	Guatemala	1	<i>O. versicolor</i>	<i>O. versicolor</i>
	<i>Orodamnias</i>	Venezuela	1	<i>O. rynchosporae</i>	<i>O. rynchosporae</i>
	<i>Pacachantocnemis</i>	Costa Rica, Colômbia, Nova Granada	1	<i>P. bella</i>	<i>P. bella</i>
	<i>Panabrus</i>	Dominica	1	<i>P. dominicanus</i>	<i>P. dominicanus</i>
	<i>Prosapia</i>	Mexico, Costa Rica, Guatemala, Cuba, Jamaica, Panamá, Estados Unidos	15	<i>P. bicincta</i> , <i>P. ignifera</i>	<i>P. bicincta</i>
	<i>Sinopia</i>	Brasil, Guiana Francesa	1	<i>S. signata</i>	<i>S. signata</i>
	<i>Sphenorhina</i>	Equador, Brasil, Bolívia, Peru, Paraguai, Costa Rica, Colômbia, Venezuela,	59	<i>S. rubra</i> , <i>S. coronata</i> , <i>S. parambae</i>	<i>S. rubra</i>
	<i>Tomaspis</i>	Brasil	1	<i>T. furcata</i>	<i>T. furcata</i>
	<i>Tomaspisina</i>	Colômbia, Peru	3	-	<i>T. frontalis</i>
	<i>Tropidorhinella</i>	Bolívia, Brasil, Colômbia	4	<i>T. onorei</i>	<i>T. inflata</i>
	<i>Tunaima</i>	Brasil, Colombia	13	<i>T. brunneorubra</i> , <i>T. semiflava</i> , <i>T. insignifica</i>	<i>T. brunneorubra</i>
	<i>Urubaxia</i>	Brasil	1	<i>U. tricolor</i>	<i>U. tricolor</i>
	<i>Vorago</i>	Venezuela, Brasil, Guiana, Equador	4	<i>V. boxi</i>	<i>V. radialis</i>
	<i>Zulia</i>	Paraguai, Bolívia, Equador, Brasil, Venezuela	8	<i>Z. birubromaculata</i> , <i>Z. morosae</i> , <i>Z. pubescens</i>	<i>Z. pubescens</i>
Neaenini	<i>Marcion</i>	Venezuela	1	<i>M. equestris</i>	<i>M. equestris</i>
	<i>Neaenus</i>	Mexico	1	<i>N. varius</i>	<i>N. varius</i>
	<i>Simorhina</i>	Bolívia, Peru	1	<i>S. sciodes</i>	<i>S. sciodes</i>
	<i>Tapaiuna</i>	Venezuela, Costa Rica, Equador	3	<i>T. pehlkei</i>	<i>T. antica</i>
	<i>Tomaspisina</i>	Panamá, Equador	2	<i>T. apicifasciata</i>	<i>T. parva</i>
	<i>Zuata</i>	Bolívia, Venezuela, Peru, Colômbia, Equador	27	<i>Z. seguyi</i>	<i>Z. araguana</i>



---

## MATERIAL E MÉTODOS

---

### GRUPO DE ESTUDO E ESCOLHA DOS TERMINAIS.

Para a construção da matriz de dados, a maioria dos representantes dos 60 gêneros de Cercopidae foram utilizados. As espécies do grupo interno foram selecionadas com base na disponibilidade do material dando preferência a exemplares das espécies-tipo dos gêneros (Tabela 1).

Pelo menos duas espécies de cada gênero foram adicionadas na análise, com a finalidade de refletir a máxima diversidade dentro do grupo terminal, no caso do estudo molecular, para refletir a variação genética, Prendini (2001), seguindo este mesmo raciocínio é válida a inclusão de táxons problemas, ou seja, aqueles cujo posicionamento é dúvida e tem sido motivo de discussões entre os sistematas do grupo. Três táxons problemas foram incluídos na análise: *Tomaspis biolleyi*, *Tomaspis handlirschi* e *Hemitomaspis* (?). Além do que, nove espécies novas foram incluídas na análise molecular e serão descritas posteriormente.

Um mau desempenho resultante de uma má amostragem taxonômica foi demonstrado por Wheeler (1992). A amostragem mínima de pelo menos dois exemplares é necessária para distinguir os estados dos caracteres que são autapomórficos ou homoplásicos das sinapomorfias para aquele táxon (no caso gênero). Apesar dessas recomendações a escolha dos exemplares que farão parte da análise foi feita principalmente com base na disponibilidade do material a ser examinado. Alguns gêneros de Tomaspidae são monotípicos e conhecidos somente pelo holótipo, não havendo outros exemplares nos museus acessados.

A escolha dos terminais pertencentes ao grupo externo levou em consideração outros estudos filogenéticos de Cercopoidea e Cicadomorpha (Cryan, 2005; Cryan & Svenson, 2010). Três espécies de Aphrophoridae foram utilizadas como grupo externo,

sendo que as topologias foram enraizadas em *Aphrophora alni* segundo o proposto por Nixon & Carpenter, 1993.

### **ESTUDO MORFOLÓGICO.**

Para o estudo da morfologia, utilizaram-se espécimes adultos, secos e alfinetados, de ambos os sexos. Estes foram examinados com o auxílio de microscópio estereoscópico. As genitálias dos machos e das fêmeas foram destacadas e clarificadas em KOH 10%, mantidas em banho maria por aproximadamente 5-10 minutos, após isso foram lavadas em álcool 70% e em ácido acético. Após o estudo as genitálias foram acondicionadas em microtubos com tampas de polietileno, contendo glicerina e estes acoplados ao alfinete do respectivo exemplar.

Os desenhos das estruturas foram feitos com o auxílio da câmera clara e vetorizados com o programa Corel Draw versão X5. As fotografias foram obtidas com câmera digital Leica DFC-500, acoplada a microscópio estereoscópico (Leica MZ 16).

As imagens foram capturadas com o software IM50 (Image Manager; Leica Microsystems Imaging Solutions Ltd, Cambridge, UK) e a manipulação das mesmas com Auto-Montage Syncroscopy do Taxonline (Rede Paranaense de Coleções), também foram utilizadas imagens obtidas pela câmera JVC KYF75U acoplada ao microscópio estereoscópico LEICA modelo Z16APO a automontagem foi feita com o software Automontage PRO 54040013 no New York State Museum of Albany, NY.

As espécies foram identificadas com auxílio de chaves taxonômicas, bibliografia específica, descrições originais, redescrições, fotografias dos exemplares tipos e exemplares comparados com o material tipo primário.

### **CONSTRUÇÃO DOS CARACTERES.**

Os caracteres foram construídos com o objetivo de abranger a maior quantidade de variação morfológica possível. Muitos deles foram observados diretamente pela autora enquanto outros construídos com base em informações presentes na literatura (Fennah, 1968; Distant & Fowler, 1881-1905, Paladini et. al. 2008). Cinquenta

caracteres são referentes à morfologia externa (caracteres 1-50), quarenta e nove caracteres referentes à genitália do macho (caracteres 51-99) e nove caracteres referentes à genitália da fêmea (caracteres 100-108).

Cada caráter foi considerado como uma hipótese de agrupamento (homologia táxica *sensu* Patterson, 1982). As proposições das homologias envolvem dois passos: o primeiro, relacionado à formulação das hipóteses e o segundo relacionado ao teste ou legitimação das mesmas (de Pinna, 1991). Dentro deste raciocínio, no primeiro passo as homologias foram reconhecidas através de similaridade ou correspondências topológicas, para depois passarem por um teste de congruência onde todas as hipóteses primárias previamente formuladas estariam competindo entre si. As hipóteses que forem legitimadas poderão, por fim, serem consideradas homologias secundárias.

As duas construções de caracteres abordadas por Wilkinson (1995) foram utilizadas neste trabalho, dependendo do caráter e do caso em questão: 1) a codificação composicional ou caracteres multi-estado, onde cada estado é representado por uma combinação dos aspectos variáveis de um caráter complexo e a 2) codificação redutiva na qual, a variação é dividida em caracteres mais simples.

O enunciado dos caracteres foi feito seguindo-se o que foi proposto por Sereno, (2007): onde o caráter em conjunto com o estado do caráter é considerado a declaração do caráter (*character statement*) sendo que a declaração do caráter por sua vez é dividida em quatro componentes funcionais: localizador, variável, qualificador da variável e estado do caráter. Esses componentes existem somente em dois padrões de caracteres: neomórficos e transformacionais.

Caracteres faltantes ou que não puderam ser observados foram codificados como “-“ enquanto que os caracteres não aplicáveis como “?”.

A matriz de dados foi construída com o programa Winclada versão 1.00.08 (Nixon, 2002).

#### **ANÁLISE DE PARCIMÔNIA.**

Os caracteres foram tratados como não ordenados (não aditivos) sob a Parcimônia de Fitch (1971). As análises foram feitas com o programa TNT versão 1.1

*no taxon limit* (Goloboff et. al. 2008). Foram utilizados os seguintes esquemas para a busca dos cladogramas mais parcimoniosos: busca heurística tradicional (comando *Tradicional Search*) e Novas tecnologias de buscas (comando *New Technology Search*) o qual emprega uma junção de diferentes métodos para a busca da árvore com menor número de passos.

A estratégia mais comumente utilizada para encontrar as árvores mais parcimoniosas é RAS (*random addition sequences*) + TBR (*tree bisection reconnection*), sendo que esta geralmente funciona bem para matrizes com menos de 100 terminais, para matrizes maiores esta busca tem se mostrado ineficiente em encontrar resultados ótimos, ou seja, todas as ilhas (Goloboff, 1999). Salvar muitas árvores a cada replicação é uma “perda de tempo”, pois as árvores encontradas com a permuta de ramos diferem pouco da árvore original (Giribet & Wheeler, 2002). Além disso, utilizar regras com critérios mais restritos para o colapso de ramos torna as buscas mais eficientes, sendo melhor salvar menos árvores por replicação e usar critérios de colapso de ramos mais restritos conjuntamente com um número elevado de RAS (Goloboff, 1998).

Os parâmetros utilizados para as buscas foram os seguintes:

- *Tradicional search* ou busca heurística tradicional com 1) 1000 replicações utilizando-se para a permuta de ramos o algoritmo TBR, 99 árvores a serem salvas a cada replicação e um total máximo de 99.000 árvores armazenadas na memória. 2) 10.000 replicações ainda com o algoritmo TBR, 9 árvores a serem salvas a cada replicação e um total máximo de 99.000 árvores armazenadas na memória.
- *New technology search* ou novas tecnologias para busca heurística: algoritmo *Sectorial Search* (Goloboff 1999) utilizado no modo default; algoritmo *Ratchet* (Nixon 1999), com *Perturbation Phase* ajustada para 25 e 5 para *Up weighting* e *Down weighting*, respectivamente, e 20 iterações; algoritmo *Drift* (Goloboff 1999) com 20 ciclos; e algoritmo *Tree Fusing* (Goloboff 1999) com 100 *rounds*. Ainda, a busca foi realizada até que o comprimento mínimo fosse encontrado pelo menos 100 vezes (o equivalente a 100 replicações, cada uma delas realizando as passagens dos quatro algoritmos citados) com um total máximo de 99.000 árvores na memória. As estratégias de busca incluídas na *New Technology Search* serão explicadas abaixo.

No *tree fusing*, subgrupos de mesma composição são trocados entre diferentes árvores: selecionando-se aleatoriamente uma árvore (alvo) e uma árvore (fonte) entre as restantes e avaliando o resultado da movimentação de cada clado da árvore fonte para a árvore alvo e repetindo esse procedimento por *rounds* até se obter uma árvore ótima. Na *sectorial search* é feita uma avaliação para os rearranjos de ramos: onde uma árvore é selecionada como ponto de partida e vários setores desta árvore são selecionados e reanalisados separadamente, se uma melhor topologia for encontrada esta será substituída na árvore inicial. O *Ratchet* escolhe uma fração dos caracteres a qual são atribuídos pesos e uma busca por TBR é feita, esta é chamada de fase de perturbação, a partir da árvore obtida os pesos dos caracteres voltam a ser os originais e outra busca por TBR é refeita, este procedimento é repetido “n” vezes dependendo de quantas interações forem selecionadas. O *Tree drifting* usa a mesma metodologia do *Ratchet*, porém os pesos não são atribuídos aleatoriamente, mas sim a partir do valor de *fit* (ajuste) das árvores subótimas (Goloboff, 2008).

As buscas pelas árvores mais parcimoniosas foram feitas utilizando-se dois esquemas distintos de pesagem: pesos iguais e pesagem implícita. No primeiro caso, a todos os caracteres são atribuídos o mesmo peso enquanto que, na pesagem implícita os caracteres são tratados com pesos inversamente proporcionais a seus níveis de homoplasia (Goloboff, 1993). Para a pesagem implícita existe a constante “K” que determina o quanto forte a análise irá pesar contra as homoplasias. Valores elevados de K (fracos) aproximam-se às análises com pesos iguais. Entretanto não existe um critério “bem justificado” para a escolha de um valor particular de K, sendo essa decisão dependente da matriz (Goloboff, 1993). Resultados mais estáveis e grupos mais bem suportados podem ser alcançados atribuindo-se pesos menores para os caracteres de acordo com suas homoplasias. (Goloboff et. al. 2008).

A necessidade de se explorar diferentes valores de concavidade justifica-se por: a existência de um grupo que ocorre sob um determinado valor de K não garante que este mesmo grupo esteja presente nos resultados obtidos com outros valores de K, portanto quando a monofilia de um grupo não é suportada dentro de um intervalo de valores próximos de K, este grupo não pode ser considerado estável consequentemente somente clados presentes em todos os valores de K explorados têm sua monofilia fortemente corroborada (Goloboff et. al. 2008).

Para as análises com pesagem implícita foram utilizados 20 valores da constante de concavidade K (K1 – K20). As buscas foram realizadas com a *New technology search*, incluindo-se os algoritmos *ratchet*, *sectorial search*, *tree drifting* e *tree fusing*, buscando-se a melhor árvore, até que o melhor valor de *fit* fosse atingido três vezes.

O principal critério utilizado para avaliar a confiabilidade de uma árvore e selecionar entre as árvores mais parcimoniosas é a estabilidade. Uma árvore é considerada mais estável se os nós são menos parâmetros dependentes (Giribet, 2003). Após analisar a matriz com a pesagem implícita, os cladogramas mais estáveis serão aqueles que compartilharem o maior número de nós com os cladogramas restantes: de acordo com este raciocínio, hipóteses globalmente mais estáveis serão mais similares em topologia com as restantes do que hipóteses instáveis (Mirande, 2009).

As medidas utilizadas para comparação entre árvores são: o coeficiente de distorção (Farris, 1989), o qual compara o índice de retenção de cada árvore com a árvore fonte (veja Tabela 5) e a distância SPR (Goloboff, 2008) a qual calcula o número mínimo de movimentos requeridos para transformar uma árvore na árvore fonte (veja Tabela 6).

O suporte dos ramos foi calculado utilizando-se o suporte de Bremer absoluto ou “*decay index*” (Bremer, 1994) implementado no programa TNT (Goloboff et. al. 2008) com auxílio do *script* “*bremer.run*”. O suporte de bremer relativo foi calculado manualmente.

---

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

---

### LISTAGEM DOS CARACTERES.

Os gêneros pertencentes a Tomaspidinae foram definidos, principalmente pelas estruturas da cabeça, pronoto, número de espinhos da tíbia posterior e venação das tégminas. Estes caracteres estão presentes na chave de Fennah (1968) sendo a base para a classificação das tribos por ele proposta, porém a maioria destes caracteres são

homoplasias ou mesmo polimorfismos; há exemplos onde um espécime apresenta variação na venação entre a tégmina direita e a esquerda. Caracteres polimórficos não foram utilizados na análise. De acordo com Fennah (1968) os caracteres da genitália estão menos sujeitos à evolução paralela sendo que sua utilização teria uma maior confiabilidade. Mesmo os caracteres da genitália são em sua grande maioria homoplásicos.

O posclípeo apresenta uma variação considerável: pode ser fortemente comprimido lateralmente com uma crista lateral na margem inferior bem marcada, como nos gêneros de *Ischnorhinini* ou inflado nos gêneros de *Tomaspidini* algumas vezes entumescido como em *Tomaspis furcata*. Em perfil o posclípeo pode ser convexo ou angulado, se angulado o ângulo variando de reto (*Ischnorhina*) a obtuso (*Mahanarva*). A carena mediana do posclípeo varia de estreita (a maioria dos gêneros de *Cercopidae*) a larga (em *Hyboscarta*) sendo que o número de carenas pode variar, por exemplo, *Maxantonia* tem três carenas longitudinais, sendo essa uma sinapomorfia para o gênero. Ainda o posclípeo pode apresentar duas pequenas protuberâncias na margem inferior, Fennah (1968) atribuiu este caráter às tribos *Neaenini* e *Hyboscartini*, mas este também está presente em *Schistogonia*, gênero pertencente à *Ischnorhinini*. Ainda o autor coloca que os caracteres do posclípeos são inúteis na taxonomia de *Cercopidae*, pois há a ocorrência de condições intermediárias ou ainda “formas miméticas” consequentes da evolução paralela. Mesmo assim optou-se por utilizar os caracteres do posclípeo na filogenia e muitos deles, mesmo sendo homoplasias, apresentaram um índice de retenção alto sendo úteis para a sustentação de clados.

O rostro é variável em comprimento e essa variação pode ser encontrada entre gêneros ou mesmo subgêneros, por exemplo, em *Mahanarva* (*Mahanarva*) o rostro atinge as mesocoxas enquanto que em *Mahanarva* (*Ipiranga*) o rostro é mais curto não atingindo as mesocoxas.

Os ocelos localizam-se sempre mais próximos uns dos outros do que dos olhos, porém a distância entre eles (que neste trabalho é medida com base no diâmetro de um ocelo) e a posição deles em relação à margem posterior da cabeça (comparação dos ocelos em relação à linha imaginária que passa entre os olhos) variam entre os gêneros.

A antena de *Cercopidae* sempre apresenta um longo flagelo e uma arista situada abaixo do flagelo, existe variação nas estruturas antenais entre gêneros e em alguns casos entre as espécies. Os caracteres aqui utilizados foram: a forma do corpo basal do

flagelo, tamanho e presença da arista, que na verdade é uma sensila basicônica descrita nos trabalhos de Liang & Fletcher (2002) e Liang (2001) e pilosidade do escapo: as cerdas presentes no escapo medem de 40 a 60  $\mu\text{m}$  podendo ser retas ou ligeiramente curvas, estão presentes na base do pedicelo e mais raramente em outras regiões da antena, são sensilas tricóides envolvidas na mecanorecepção (fig.3a). O corpo basal do flagelo além de variar em formato (podendo ser cônico, subcilíndrico ou ovóide) apresenta diversas sensilas (celocônicas e campaniformes) que variam na conformação e número (fig. 3e). Segundo Andy Hamilton (comunicação pessoal) os caracteres referentes às sensilas são muito importantes para a filogenia de Cercopoidea.

O pronoto de Cercopidae é hexagonal, a variação encontra-se no formato das margens ântero-laterais que podem ser convexas ou retas. A margem posterior, que na maioria das espécies é chanfrada, em alguns casos pode ser reta. A presença da carena mediana e seu formato tem uma variação interespecífica. O pronoto com o perfil curvado é uma característica de alguns gêneros de Tomaspidae como *Tapaiuna*, *Simorhina* e *Makonaima*. Esta conformação é usual nos cercopideos do Velho Mundo (Cercopinae) como pode ser notado em *Cosmoscarta*.

A tíbia posterior em Tomaspidae, com raras exceções (*Makonaima lucifera*, *Tapaiuna* e *Neomonecphora*, por exemplo), tem dois espinhos laterais, Fennah (1968) utilizou este caráter como uma das sinapomorfias para Tomaspidae o que mostrou-se inválido, ainda o espinho basal pode ser diminuto e inconspícuo (quase imperceptível) como em alguns gêneros de Ischnorhini. O basitarso tem uma coroa apical de espinhos, Fennah (1968) utilizou o número destes espinhos como caráter, mas este tem grande variação intraespecífica sendo que optou-se por utilizar o número de fileiras de espinhos do basitarso e a quantidade de cerdas presentes.

A tégmina varia na proporção do comprimento e largura, na marcação da venação e no nível de reticulação apical. Quanto à coloração existem muitos polimorfismos dentro de alguns gêneros como *Mahanarva*, *Prosapia*, *Kanaima*, *Maxantonia* ou mesmo formas miméticas como, por exemplo, o padrão de cores da tégmina de *Laccogrypota valida* é idêntico ao de *Maxantonia* n.sp., sendo que essas duas espécies são pertencentes a gêneros diferentes e tribos diferentes. Isso muitas vezes dificulta a identificação dos Cercopidae que é um tópico importante visto que, muitas espécies são importantes pragas e causam uma quantidade significativa de danos econômicos.



A espessura da veia  $Cu_1$  apresenta variação, a despeito de ter sido citada por Fennah (1968) e considerada por ele como invariável.

A grande maioria dos caracteres utilizados são provenientes da genitália do macho. Segundo Fennah (1968), o pigóforo, o sétimo e oitavo esternito do abdômen do macho em Tomaspidae são menos variáveis que em Cercopinae. Em Tomaspidae o pigóforo é curto e as placas subgenitais fusionadas a ele. O edeago tem variação em formato, número de processos, inserção destes processos, denticulação, curvatura e os parâmetros também variam em formato, quantidade de espinhos e conformação da margem dorsal. A genitália masculina tem variação interespecífica, mas o padrão e conformação geral são estáveis nos gêneros.

Na genitália da fêmea o processo basal da primeira valva do ovipositor varia em tamanho e direção e na segunda valva do ovipositor a extensão da denticulação da margem dorsal também varia. Em alguns gêneros (*Tomaspis* e *Korobona*) a primeira valva do ovipositor apresenta denticulação.

## LISTA DE CARACTERES

### CABEÇA

---

**(1) Tilo, carena mediana:**

- (0) ausente (fig 1b),
- (1) presente (fig 11).

**(2) Vértice, carena mediana:**

- (0) ausente (fig 1b),
- (1) presente (fig 1a).

**(3) Vértice, formato:**

- (0) estreito (retangular) (fig 1b),
- (1) largo (quadrangular) (fig 1a).

**(4) Ocelos, distância entre sí medida a partir de um diâmetro de um ocelo:**

- (0) um (fig. 4h),
- (1) dois (fig. 4e),
- (2) mais.

**(5) Ocelos, posição em relação à linha imaginária que passa no meio dos olhos:**

- (0) na frente,
  - (1) no meio,
  - (2) atrás.
- (6) Antena, formato do corpo basal do flagelo:**
- (0) cônico (fig. 5b),
  - (1) ovoide (fig. 5a),
  - (2) subcilíndrico.
- (7) Antena, tamanho do corpo basal do flagelo em relação ao pedicelo:**
- (0) maior (fig. 5b),
  - (1) menor (fig. 5a),
  - (2) igual.
- (8) Antena, comprimento e quantidade de cerdas presentes no pedicelo:**
- (0) longas e abundantes (fig. 5b),
  - (1) curtas e escassas (fig. 5a).
- (9) Antena, arista do corpo basal do flagelo:**
- (0) ausente (fig. 3d),
  - (1) presente (fig. 3c).
- (10) Antena, tamanho da arista em relação ao pedicelo:**
- (0) maior,
  - (1) igual (fig. 3c),
  - (2) menor.
- (11) Posclípeo, formato em vista ventral:**
- (0) inflado (fig. 4n),
  - (1) comprimido (fig. 4k),
  - (2) achatado.
- (12) Posclípeo, compressão lateral:**
- (0) forte (fig. 4i),
  - (1) fraca (fig. 4j).
- (13) Posclípeo, formato em vista frontal:**
- (0) retangular (fig. 4k),
  - (1) quadrangular (fig. 4m),
  - (2) arredondado.
- (14) Posclípeo, recuo do perfil:**

- (0) recuado (fig. 2k),
  - (1) não recuado (fig. 2j),
  - (2) projetado para frente (fig. 2c; 2d).
- (15) Posclípeo, formato do perfil:**
- (0) angulado (fig. 2g),
  - (1) convexo (fig. 2k).
- (15) Posclípeo, formato do ângulo:**
- (0) agudo ou reto (formando um vértice) (fig. 2g),
  - (1) obtuso (fig. 2i).
- (16) Posclípeo, intumescimento:**
- (0) ausente (fig. 2l),
  - (1) presente (fig. 2a).
- (17) Posclípeo, margem inferior, crista lateral:**
- (0) ausente (fig. 4j),
  - (1) presente (fig. 4i).
- (18) Posclípeo, margem inferior marcação da crista lateral:**
- (0) fraca,
  - (1) forte (fig. 4i).
- (19) Posclípeo, carena longitudinal em vista frontal:**
- (0) ausente,
  - (1) presente (fig. 4n).
- (20) Posclípeo, profundidade da carena longitudinal:**
- (0) proeminente (fig. 4k),
  - (1) não proeminente (fig. 4n).
- (21) Posclípeo, espessura da carena longitudinal:**
- (0) larga (fig. 4o),
  - (1) estreita (fig. 4l).
- (22) Posclípeo, número de carenas longitudinais:**
- (0) uma (fig. 4k),
  - (1) três (fig. 4p).
- (23) Posclípeo, ranhuras laterais:**
- (0) ausentes,
  - (1) presentes.

**(24) Posclípeo, impressão das ranhuras laterais:**

- (0) levemente marcadas (fig. 2g),
- (1) grosseiramente marcadas (fig. 2l).

**(25) Posclípeo, triângulo formado no ápice com o tilo:**

- (0) ausente (fig. 4n),
- (1) presente (fig. 4k).

**(26) Posclípeo, protuberâncias laterais na extremidade da margem inferior:**

- (0) ausente (fig. 4m),
- (1) presente (fig. 4k).

**(27) Rostro, comprimento em relação às mesocoxas:**

- (0) atingindo a base das mesocoxas,
- (1) atingindo as mesocoxas,
- (2) ultrapassando as mesocoxas.

**TÓRAX**

---

**(15) Pronoto, proporção do comprimento da margem ânterolateral com o comprimento da metade da margem anterior:**

- (0) menor (fig. 4h),
- (1) maior,
- (2) igual (fig. 4g).

**(16) Pronoto, formato da margem ânterolateral:**

- (0) convexa (fig. 4f),
- (1) reta (fig. 4e).

**(17) Pronoto, reentrância da margem posterior:**

- (0) leve (fig. 4e),
- (1) forte (fig. 4f),
- (2) ausente.

**(18) Pronoto, carena mediana:**

- (0) ausente (fig. 4h),
- (1) presente (fig. 4f).

**(19) Pronoto, carena mediana:**

- (0) inteira (fig. 4f),

- (1) reduzida (fig. 4g).
- (20) Pronoto, formato do perfil em vista lateral:**
- (0) curvado (fig. 2j),  
(1) não curvado (fig. 2k).
- (21) Pronoto, formato dos ângulos umerais:**
- (0) obtusos,  
(1) redondos.
- (22) Tégminas, proporção entre o comprimento/largura:**
- (0) estreitas ( $C/L \Rightarrow 3$ ),  
(1) largas ( $C/L \leq 2,9$ ).
- (23) Tégminas, marcação da venação:**
- (0) visível,  
(1) proeminente.
- (24) Tégminas, marcação da veia  $A_2$ :**
- (0) indistinta,  
(1) distinta e percorrente.
- (25) Tégminas, reticulação das veias apicais:**
- (0) presente (fig. 4a),  
(1) ausente.
- (26) Tégminas, desenvolvimento da reticulação das veias apicais:**
- (0) desenvolvida (fig. 4a),  
(1) reduzida (fig. 4c).
- (27) Asas posteriores, espessamento basal da veia  $Cu_1$ :**
- (0) espessada,  
(1) não espessada (fig. 4d).
- (28) Perna posterior, número de espinhos na superfície lateral da tibia:**
- (0) um,  
(1) dois (fig. 1e).
- (29) Perna posterior, tamanho do espinho basal em relação àqueles situados na coroa apical da tibia:**
- (0) maior,  
(1) igual,  
(2) menor.

- (30) Perna posterior, tamanho do espinho apical em relação àqueles situados na coroa apical da tíbia:**
- (0) igual,
  - (1) maior.
- (31) Perna posterior, espinho na face interna do fêmur:**
- (0) presente,
  - (1) ausente.
- (32) Perna posterior, tamanho do espinho da face interna do fêmur:**
- (0) conspícuo,
  - (1) inconspícuo.
- (33) Perna posterior, quantidade de fileiras de espinhos localizados na coroa apical do basitarso:**
- (0) uma,
  - (1) duas,
  - (2) três.
- (34) Perna posterior, quantidade de cerdas presentes no basitarso:**
- (0) rala camada possibilitando a visualização dos espinhos da coroa apical,
  - (1) densa camada impossibilitando a visualização dos espinhos da coroa apical.
- (35) Perna posterior, processo subungueal:**
- (0) presente (fig 3f e 3g),
  - (1) ausente.
- (36) Perna posterior, formato do processo subungueal:**
- (0) com formato semelhante à unha (fig. 3g),
  - (1) triangular,
  - (2) retangular (fig 3f).

## **ABDÔMEN DO MACHO**

---

- (37) Pigóforo, processo na margem lateral:**
- (0) ausente (fig. 10r),
  - (1) presente (fig. 10j).
- (38) Pigóforo, número de processos na margem lateral entre o tubo anal e a placa subgenital:**

- (0) um (fig. 10k),
  - (1) dois (fig. 10f).
- (39) Placas subgenitais, comprimento em relação ao pigóforo:**
- (0) curtas (fig. 10o),
  - (1) longas (fig. 10i).
  - (2) muito longas (fig. 10a).
- (40) Placas subgenitais, grau de fusão entre elas:**
- (0) unidas na base (fig. 1g),
  - (1) livres por quase toda a sua extensão (fig. 1h),
  - (2) unidas por quase toda a sua extensão (fig. 1c).
- (41) Placas subgenitais, processo na base:**
- (0) ausente (fig. 10c),
  - (1) presente (fig. 10b).
- (42) Placas subgenitais, formato do processo localizado na base:**
- (0) alongado (fig. 10a),
  - (1) curto (fig. 10i).
- (43) Placas subgenitais, formato do ápice do processo localizado na base:**
- (0) acuminado (fig. 10a),
  - (1) não acuminado (fig. 10b).
- (44) Placas subgenitais, formato da margem dorsal:**
- (0) arredondada (fig. 10h),
  - (1) reta (fig. 10d),
  - (2) aguda (fig. 10m).
- (45) Placas subgenitais, espinho no ápice:**
- (0) ausente (fig. 10c),
  - (1) presente (fig. 10b).
- (46) Placas subgenitais, formato do ápice:**
- (0) digitiforme (fig. 10h),
  - (1) agudo (fig. 10a),
  - (2) truncado (fig. 10o),
  - (3) arredondado (fig. 10g).
- (47) Placas subgenitais, denticulos da face interna:**
- (0) ausente (fig. 10e),

- (1) presente (fig. 10h).
- (48) Placas subgenitais, posição dos dentículos da face interna:**
- (0) esparsos,  
(1) limitando-se à margem dorsal.
- (49) Parâmeros, posição em relação às placas subgenitais:**
- (0) ultrapassando (fig. 10o),  
(1) não ultrapassando (fig.10q).
- (50) Parâmeros, direção em relação às placas subgenitais:**
- (0) voltados para frente (fig. 7h),  
(1) voltados para trás (fig. 7i),  
(2) voltados para baixo (fig. 7r).
- (51) Parâmero, espinho:**
- (0) presente (fig. 7n),  
(1) ausente (fig. 7u).
- (52) Parâmero, número de espinhos:**
- (0) um (fig. 7f),  
(1) dois (fig. 7b).
- (53) Parâmero, posição do espinho primário:**
- (0) apical (fig. 7t),  
(1) subapical (fig. 7h).
- (54) Parâmero, inserção do espinho primário:**
- (0) externo,  
(1) interno.
- (55) Parâmero, direção do espinho primário em relação ao eixo:**
- (0) horizontal (trás, frente) (fig. 7m e 7b),  
(1) vertical (cima, baixo) (fig. 7r).
- (56) Parâmero, ápice do espinho primário:**
- (0) agudo (fig. 7c),  
(2) laminar (fig. 7g),  
(3) arredondado.
- (57) Parâmero, posição do espinho secundário:**
- (0) apical,  
(1) subapical (fig.7c).



**(58) Parâmero, inserção do espinho secundário:**

- (0) externo (para fora),
- (1) interno (para dentro).

**(59) Parâmero, formato do ápice do espinho secundário:**

- (0) agudo (fig. 7b),
- (1) truncado,
- (2) laminar (fig. 7j).

**(60) Parâmero, processo dorsal:**

- (0) reduzido (fig. 7j),
- (1) desenvolvido (fig. 7s).

**(61) Parâmero, formato do processo dorsal:**

- (0) arredondado (fig. 7p),
- (1) formando um cume (fig. 7s).

**(62) Parâmero, formato do ápice:**

- (0) alongado e estreito (fig. 7o),
- (1) curto e largo (fig. 7h),
- (2) alongado e não estreito (fig. 7j).

**(63) Edeago, formato:**

- (0) cilíndrico (fig. 8h),
- (1) achatado (fig. 8o).

**(64) Edeago, achatamento:**

- (0) antero-posterior,
- (1) lateral

**(65) Edeago, extremidade:**

- (0) simples (fig. 9n),
- (1) com processos apicais (fig. 9c).

**(66) Edeago, número de processos apicais:**

- (0) um par (fig. 9d),
- (1) dois pares (fig. 9k),
- (2) mais.

**(67) Edeago, formato dos processos apicais:**

- (0) longos e delgados (fig. 9b),
- (1) espiniformes (fig. 9p),

- (2) formato de barbatana (fig. 9l).
- (68) Edeago, direção do ápice dos processos apicais (em relação ao eixo):**
- (0) horizontal (fig. 9c),
  - (1) vertical (fig. 9f).
- (69) Edeago, inserção dos processos apicais:**
- (0) dorsal (fig. 9d),
  - (1) ventral (fig. 8a),
  - (2) lateral (fig. 9f),
  - (3) ambos (lateral e dorsal) (fig. 9o).
- (70) Edeago, formato dos processos apicais:**
- (0) cilíndricos (fig. 9e),
  - (1) achatados (fig. 9c).
- (71) Edeago, formato do ápice:**
- (0) bífido (fig. 9p),
  - (1) truncado (fig. 9h),
  - (2) arredondado (fig. 9o),
  - (3) agudo.
- (72) Edeago, tamanho do ápice do em relação à haste:**
- (0) alargado (fig. 9o),
  - (1) não alargado (fig. 9q).
- (73) Edeago, dentículos escamiformes na superfície:**
- (0) presentes,
  - (1) ausentes.
- (74) Edeago, posicionamento dos dentículos escamiformes na superfície:**
- (0) ventral,
  - (1) dorsal,
  - (2) ambos.
- (75) Edeago, expansão dos dentículos escamiformes:**
- (0) esparsos (por tudo),
  - (1) não esparsos (limitados a uma região específica).
- (76) Edeago, quantidade de dentículos escamiformes:**
- (0) grande,
  - (1) pequena.

**(77) Edeago, haste:**

- (0) simples (fig. 8g),
- (1) com processos (fig. 8q).

**(78) Edeago, formato da haste:**

- (0) reta (fig. 8a),
- (1) curva em C (fig. 8l),
- (2) curva em S (fig. 8g e 8q).

**(79) Edeago, inserção dos processos da haste:**

- (0) dorsal (fig. 8h),
- (1) ventral (fig. 8a),
- (2) lateral (fig. 8l).

**(80) Edeago, número de processos da haste:**

- (0) único (fig. 8d),
- (1) um par (fig. 9b),

**(81) Edeago, formato dos processos da haste:**

- (0) alongados (fig. 8j),
- (1) espiniformes (fig. 8p),
- (2) barbatana (fig. 8l).

**(82) Edeago, formato dos processos da haste:**

- (0) cilíndricos (fig. 8h),
- (1) achatados (fig. 8d).

**(83) Edeago, direção dos processos da haste (em relação ao eixo):**

- (0) horizontal (fig. 8n),
- (1) vertical (fig. 8d).

**(84) Edeago, tamanho dos processos em relação à haste:**

- (0) longos (maiores ou iguais à haste) (fig. 8j),
- (1) curtos (menores que a haste) (fig. 8n).

**(85) Edeago, tamanho da falobase:**

- (0) alargada,
- (1) não alargada.

**ABDÔMEN DA FÊMEA**

---

**(86) Ovipositor, margem da primeira valva:**

- (0) com dentes (fig. 6e),
  - (1) lisa (fig. 6f).
- (87) Ovipositor, processo basal da primeira valva:**
- (0) ausente,
  - (1) presente (fig. 8g).
- (88) Ovipositor, processo basal da primeira valva:**
- (0) desenvolvido (fig. 8e),
  - (1) não desenvolvido (fig. 8f).
- (89) Ovipositor, número de processos basais da primeira valva:**
- (0) um (fig. 8g),
  - (1) dois (fig. 8h).
- (90) Ovipositor, direção do processo basal da primeira valva:**
- (0) voltado para baixo (fig. 6g),
  - (1) voltado para trás (fig. 6h),
  - (2) voltado para frente (fig. 6a).
- (91) Ovipositor, formato do processo basal da primeira valva:**
- (0) arredondado (fig. 6f),
  - (1) alongado (fig. 6g).
- (92) Ovipositor, formato da segunda valva do ovipositor:**
- (0) curta e larga (fig. 6d),
  - (1) longa e delgada (fig. 6c).
- (93) Ovipositor, dentes na margem dorsal da segunda valva:**
- (0) presentes (fig. 6b),
  - (1) ausentes (fig. 6a).
- (94) Ovipositor, posição dos dentes na margem dorsal da segunda valva:**
- (0) limitando-se ao início do terço apical (fig. 3h e 3i),
  - (1) expandindo-se além do terço apical.

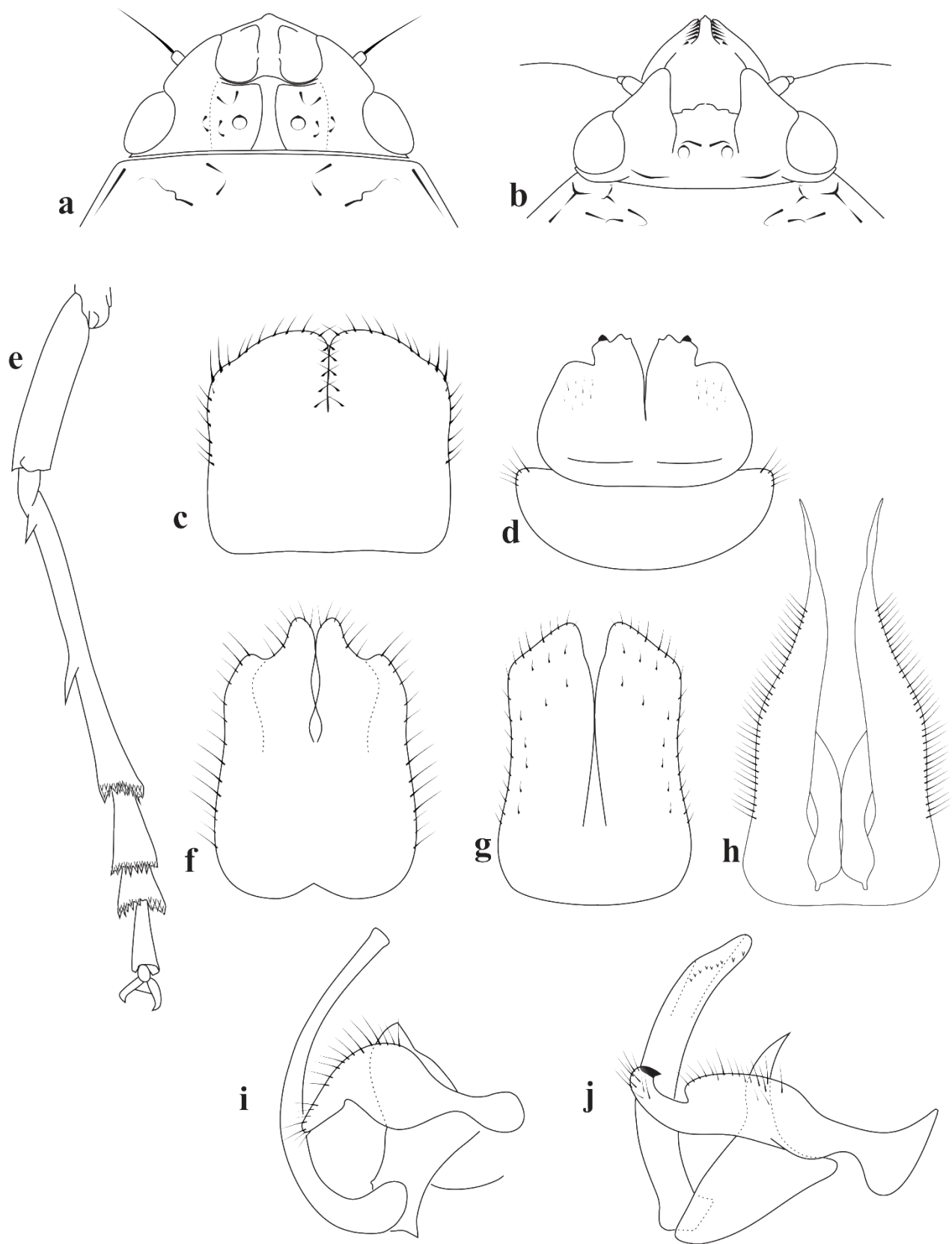


Figura 1: Caracteres cabeça, tórax e abdômen: Cabeça, vista ventral: a. *Kanaima fluvialis*; b. *Sphenorhina rubra*. Placa subgenital, vista ventral: c. *Baetkia maroniensis*; d. *Simorhina sciodes*; e. *Deois flexuosa*, perna posterior em vista lateral. Placa subgenital, vista ventral: f. *Neomonecphora apicalis*; g. *Ocoaxo* sp.; h. *Tunaima insignifica*. Edeago, conectivo e parâmero: i. *Simorhina sciodes*; j. *Hyboscarta melichari*.

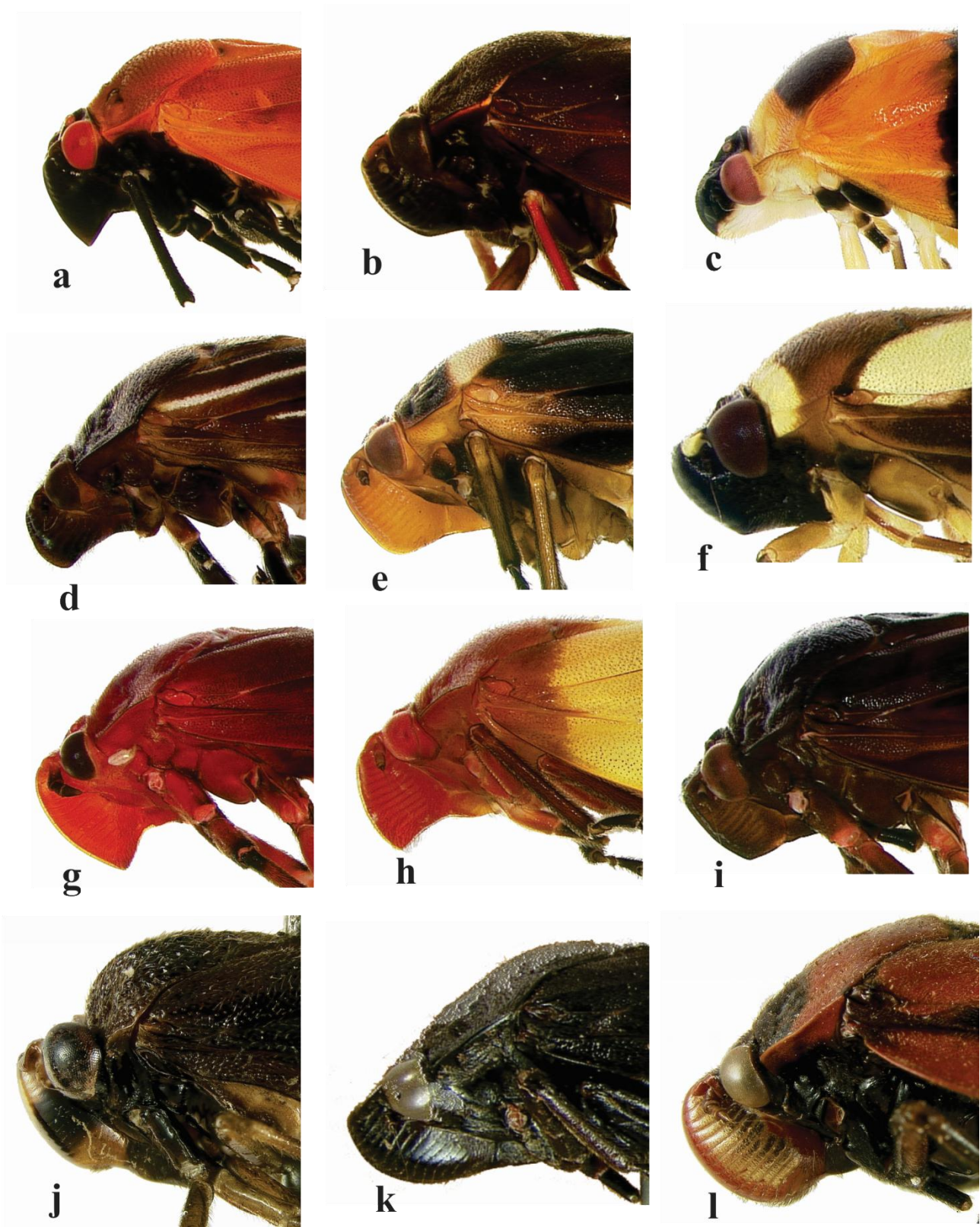


Figura 2: Cabeça e posclípeo, vista lateral: a. *Tomaspis biolleyi*; b. *Vorago boxi*; c. *Tropidorhinella onorei*; d. *Carpentiera insignis*; e. *Prosapia bicincta*; f. *Zuata* sp. n.; g. *Homalogrypota coccinea*; h. *Sphenorhina rubra*; i. *Maxantonia quadriguttata*; j. *Simorhina sciodes*; k. *Kanaima katzensteinii*; l. *Tomaspis furcata*.

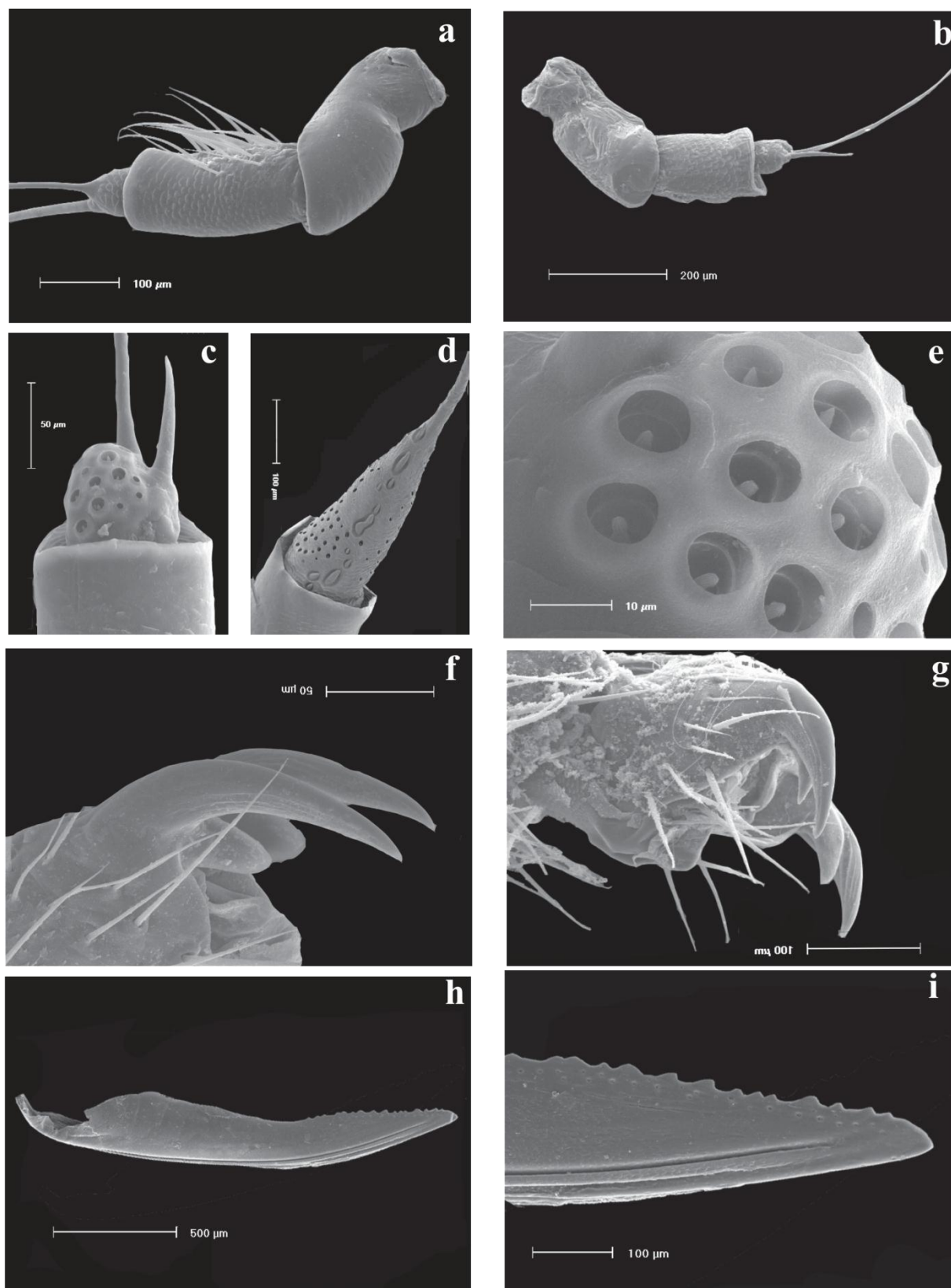


Figura 3: Caracteres cabeça, tórax e abdômen: Antena: a. *Sphenorhina rubra*; b. *Kanaima fluvialis*; c. *Notozulia entreriana*, corpo basal do flagelo; d. *Sphenoclypeana parana*, corpo basal do flagelo; e. *Notozulia entreriana*, sensilas do corpo basal do flagelo. Processo subungueal: f. *Deois flexuosa*; g. *Sphenoclypeana parana*. Segunda valva do ovipositor: h. *Kanaima fluvialis*; i. *Kanaima fluvialis*, denticulação.

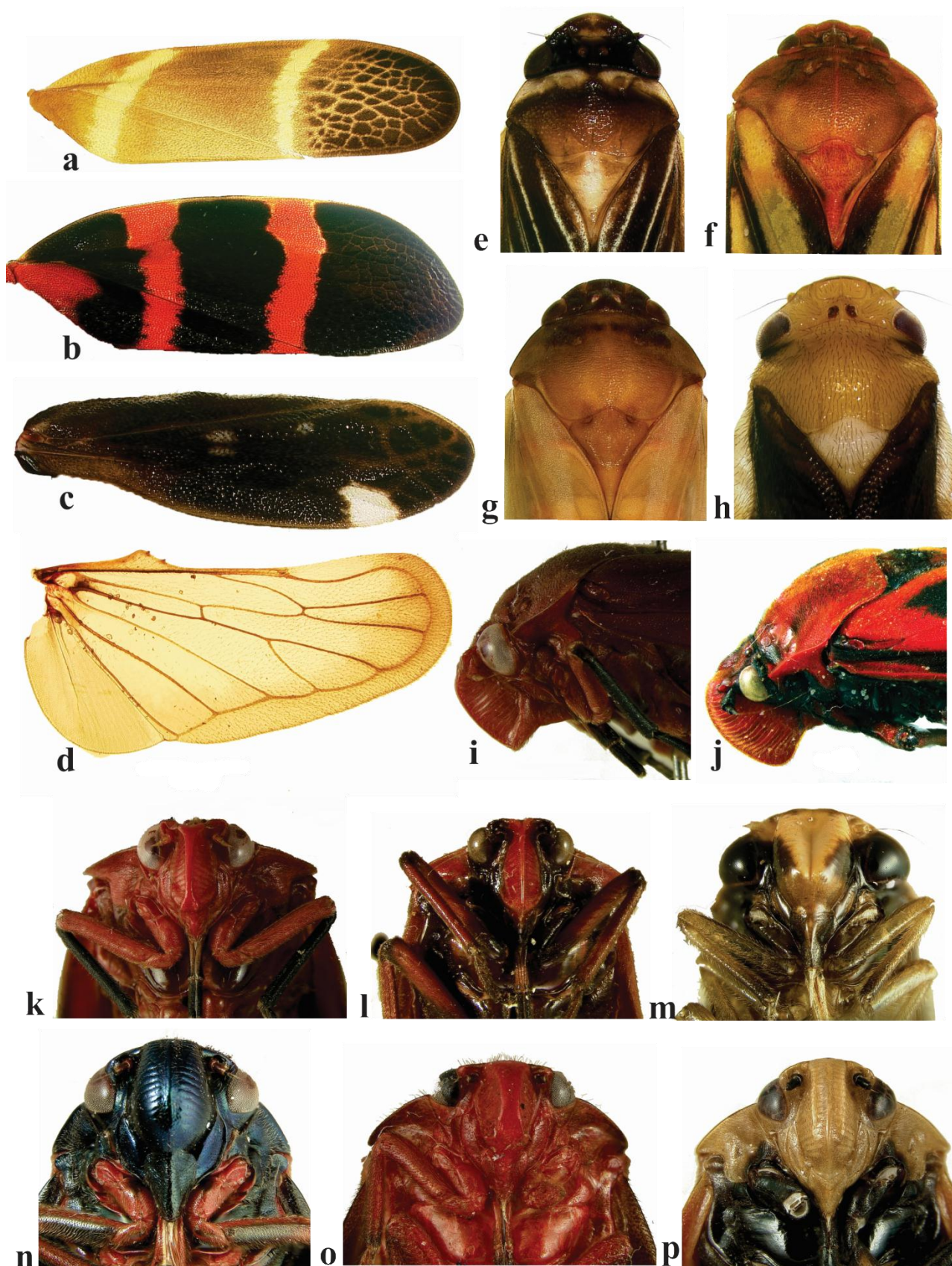


Figura 4: Caracteres cabeça e tórax: Tégmina: a. *Maxantonia* sp.; b. *Huaina inca*; c. *Simorhina sciodes*. Asa posterior: d. *Maxantonia* sp. Cabeça e pronoto vista dorsal: e. *Zuata* sp.n. ; f. *Mahanarva liturata*; g. *Deois incompleta*; h. *Hemitomaspis* (?). Cabeça e pronoto, vista lateral: i. *Typescata marginata*; j. *Sphenoclypeana parana*. Cabeça e posclípeo, vista ventral: k. *Schistogonia bidentata*; l. *Sphenoclypeana parana*; m. *Simorhina sciodes*; n. *Deois flexuosa*; o. *Hyboscarta melichari*; p. *Maxantonia rubescens*.



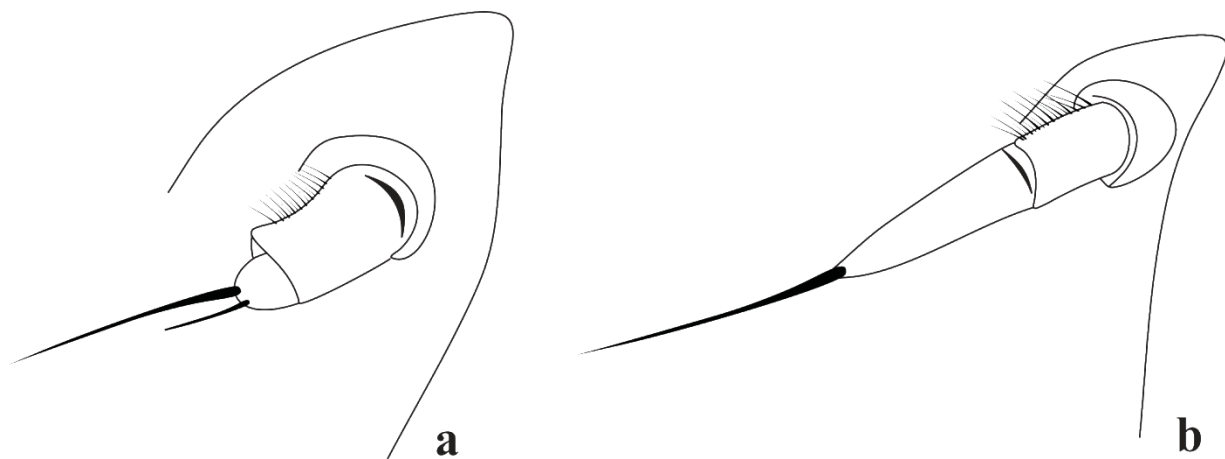


Figura 5: Antena, corpo basal do flagelo: a. *Maxantonia rubescens*; b. *Sphenoclypeana parana*.

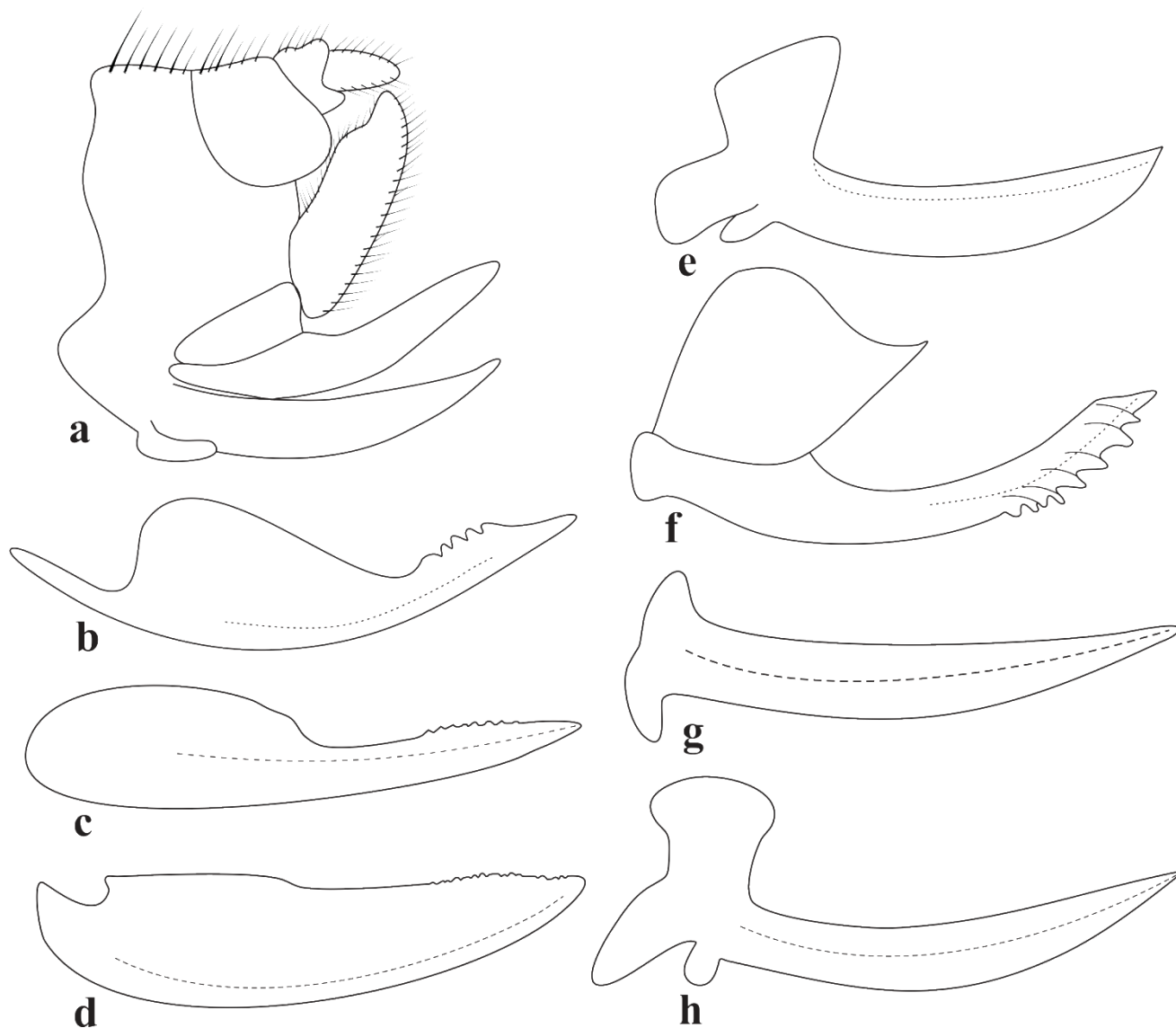


Figura 6: Fêmea: a. *Maxantonia rubescens*, pigóforo, I, II e III valva do ovipositor. Segunda valva do ovipositor: b. *Tomaspis furcata*; c. *Mahanarva dubia*; d. *Neosphenorhina ocellata*. Primeira valva do ovipositor: e. *Sphenorhina rubra*; f. *Tomaspis furcata*; g. *Mahanarva rubrovenata*; h. *Neosphenorhina ocellata*.

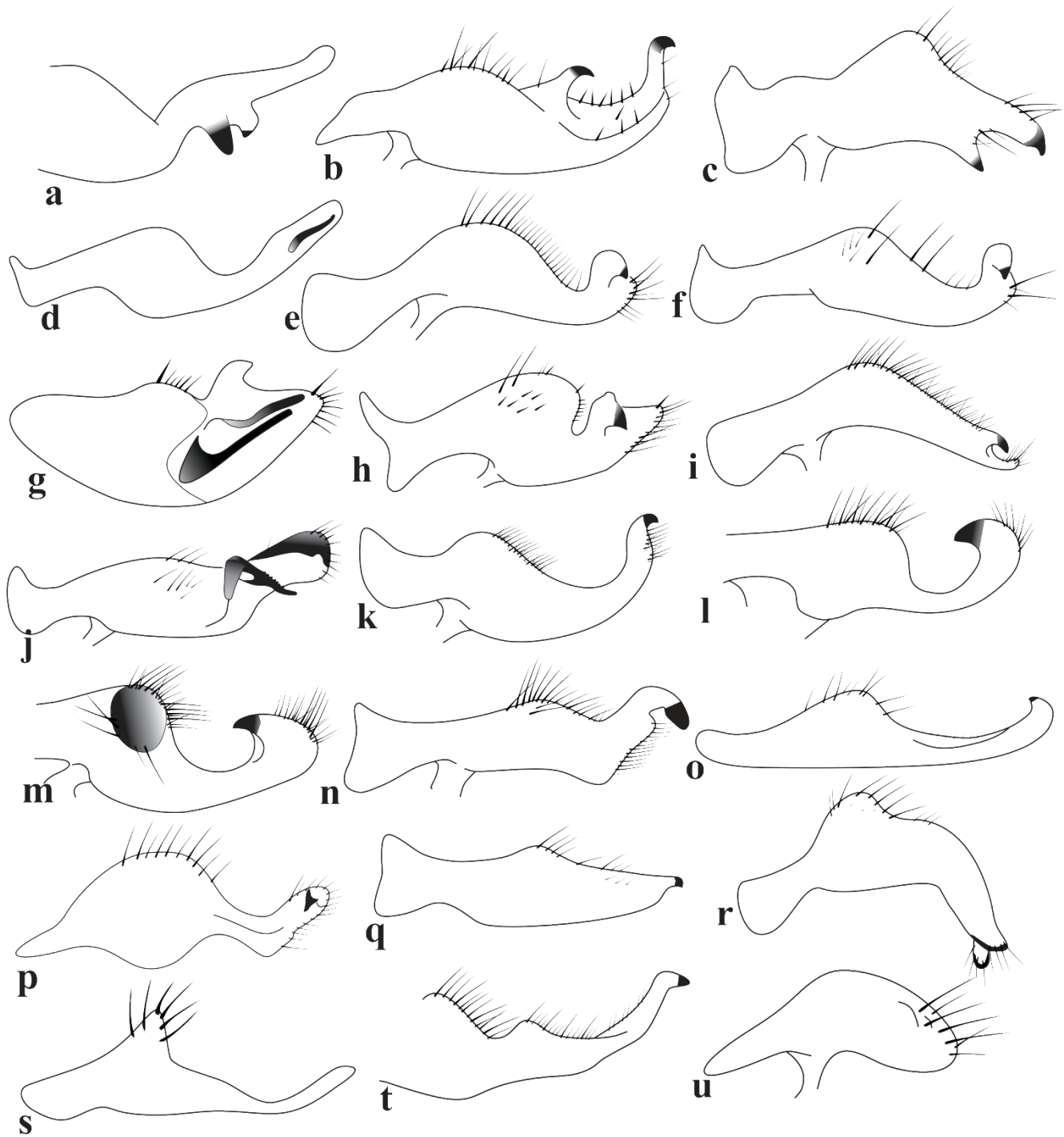


Figura 5: Parâmeros, vista lateral: a. *Sphenorhina rubra*; b. *Aeneolamia colon*; c. *Panabrus dominicanus*; d. *Pachacanthocnemis bella*; e. *Monecphora semilutea*; f. *Monecphora cingulata*; g. *Ferorhinella balatra*; h. *Mahanarva (I.) integrat*; i. *Huaina inca*; j. *Isozulia astralis*; k. *Korobona lineata*; l. *Homalogrypota coccinea*; m. *Ischnorhina unifascia*; n. *Kanaima katzensteinii*; o. *Baetkia marionensis*; p. *Neomonecphora apicalis*; q. *Ocoaxo* sp.; r. *Iphirina quota*; s. *Zuata* sp. n.; t. *Tiodus nigricans*; u. *Marcion equestris*.

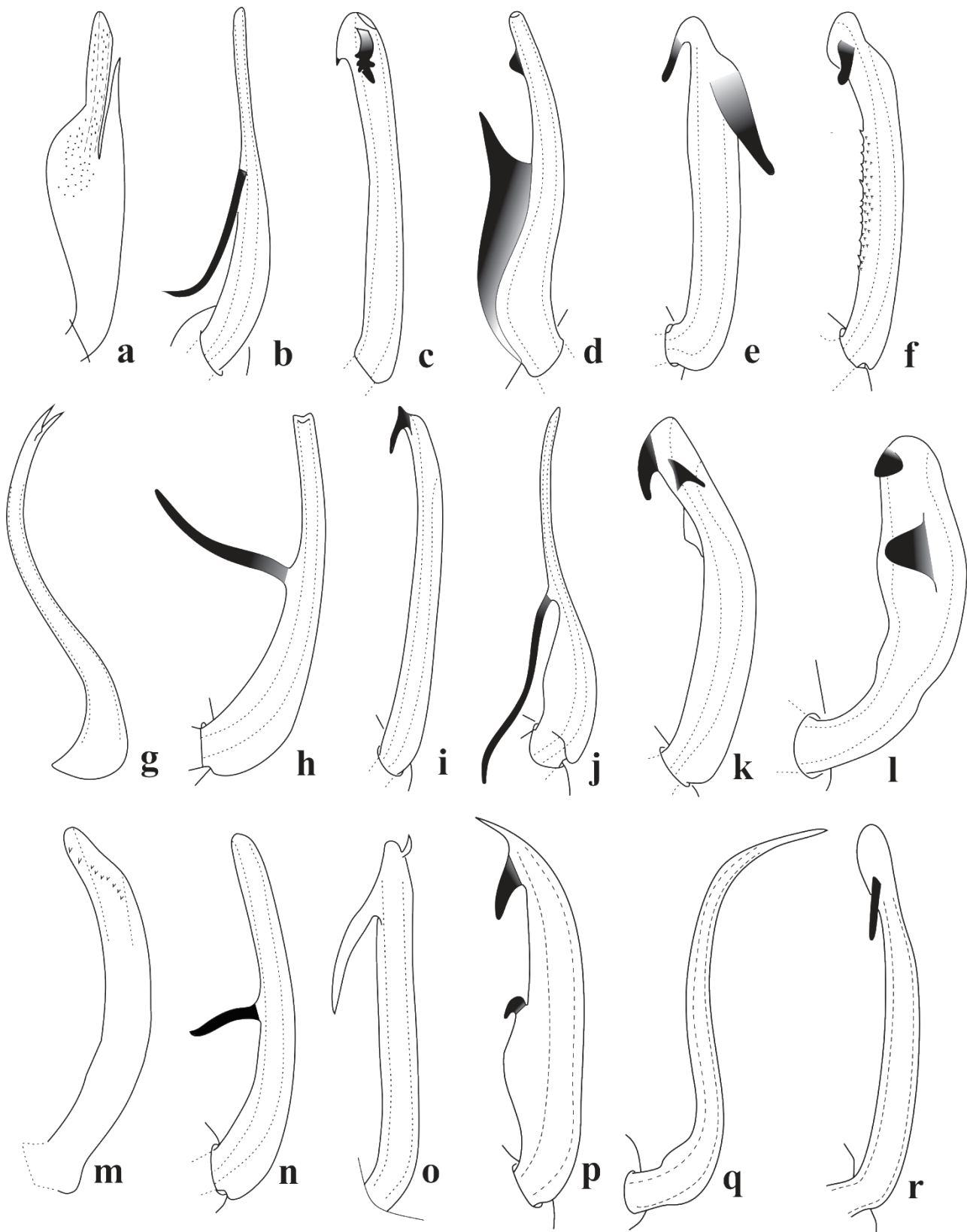


Figura 8: eedeagos, vista lateral: a. *Sphenorhina rubra*; b. *Aeneolamia colon*; c. *Monecphora semilutea*; d. *Panabrus dominicanus*; e. *Pachacanthocnemis bella*; f. *Monecphora cingulata*; g. *Ferorhinella balatra*; h. *Mahanarva (Ipiranga) integra*; i. *Huaina inca*; j. *Isozulia astralis*; k. *Korobona lineata*; l. *Homalogrypota coccinea* m. *Hyboscarta melichari*; n. *Kanaima katzensteini*; o. *Ocoaxo* sp.; p. *Tiodus nigricans*; q. *Ferorhinella brevis*; r. *Tomaspis handlirschi*.

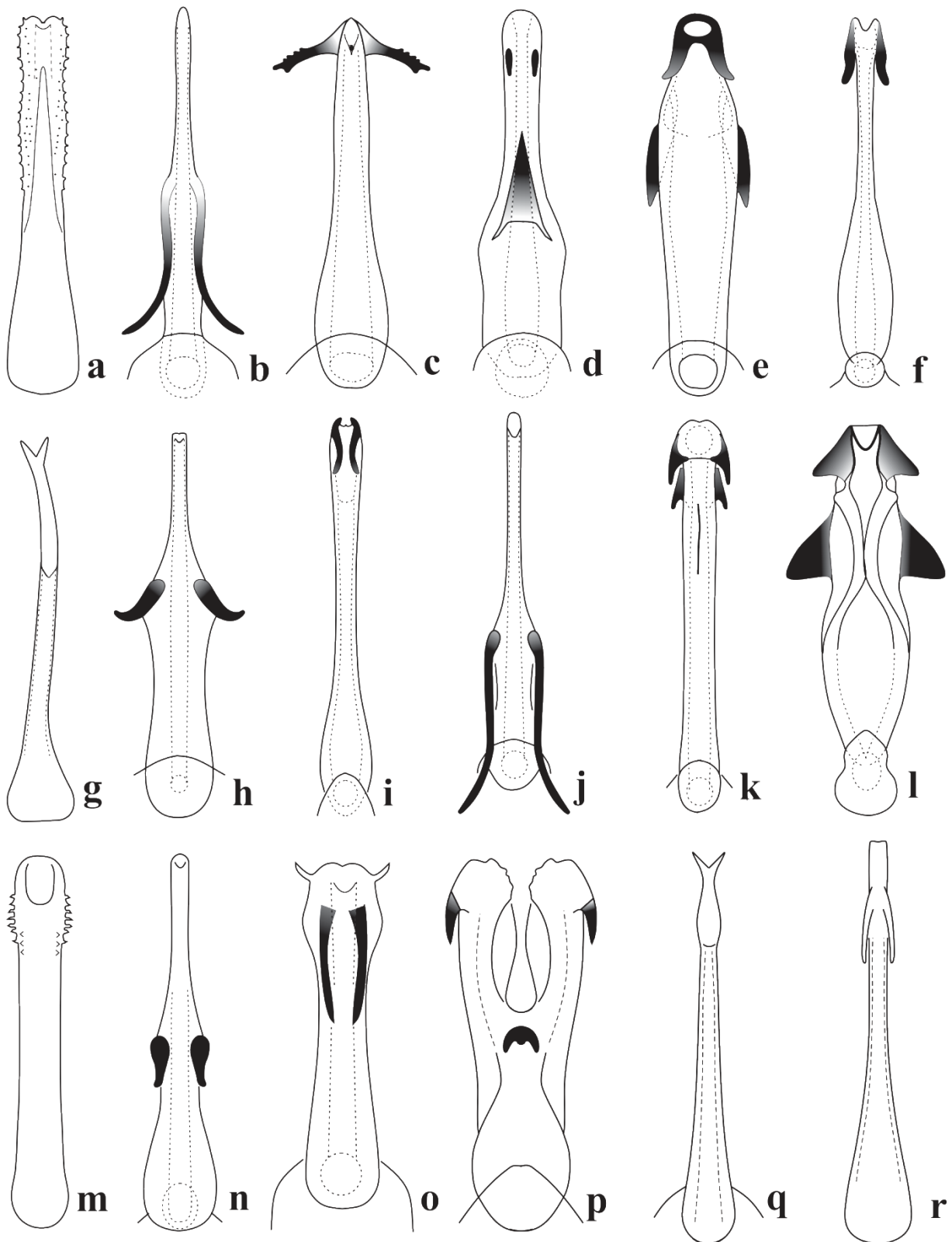


Figura 9: edeagos, vista ventral: a. *Sphenorhina rubra*; b. *Aeneolamia colon*; c. *Monecphora semilutea*; d. *Panabrus dominicanus*; e. *Pachacanthocnemis bella*; f. *Monecphora cingulata*; g. *Ferorhinella balatra*; h. *Mahanarva (Ipiranga) integra*; i. *Huaina inca*; j. *Isozulia astralis*; k. *Korobona lineata*; l. *Homalogrypota coccinea*; m. *Hyboscarta melichari*; n. *Kanaima katzensteinii*; o. *Ocoaxo* sp. p.; *Tiodus nigricans*; q. *Ferorhinella brevis*; r. *Tomaspis handlirschi*.

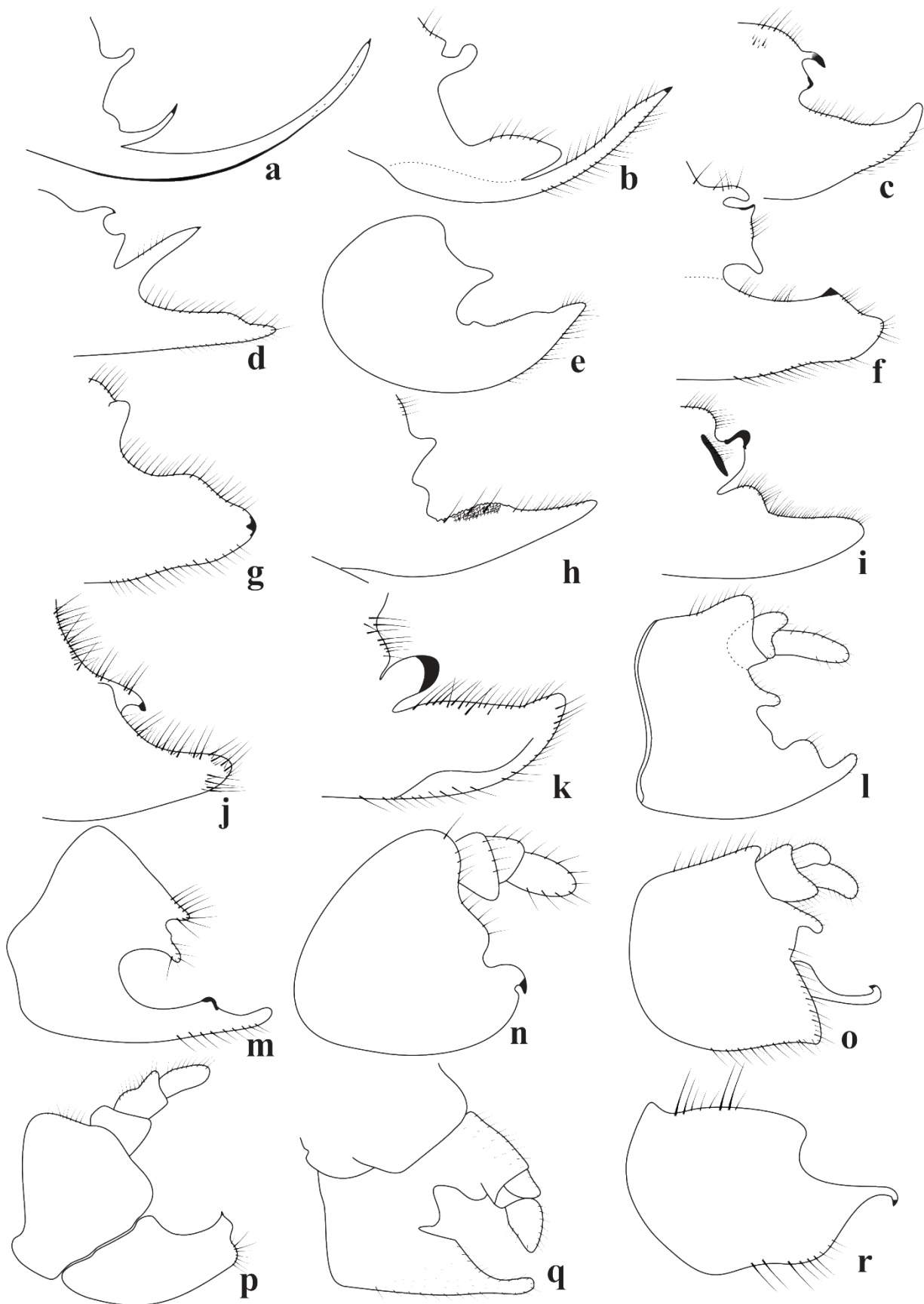


Figura 10: Pigoforos e placas subgenitais, vista lateral: a *Sphenorhina rubra*; b. *Panabrus dominicanus*; c. *Pacachanthocnemis bella*; d. *Aeneolamia colon*; e. *Ferorhinella balatra*; f. *Choconta elliptica*; g. *Monecphora semilutea*; h. *Mahanarva (I.) integra*; i. *Korobona lineata*; j. *Isozulia astralis*; k. *Kanaima katzensteinii*; l. *Neomonecphora apicalis*; m. *Simorhina sciodes*; o. *Baetkia compressa*; p. *Cosmoscarta* sp.; q. *Iphirina quota*; r. *Zuata* sp.n.











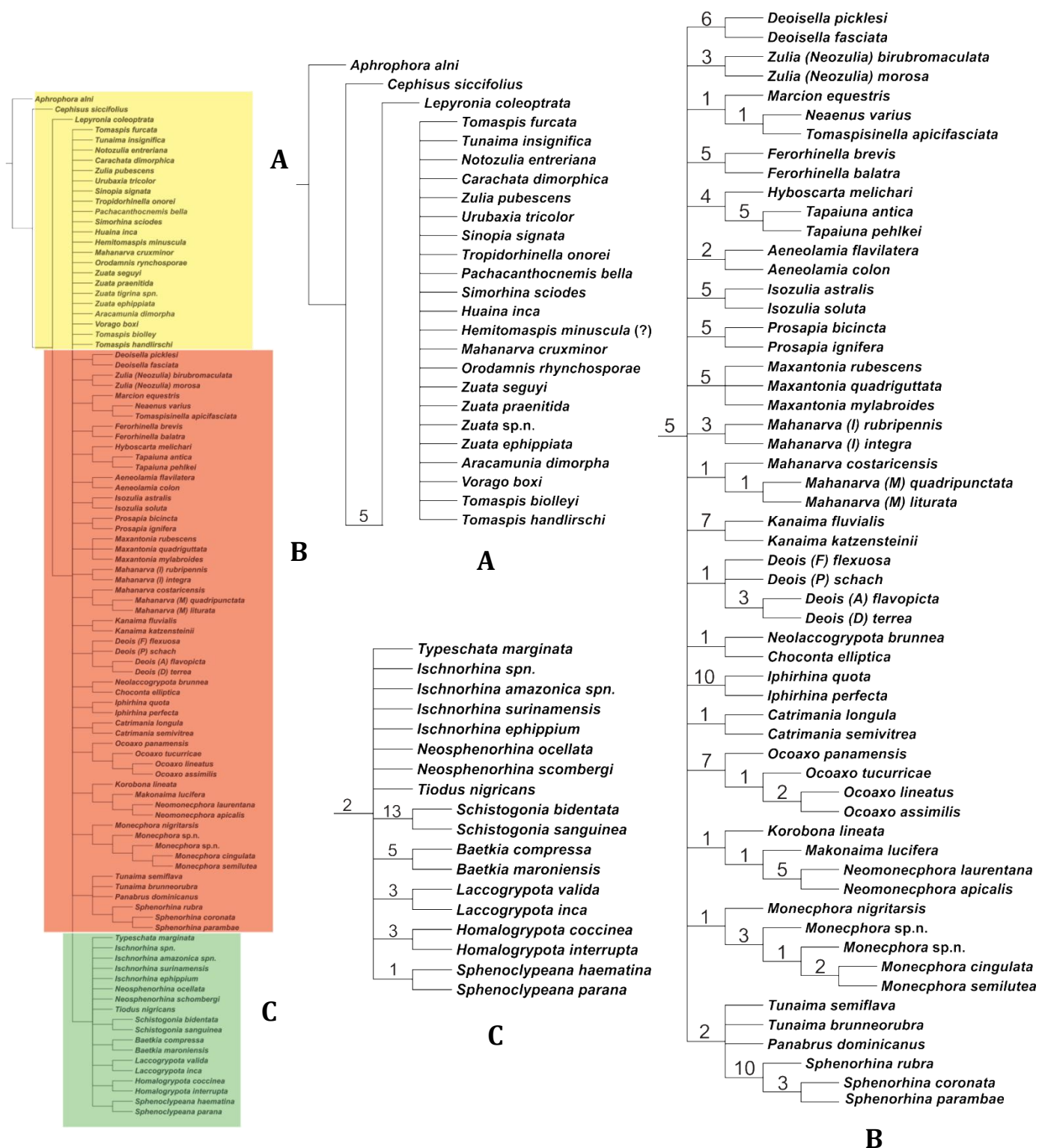


Figura 11: Consenso estrito dos 196 cladogramas igualmente parcimoniosos resultante da análise de Tomaspidae com pesagem igual, incluindo 108 caracteres morfológicos para 100 táxons, com comprimento de 1044 passos. Os números sobre ramos correspondem ao suporte de Bremer.



A matriz de dados compreende 100 táxons e 108 caracteres (Tabela 3). Como resultado da análise de parcimônia com pesos iguais foram encontrados 196 cladogramas igualmente parcimoniosos com comprimento de 1044 passos. Como foram feitas múltiplas análise utilizando-se diferentes parâmetros, o número de árvores encontradas apresenta uma variação, mas mesmo assim em todos os casos o consenso se manteve estável: encontrar todas as árvores de máxima parcimônia não é necessário para um estudo taxonômico, considerando-se que se um número significativo de árvores provenientes de diferentes ilhas (*global optima*) é amostrado o consenso será estável, ou seja, será o mesmo consenso obtido se todas as árvores mais parcimoniosas possíveis fossem encontradas (Goloboff, 1998). Farris et. al. (1996) em seu trabalho mostraram, na prática, que não é necessário encontrar todas as árvores mais parcimoniosas para uma determinada matriz de dados.

*“Making a complete parsimony analysis requires hitting minimum length several times independently, but not necessarily all island.”* Goloboff, 1999.

O consenso estrito foi aplicado resultando no colapso de 56 nós. A monofilia da maioria dos gêneros foi corroborada e alguns deles apresentaram um valor elevado de suporte.

Ischnorhinini (clado C fig. 11) é monofilética assim como foi mostrado no trabalho de Cryan & Svenson 2010, porém *Neolaccogrypota* (pertencente à Ischnorhinini) é grupo irmão de *Choconta elliptica*, o clado tem baixo valor de suporte. Não se pôde inferir muito quanto ao relacionamento dos gêneros e das tribos de Tomaspidinae a partir do consenso estrito (Figura 9), por isso é justificável a utilização de um esquema de pesagem para que as relações entre os gêneros e tribos possa ser inferida.

Nas análises efetuadas com a pesagem implícita para cada um dos vinte valores de K escolhidos (K1-K20) um cladograma com o máximo valor de *fit* foi obtido. O melhor intervalo de K para a matriz de dados aqui apresentada é o de K8-K13, este intervalo foi escolhido baseando-se na comparação e seleção dos melhores valores de comparação do coeficiente de similaridade (SPR) entre as diferentes árvores (veja tabela 3) e dos melhores valores de comparação do índice de retenção (veja tabela 4). Um consenso estrito foi aplicado nas seis árvores obtidas do intervalo ideal (K8-K13 – tabela 5) e o cladograma resultante (figura 12) será utilizado para a discussão. As árvores geradas para os outros valores de K (intervalos não ideais) serão levadas em consideração para

saber se os cladogramas se mantêm em todos os outros valores e quais as principais diferenças encontradas (Tabela 6). Nas tabelas acima (Tabela 3 e 4) as células de mesma coloração referem-se à cladogramas muito similares ou idênticos entre si, sendo que além da árvore do intervalo ótimo mais oito cladogramas foram obtidos, resultantes dos seguintes intervalos de K: K1, K2-K3, K4, K5-K7, K14-K16, K17, K18 e K20, K19.

Tabela 5: Compilação dos valores dos índices obtidos com os diferentes valores de K onde K constante de concavidade, F *fit*, L número de passos, Ri índice de retenção, Ci índice de consistência, SPR comparação entre os valores de similaridade (SPR), Ric comparação entre os valores de distorção.

K	Árvores	F	L	Ri	Ci	SPR	Ric
k1	1	81.73058	1200	0.546	0.125	0.543088	0.571925
k2	1	73.63473	1132	0.576	0.133	0.678956	0.586925
k3	1	67.03536	1132	0.576	0.133	0.734186	0.586925
k4	1	61.70379	1099	0.59	0.136	0.772602	0.593925
k5	1	57.26884	1076	0.6	0.139	0.837525	0.598925
k6	1	53.44013	1076	0.6	0.139	0.837829	0.598925
k7	1	50.15499	1076	0.6	0.139	0.838127	0.598925
k8	1	<b>47.2934</b>	<b>1069</b>	<b>0.603</b>	<b>0.14</b>	<b>0.848124</b>	<b>0.613925</b>
k9	1	<b>44.75069</b>	<b>1069</b>	<b>0.603</b>	<b>0.14</b>	<b>0.848134</b>	<b>0.613925</b>
k10	1	<b>42.43032</b>	<b>1069</b>	<b>0.603</b>	<b>0.14</b>	<b>0.847104</b>	<b>0.613925</b>
k11	1	<b>40.46444</b>	<b>1069</b>	<b>0.603</b>	<b>0.14</b>	<b>0.848134</b>	<b>0.613925</b>
k12	1	<b>38.63604</b>	<b>1069</b>	<b>0.603</b>	<b>0.14</b>	<b>0.847167</b>	<b>0.613925</b>
k13	1	<b>36.97591</b>	<b>1069</b>	<b>0.603</b>	<b>0.14</b>	<b>0.846690</b>	<b>0.613925</b>
k14	1	35.45515	1061	0.606	0.141	0.825128	0.601925
k15	1	34.05582	1061	0.606	0.141	0.827577	0.601925
k16	1	32.76789	1061	0.606	0.141	0.824528	0.601925
k17	1	31.57591	1059	0.607	0.142	0.821141	0.602425
k18	1	30.46986	1057	0.608	0.142	0.804712	0.602925
k19	1	29.43655	1053	0.61	0.142	0.752678	0.603925

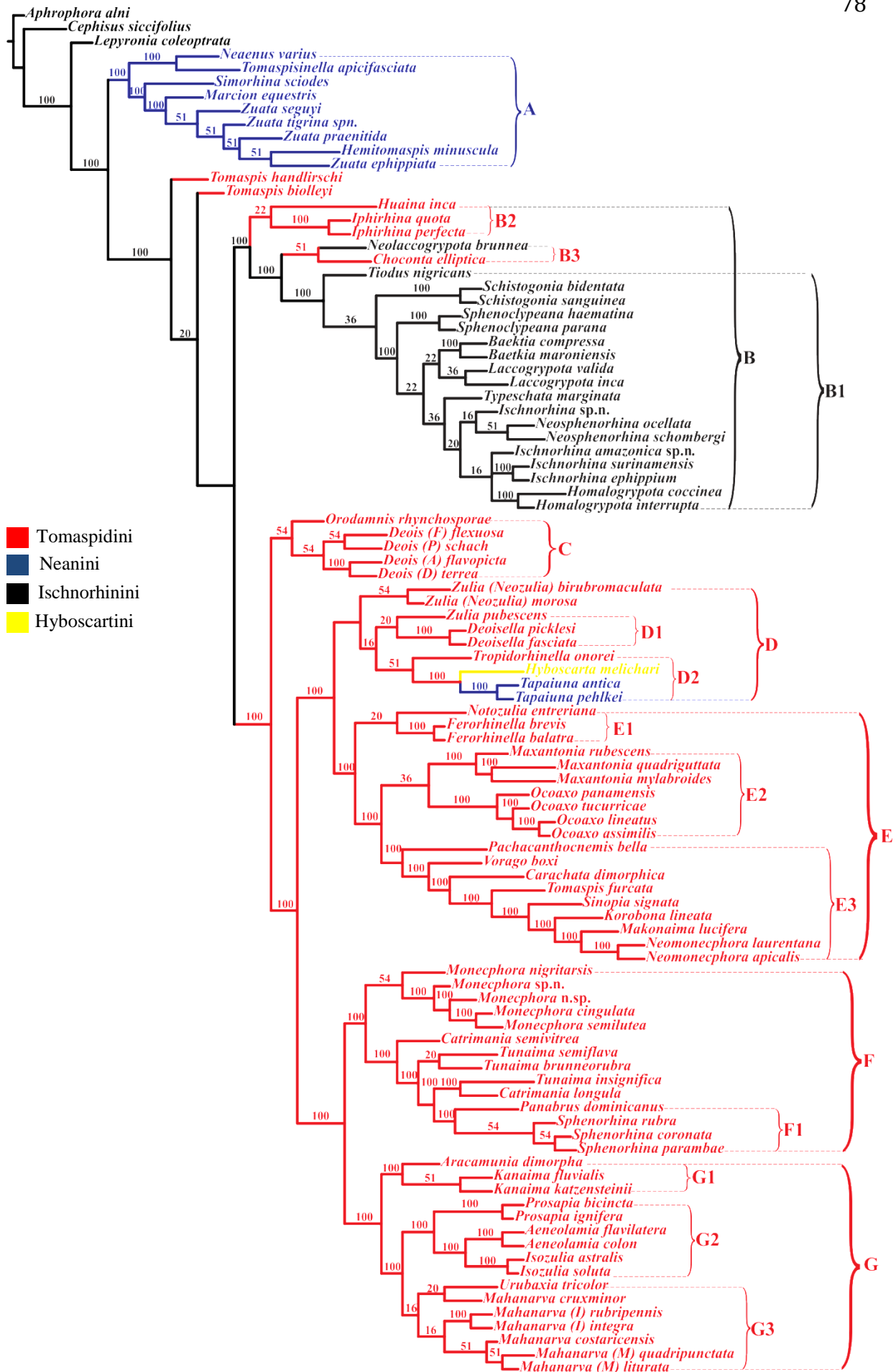


Figura 12: Consenso estrito dos cladogramas resultantes do intervalo K8-K13 obtidos com a pesagem implícita. Os números nos ramos correspondem ao suporte de Bremer relativo.

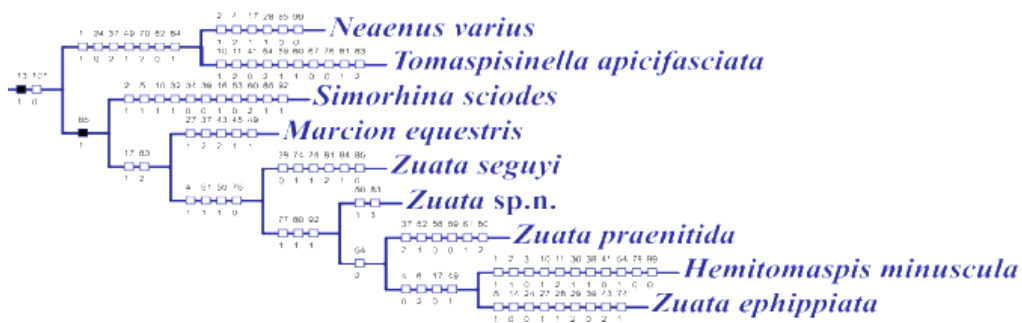


Figura 13: clado A com os caracteres (otimização não ambígua)

O clado A (figura 11) compreende todos os gêneros originalmente incluídos em Neanini com exceção de *Tapaiuna*. A tribo é sustentada por uma sinapomorfia, posclípeo com formato quadrangular em vista frontal (13<sub>1</sub>) e uma homoplasia, segunda valva do ovipositor sem dentes na margem dorsal (107<sub>0</sub>). O clado formado por *Simorhina*<sup>+</sup> compartilha como sinapomorfia a ausência de espinho no parâmero (65<sub>1</sub>). *Hemitomaspis minuscula* esta agrupada junto com *Zuata*. O clado A está presente em todas as demais árvores que foram obtidas com diferentes valores de K, e a relação entre as espécies incluídas se mantém estável. *Hemitomaspis minuscula* está posicionada junto com as espécies de *Zuata*, a identificação de *H. minuscula* é duvidosa, pois esses espécimes provenientes da Amazônia assemelham-se externamente à *H. minuscula*, mas a genitália do macho é diferente dos desenhos do holótipo.

*Tomaspis biolley* e *Tomaspis handlirschi* são duas espécies as quais Carvalho & Webb (2005) colocaram em *incertae sedis* devido a não parecerem pertencer ao gênero nas quais foram descritas. *Tomaspis biolley* foi originalmente descrita em *Sphenorhina* e transferida para *Tomaspis* por Metcalf (1961). Mesmo assim a espécie difere em tamanho (é muito menor do que aquelas pertencentes à *Tomaspis*) e o posclípeo é fortemente angulado e a genitália do macho difere do formato padrão encontrado em *Tomaspis* ou até mesmo em *Sphenorhina*. Nos cladogramas obtidos as duas espécies formam duas linhagens distintas.

O clado B1 compreende Ischnorhinini *sensu* Fennah (1968), com exceção de *Neolaccogrypta brunnea* que é grupo irmão de *Choconta elliptica* ambos por sua vez, grupo irmão do clado B1, que é suportado por uma sinapomorfia: posclípeo fortemente comprimido (12<sub>1</sub>) e cinco homoplasias: antena com corpo basal do flagelo igual ao pedicelo (7<sub>2</sub>), antena com cerdas no pedicelo longas e abundantes (8<sub>0</sub>), antena com a

arista muito menor do que o pedicelo ( $10_2$ ), carena mediana do posclípeo formando um triângulo no ápice com o tilo ( $26_1$ ) e basitarso com uma fileira de espinhos apicais ( $27_0$ ). O clado B compreende todos os representantes de Ischnorhinini mais três gêneros atualmente incluídos em Tomaspidini. Esses três gêneros (*Huaina*, *Choconta* e *Iphirrhina*) também apresentam o posclípeo lateralmente comprimido, mas a compressão é fraca em relação às espécies incluídas no clado B1 e a crista lateral do posclípeo está ausente. Com os valores de K1 e K2-K3 o clado B1 é polifilético, mas encontrado como monofilético nos cladogramas restantes obtidos com os diferentes valores de K.

*Ischnorhina* e *Homalogrypota* formam um clado, ambos os gêneros são similares quanto ao formato da genitália do macho. *Ischnorhina* sp. n. agrupou-se com *Neosphenorhina*, essa espécie tem características de ambos os gêneros, o edeago assemelha-se com *Neosphenorhina* enquanto que a conformação dos parâmeros (com o intumescimento no processo dorsal) é típico de *Ischnorhina*.

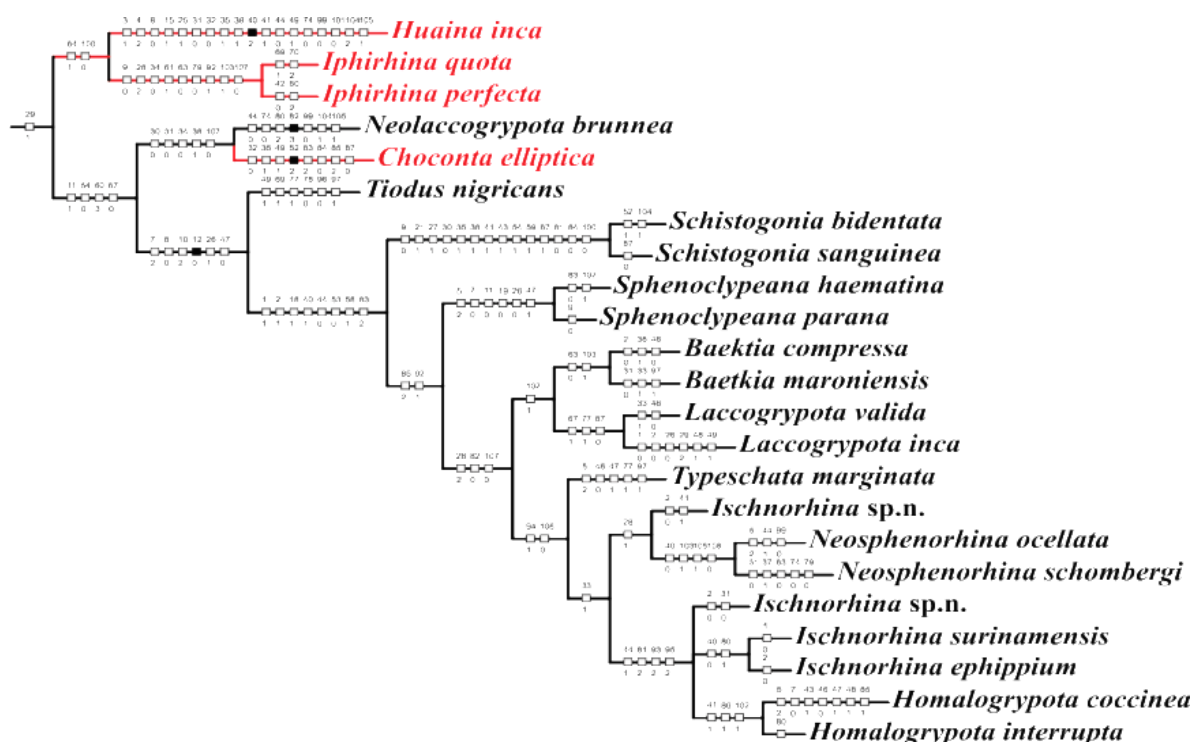


Figura 14: clado B com os caracteres (otimização não ambígua)

O clado C compreende os quatro subgêneros de *Deois* e *Orodammis* que foi descrito por Fennah, 1953 e citado por Metcalf (1961) como outro subgênero de *Deois*. *Deois* é sustentado por quatro homoplasias: posclípeo com o perfil recuado ( $14_0$ ), rostro ultrapassando as mesocoxas ( $28_2$ ), espinho basal da tíbia de igual tamanho daqueles



localizados na coroa apical (43<sub>1</sub>) e processo subungueal com formato triangular (50<sub>2</sub>). *Deois* e *Orodamniss* compartilham duas homoplasias: vértice largo (3<sub>1</sub>) e haste do edeago curva com formato de C (92<sub>1</sub>). Este clado está presente nas árvores obtidas com todos os valores de K com exceção dos intervalos K1 e K2-K3.

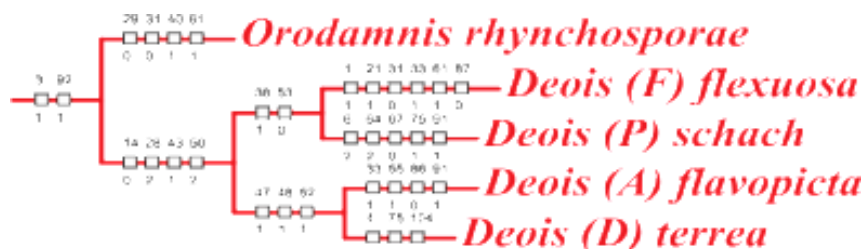


Figura 15: clado C com os caracteres (otimização não ambígua)

O clado D compreende *Zulia*, *Deoisella*, *Tropidorhinella*, *Hyboscarta* e *Tapaiuna* presente em mais três intervalos de K (K4, K5-K7 e K14-K16).

*Zulia* é dividido em dois subgêneros *Neozulia* e *Zulia* sendo que em todas as topologias obtidas com os diferentes valores de K os dois subgêneros não formaram um grupo monofilético sempre sendo parafiléticos ou mesmo polifiléticos, isso sugere uma possibilidade de elevar ambos subgêneros a gênero. O clado D1 (*Zulia* + *Deoisella*) foi recuperado em todas as topologias obtidas menos com K1, ambos os gêneros são

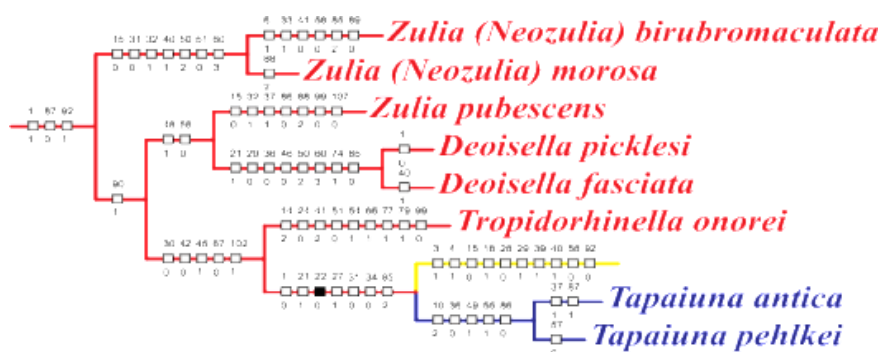


Figura 16: clado D com os caracteres (otimização não ambígua)

sustentados por duas homoplasias: uma densa camada de cerdas no basitarso (48<sub>1</sub>) e processo arredondado na margem dorsal da placa subgenital (58<sub>0</sub>). O clado D2 está presente nas topologias com todos os valores de K com exceção de K1 e K19 é sustentado por cinco homoplasias: margem anterolateral do pronoto reta (30<sub>0</sub>), um espinho lateral na tibia (42<sub>1</sub>) (é importante salientar que esse caráter foi considerado por

Fennah (1968) exclusivo de Cercopinae (Velho Mundo) e utilizado como um dos caracteres principais para a divisão das duas subfamílias, porém a presença de um único espinho lateral na tíbia ocorre em alguns dos gêneros neotropicais, ausência de espinho na face interna do fêmur (45<sub>1</sub>), espinho primário do parâmero localizado no ápice (67<sub>1</sub>) e processo basal da primeira valva do ovipositor não desenvolvido (102<sub>1</sub>). *Hyboscarta* e *Tapaiuna* compartilham uma sinapomorfia: carena longitudinal do posclípeo larga (22<sub>0</sub>). Estes dois gêneros pertencem a diferentes tribos segundo o que foi proposto por Fennah (1968).

O clado E é sustentado por três homoplasias: tégminas (proporção do comprimento dividido pela largura) estreitas (36<sub>0</sub>), extremidade do edeago com processos apicais (79<sub>1</sub>) e dentes da margem dorsal da segunda valva do ovipositor presentes (107<sub>0</sub>). O clado E1 está presente em todos os intervalos de K com exceção de K1 e K19, compreende *Notozulia* e *Ferorhinella*. *Ferorhinella* é suportado por uma sinapomorfia: haste do edeago curva em formato de S, sendo que todos os outros gêneros de Tomaspidinae quando têm a haste do edeago curva, esta curvatura tem um formato de C. O clado E2 (*Maxantonia* + *Ocoaxo*) está presente em todas as topologias com exceção do intervalo K2-K3. O clado é sustentado por sete homoplasias: ranhuras laterais do posclípeo grosseiramente marcadas (25<sub>1</sub>), margem anterolateral do

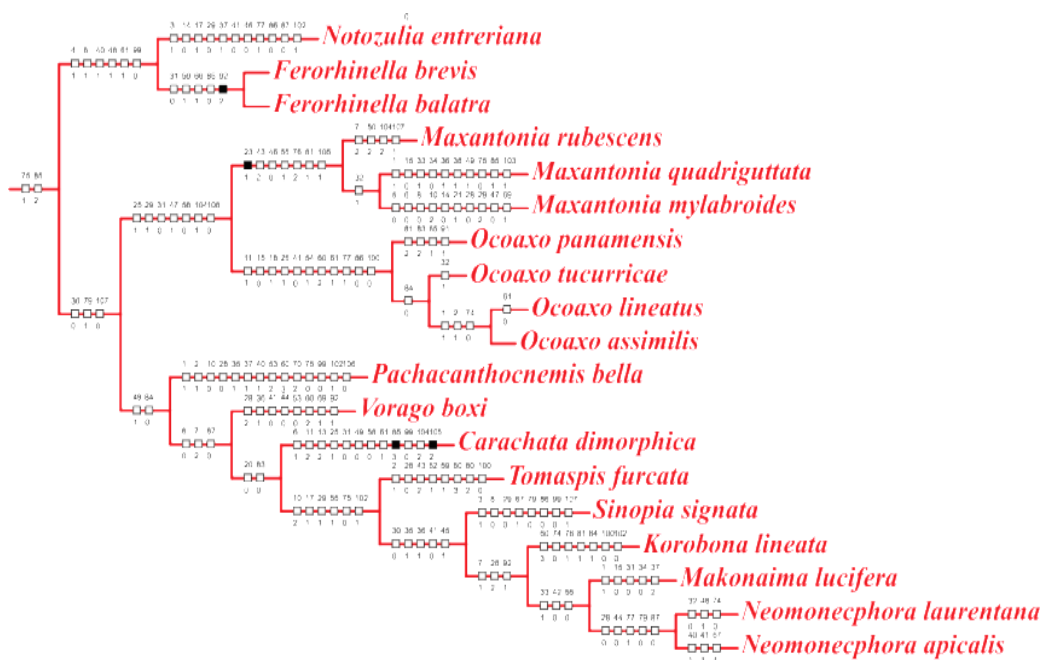


Figura 17: clado E com os caracteres (otimização não ambígua)

pronoto maior do que o comprimento da metade da margem anterior (29<sub>1</sub>), margem posterior reta (31<sub>0</sub>), duas fileiras de espinhos apicais no basitarso (47<sub>1</sub>), processo arredondado na margem dorsal da placa subgenital (58<sub>0</sub>), processo basal da primeira valva do ovipositor voltado para trás (104<sub>1</sub>) e dentes da margem dorsal da segunda valva do ovipositor limitando-se ao terço apical (108<sub>0</sub>). *Maxantonia* tem como sinapomorfia a presença de três carenas longitudinais no posclípeo (23<sub>1</sub>). O clado E3 está presente também nos intervalos de K14-16, K17, K18 e K20 e é sustentado por duas homoplasias: processo subungueal ausente (49<sub>1</sub>) e edeago com processos apicais cilíndricos (84<sub>0</sub>), sendo composto principalmente por gêneros monotípicos (*Pachacantocnemis*, *Carachata*, *Tomaspis*, *Sinopia* e *Korobona*) com conformação atípica como, formato do corpo, por exemplo, a curvatura do pronoto muito acentuada em *Makonaima* e *Korobona*, ou mesmo o posclípeo achatado nos machos de *Carachata dimorphica* ou fortemente recuado nas espécies de *Neomonecphora*.

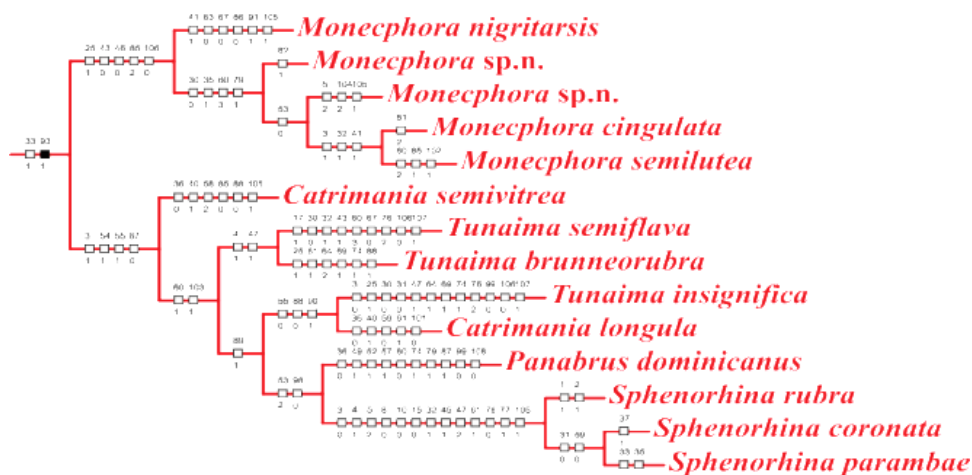


Figura 18: clado F com os caracteres (otimização não ambígua)

O clado F é sustentado por uma sinapomorfia: processos da haste do edeago inseridos lateralmente (93<sub>1</sub>) e uma homoplasia: carena mediana do pronoto reduzida (33<sub>1</sub>) e está presente nas topologias de K5-K7 e K14-K16. *Monecphora* forma um grupo monofilético presente em todos os intervalos de K. *Tunaima* e *Catrimania* mostraram-se polifiléticos e este resultado é observado em todos os intervalos de K utilizados, sugerindo que os dois gêneros precisam de uma revisão taxônomica mais acurada. O clado F1 é sustentado por duas homoplasias: placa subgenital muito longa em comparação com o pigóforo (53<sub>2</sub>) e processo da haste do edeago longo em comparação com a haste (98<sub>0</sub>).

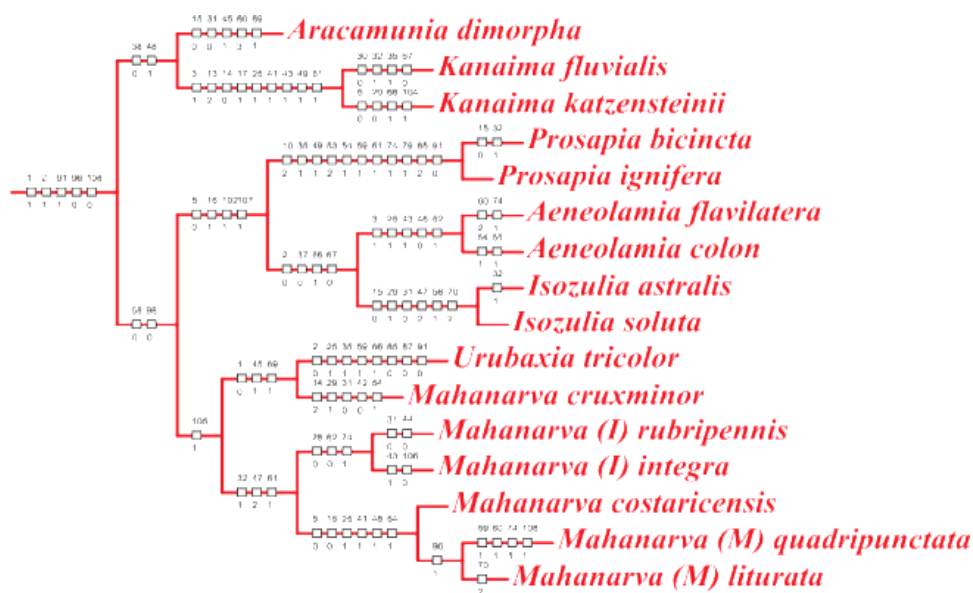


Figura 19: clado G com os caracteres (otimização não ambígua)

O clado G é suportado por cinco homoplasias: carena mediana do tilo presente ( $1_1$ ), carena mediana no vértice presente ( $2_1$ ), haste do edeago com processos ( $91_1$ ), processos da haste do edeago de formato cilíndrico ( $90_6$ ), dentes da margem dorsal da segunda valva do ovipositor limitando-se ao início do terço apical ( $108_0$ ). O clado G1 é suportado pelas seguintes homoplasias: tégminas estreitas ( $36_0$ ) e uma densa camada de cerdas no basitarso impossibilitando a visualização dos espinhos apicais ( $48_1$ ). Este clado não está presente nas árvores com outros valores de K sendo que, *Kanaima* aparece como grupo irmão de *Carachata* (com valores baixos de K) ou como grupo irmão de *Mahanarva* (*Mahanarva*) como proposto na filogenia de Paladini et. al. (2008) com valores mais elevados de K. O clado G2 é suportado por quatro homoplasias: ocelos situados na frente da linha imaginária que passa entre os olhos ( $5_0$ ), posclípeo com formato do ângulo obtuso ( $16_1$ ), processo basal da primeira valva do ovipositor não desenvolvido ( $102_1$ ) e ausência de denticulação na segunda valva do ovipositor ( $107_1$ ). Este clado também não é recuperado com outros valores de K, por causa do posicionamento de *Prosapia*, pois *Aeneolamia* + *Isozulia* é recuperado em todos os intervalos com os diferentes valores de K utilizados. O clado G3 está presente nas topologias com K2-3, K4 e K5-7 e compartilha uma homoplasia: processo basal da primeira valva do ovipositor com o formato alongado ( $105_1$ ). O posicionamento de *Urubaxia tricolor* como grupo irmão de *Mahanarva cruxminor* é atípico, pois *Urubaxia* é morfologicamente similar à *Tunaima*. *Mahanarva cruxminor* é conhecida somente

pela fêmea. O formato arredondado do corpo e o formato do posclípeo (projetado para a frente) é típico das espécies de *Tropidorhinella*. Um macho pertencente ao AMNH foi examinado e dissecado, sendo a genitália típica das espécies de *Mahanarva*.

Tabela 6: Presença ● ou ausência ✕ dos clados, representados por letras, nas diferentes topologias obtidas através de análises com pesagem implícita utilizando-se diferentes intervalos de K.

K	A	B	B1	B2	B3	C	D	D1	D2	E	E1	E2	E3	F	F1	G	G1	G2	G3
1	●	✕	✕	✕	✕	✕	✕	✕	✕	✕	✕	●	✕	✕	●	✕	✕	✕	✕
2-3	●	✕	✕	●	●	✕	✕	●	●	✕	●	✕	✕	✕	●	✕	✕	✕	●
4	●	✕	●	●	●	●	●	●	●	✕	●	●	✕	✕	●	✕	✕	✕	●
5-7	●	✕	●	●	●	●	●	●	●	✕	●	●	✕	●	●	✕	✕	✕	●
14-16	●	✕	●	●	●	●	●	●	●	✕	●	●	●	●	●	✕	✕	✕	✕
17	●	✕	●	●	●	●	✕	●	●	✕	●	●	●	✕	●	✕	✕	✕	✕
19	●	✕	●	●	●	●	✕	●	✕	✕	✕	●	✕	✕	●	✕	✕	✕	✕
18,20	●	✕	●	●	●	●	✕	●	●	✕	●	●	●	✕	●	✕	✕	✕	✕

---

## ANÁLISES MOLECULARES E EVIDÊNCIA TOTAL

---

A matriz de dados compreende 123 terminais (tabela 8) incluindo como grupos externos alguns representantes de Cercopinae (cercopídeos do velho mundo) e representantes das outras famílias de Cercopoidea (Machaerotidae, Aphrophoridae, Clastopteridae); com 5896 caracteres. A maioria dos gêneros Neotropicais foi amostrada, dependendo da disponibilidade de material. A análise foi enraizada em Machaerotidae tendo como base para tal o trabalho de Cryan & Svenson (2010).

### OBTENÇÃO DAS SEQUÊNCIAS

O DNA foi extraído de espécimes coletados (tabela 7) e mantidos em álcool absoluto 95-100% acondicionados em um freezer a -80°C.

As sequências relativas às espécies: *Panabrus dominicanus*, *Kanaima fluvialis*, *Kanaima katzensteinii*, *Ferorhinella brevis*, *Ferorhinella balatra*, *Urubaxia tricolor*, *Carachata dimorphica* e *Neomonecphora apicalis* foram obtidas a partir da extração de material seco e alfinetado, utilizando-se um protocolo para extração de DNA antigo “*ancient DNA*” modificado de Hoss & Paabo (1993) que será descrito adiante. Grande parte das amostras foram obtidas a partir de coleta ativa ou armadilha luminosa.

Para a extração utilizou-se o espécime inteiro ou no caso de haver apenas um exemplar utilizou-se uma perna, que foi previamente macerada. Os espécimes ou a musculatura da perna foram submergidos em solução contendo 180µl de buffer ATL e 20µl de proteinase K (mistura para lise celular) incubadas por 12 horas a 55°C. Neste extrato foi posteriormente utilizado o Qiagen DNEasy Kit (Qiagen, Inc., Valencia, CA, USA) seguindo um protocolo com os seguintes passos: adição em cada amostra de buffer AL (lise celular), etanol 100% e posteriormente utilização da centrífuga em combinação com a lavagem das amostras com buffer AW (lavagem) e buffer AE (eluição).

Para este trabalho foram amplificados sete genes: dois deles nucleares ribossomais 18S e 28S, três genes nucleares codificadores de proteínas: Histona 2

(H2A), Histona 3 (H3), Wingless (Wg) e dois genes mitocondriais: Citocromo Oxidase I (COI) e Citocromo Oxidase II (COII).

Danforth et. al. (2005) testaram o sinal filogenético de genes ribossomais e de genes nucleares codificadores de proteínas concluindo que a combinação de ambos estes genes é uma ótima ferramenta para a inferência de filogenias. Os genes ribossomais são amplamente utilizados em filogenias de insetos por causa de sua ubiquidade, variação na taxa de substituição nucleotídica, fácil caracterização e fácil amplificação, contudo esses genes são de difícil alinhamento.

Do gene 18S foram utilizadas duas regiões a primeira com aproximadamente 700 pares de base e a segunda região com aproximadamente 600 pares de bases, sendo que a maior parte do 18S é conservada.

Do gene 28S foram utilizadas três regiões com aproximadamente 700 pares de base cada. Segundo estudos prévios as regiões conservadas do 28S são pouco informativas para a filogenia de Cercopidae, porém as regiões variáveis apresentam sítios potencialmente informativos para a análise.

Os genes mitocondriais (COI e o COII) são comumente utilizados como marcadores de baixo nível (divergências recentes) em análises filogenéticas sendo útil para: inferir relações a nível genérico em Cercopoidea. Duas porções do COI foram utilizadas e somente uma porção do COII. Estes genes mostraram-se problemáticos para serem amplificados e sequenciados, mesmo utilizando-se os *primers* específicos para Cercopidae para o gene COI desenhados no trabalho de Cryan & Svenson (2010). Os genes mitocondriais apresentam uma taxa de evolução muito rápida, sendo de cinco a dez vezes mais rápida do que a taxa ocorrente nos outros genes nucleares (Brown et. al. 1979).

Um pequeno fragmento com aproximadamente 330 pares de bases do gene H3 será utilizado sendo que este contém informações úteis para análises a níveis de tribos e gêneros. O gene H2A foi utilizado pela primeira vez em análises filogenéticas com insetos.

Do gene *wingless* utilizou-se um pequeno fragmento de aproximadamente 320 pares de base relacionado com o desenvolvimento das asas. Este gene foi utilizado na análise cladística de Membracidae feita por Cryan et. al. (2005), sendo que os autores concluíram que uma porção do gene continha um bom sinal filogenético.

As reações em cadeia da polimerase (PCR) foram conduzidas utilizando-se 25µl total de produto: 17,5µl de água pura, 2,5µl de tampão 10X *buffer* para PCR, 1,5 µl de sal MgCl<sub>2</sub> (25mM) 2,0µl de DNTP's (10mM), 0,5µl de *primers* e 0,15µl de polimerase Ampli-Taq (PE Applied Biosystem, Foster City CA) com o seguinte protocolo de ciclos: 30 segundos a 94°C para desnaturação inicial seguidos de 30–35 ciclos de 1 minuto cada a 40–60°C para anelamento, 1 minuto a 72°C, terminando com 7 minutos incubando a 72°C. Controles negativos foram incluídos em todas as reações para a detecção de possíveis contaminações.

Para a extração do material seco e alfinetado foi utilizado o seguinte protocolo, modificado de Hoss & Paabo (1993): os espécimes foram cuidadosamente removidos dos alfinetes entomológicos e mantidos imersos em álcool 70% por aproximadamente 48 horas para parcial reidratação e remoção de qualquer contaminante presente na superfície do espécime; foram secos com auxílio da centrífuga *Speed Vac* e imersos no *buffer* AE (do Kit de extração da Quiagen) por 24 horas também para reidratação e amolecimento dos tecidos após isso foi feita a extração com o kit da Quiagen normalmente com as seguintes modificações: os espécimes foram deixad na solução de lise (*buffer* ATL mais *proteinase K*) por dois dias e no segundo dia adicionado à amostra mais 20µl de *proteinase K*. No final da extração o *buffer* de eluição (AE) foi aquecido a 50°C para ser utilizado.

Os *primers* utilizados nas reações foram sintetizados pelo laboratório Wadsworth (NY Department of Health, Albany, NY) ou pela empresa Integrated DNA Technologies, Inc. (Coralville, IA) estão representados na tabela 9. O DNA amplificado foi visualizado utilizando-se um gel de agarose 1-2% por meio de eletroforese corando-se o DNA com brometo de etídio. Os produtos de DNA foram purificados utilizando-se o ExoSAPIT (Affymetrix, Cleveland, OH). Para o sequenciamento as placas contendo os produtos purificados foram enviadas para o laboratório Wadsworth (NY Department of Health, Albany, NY). Cada gene foi sequenciado separadamente para cada combinação de *primers*. Todos os dados cromatográficos das sequências foram revisados, editados e as fitas complementares do DNA foram combinadas para a obtenção de uma fita consenso utilizando-se o programa Sequencher 4.8. A utilização das fitas complementares (obtendo-se uma fita consenso) permite uma maior confiabilidade nas posições nucleotídicas a serem utilizadas para o posterior alinhamento.



Tabela 7: Amostragem das espécies utilizadas no estudo molecular, distribuição geográfica, classificação, número do voucher e amostragem dos genes.

<b>Espécie</b>	<b>Distribuição Geográfica</b>	<b>Classificação</b>	<b>Número do Voucher</b>	<b>18S</b>	<b>28S</b>	<b>COII</b>	<b>COI</b>	<b>H2A</b>	<b>H3</b>	<b>Wg</b>
<i>Aeneolamia albofasciata</i>	Costa Rica	Cercopidae	03-09-03-37	+	+	+	-	+	+	+
<i>Aeneolamia contigua</i>	Costa Rica	Cercopidae	01-07-18-73	+	+	-	+	+	+	+
<i>Aeneolamia reducta</i>	Colômbia	Cercopidae	01-07-18-68	+	+	+	-	-	+	+
<i>Aeneolamia sanguiniplaga</i>	Venezuela	Cercopidae	07-01-01-14	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aeneolamia varia</i>	Colômbia	Cercopidae	01-07-18-80	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aphrophora alni</i>	EUA, Nova Iorque	Aphrophoridae	01-07-15-14	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aracamunia dimorpha</i>	Perú	Cercopidae	04-12-30-47	+	+	+	+	+	+	+
<i>Baetkia compressa</i>	Guiana Francesa	Cercopidae	05-01-25-49	+	+	-	-	+	+	+
<i>Baetkia maroniensis</i>	Guiana Francesa	Cercopidae	05-02-25-47	+	+	+	-	-	+	+
<i>Carachata dimorphica</i>	Brasil	Cercopidae	CER470	+	+	-	-	-	-	-
<i>Carpentiera insignis</i>	Perú	Cercopidae	09-11-05-81	+	+	+	+	+	+	+
<i>Catrimania insignis ou longula</i>	Perú	Cercopidae	04-05-11-13	+	+	-	-	-	+	+
<i>Catrimania</i> n.sp.	Guiana Francesa	Cercopidae	04-11-27-60	+	+	+	+	+	+	+
<i>Catrimania semivitreata</i>	Perú	Cercopidae	04-10-15-05	+	+	+	+	+	+	+
<i>Catrimania</i> sp.n.	Costa Rica	Cercopidae	03-09-03-52	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cephisus siccifolium</i>	Perú	Cercopidae	03-09-10-57	+	+	+	+	-	+	-
<i>Chaetophyes vicina</i>	Austrália	Machaerotidae	03-09-10-72	+	+	-	+	+	+	+
<i>Clastoptera</i> sp.	Perú	Clastopteridae	04-05-11-16	+	+	-	-	+	+	+
<i>Clastoptera xantoccephala</i>	EUA	Clastopteridae	03-01-15-34	+	+	-	-	+	+	-
<i>Cosmoscarta bispecularis</i>	China	Cercopidae	04-12-30-34	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cosmoscarta dimidiata</i>	Índia	Cercopidae	04-11-27-13	+	+	+	+	+	-	+
<i>Cosmoscarta heros</i>	China	Cercopidae	04-12-30-35	+	+	+	+	-	+	+
<i>Deois coerulea</i>	Brasil	Cercopidae	CER454	+	+	-	-	+	+	-
<i>Deois flavopicta</i>	Argentina	Cercopidae	08-01-15-75	+	+	+	+	+	+	+
<i>Deois flexuosa</i>	Brasil	Cercopidae	CER456	+	+	+	+	+	+	+
<i>Deois knoblauchii</i>	Argentina	Cercopidae	08-01-01-05	+	+	+	+	+	+	+
<i>Deois mourei</i>	Brasil	Cercopidae	CER455	+	+	+	+	+	+	+
<i>Deois schach</i>	Argentina	Cercopidae	08-01-01-16	+	+	+	+	+	+	+
<i>Deois</i> sp.	Perú	Cercopidae	04-10-15-53	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euryaulax carnifex</i>	Austrália	Cercopidae	03-09-10-76	+	+	-	+	+	-	+
<i>Ferorhinella brevis</i>	Brasil	Cercopidae	CER467	+	+	-	-	-	-	-
<i>Ferorhinella balatra</i>	Brasil	Cercopidae	CER468	+	+	-	-	-	-	-
<i>Hemitomaspis</i> sp.	Guiana Francesa	Cercopidae	05-02-07-48	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hemitomaspis</i> sp.	Brasil	Cercopidae	09-11-05-29	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hemitomaspis</i> sp.	Perú	Cercopidae	04-10-15-62	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hemitomaspis</i> sp.	Costa Rica	Cercopidae	09-11-05-73	+	+	+	-	+	+	-
<i>Hemitomaspis</i> sp.	Nicaragua	Cercopidae	CER505	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hemitriecphora</i> sp.	Africa	Cercopidae	05-02-25-59	+	+	+	+	+	-	+
<i>Hemitriecphora strongii</i>	Africa	Cercopidae	05-02-25-60	+	+	+	+	+	+	+

Tabela 7: Continuação

<i>Homalogrypota coccinea</i>	Bolívia	Cercopidae	04-11-27-14	+	+	-	+	+	+	+
<i>Homalogrypota interrupta</i>	Bolívia	Cercopidae	09-06-15-17	+	+	-	+	+	+	+
<i>Huaina inca</i>	Costa Rica	Cercopidae	03-09-03-68	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hyboscarta melichari</i>	Bolívia	Cercopidae	09-06-15-35	+	+	+	+	+	+	+
<i>Iphirhina limbata</i>	Costa Rica	Cercopidae	04-12-30-20	+	+	+	+	+	+	+
<i>Iphirhina perfecta</i>	Costa Rica	Cercopidae	03-09-03-17	+	+	+	+	+	+	+
<i>Iphirhina quota</i>	Costa Rica	Cercopidae	03-09-03-64	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ischnorhina ephippium</i>	Guiana Francesa	Cercopidae	05-02-25-46	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ischnorhina n.sp.</i>	Brasil	Cercopidae	CER462	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ischnorhina n.sp.</i>	Guiana Francesa	Cercopidae	05-01-15-14	+	+	+	+	-	+	+
<i>Isozulia astralis</i>	Bolívia	Cercopidae	04-11-27-07	+	+	+	+	+	+	+
<i>Kanaima fluvialis</i>	Brasil	Cercopidae	CER465	+	+	-	-	-	-	-
<i>Kanaima katzensteinii</i>	Brasil	Cercopidae	CER466	+	+	-	-	-	-	-
<i>Laccogrypota inca</i>	Ecuador	Cercopidae	09-11-05-15	+	+	-	+	+	+	+
<i>Laccogrypota praeata</i>	Perú	Cercopidae	04-10-15-47	+	+	+	+	+	+	+
<i>Laccogrypota valida</i>	Perú	Cercopidae	03-09-10-65	+	+	-	-	-	+	+
<i>Lepyronia coleoptrata</i>	EUA, Nova Iorque	Aphrophoridae	01-07-15-11	+	+	+	+	+	+	+
<i>Locris maculata</i>	África	Cercopidae	05-02-05-54	+	+	+	+	+	+	+
<i>Locris ochroptera</i>	Africa	Cercopidae	04-05-11-65	+	+	-	+	-	+	+
<i>Locris pullata</i>	Africa	Cercopidae	05-02-25-63	+	+	-	+	-	+	+
<i>Machaerota takeuchii</i>	Japão	Machaerotidae	04-10-15-80	+	+	-	+	+	-	+
<i>Mahanarva costaricensis</i>	Costa Rica	Cercopidae	03-01-15-32	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mahanarva dubia</i>	Brasil	Cercopidae	CER461	+	+	-	+	+	+	-
<i>Mahanarva funebris or noctua</i>	Bolívia	Cercopidae	09-06-15-62	+	+	-	+	+	+	+
<i>Mahanarva insignita</i>	Costa Rica	Cercopidae	01-07-18-69	+	+	-	+	+	+	+
<i>Mahanarva integra</i>	Argentina	Cercopidae	08-01-15-62	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mahanarva liturata</i>	Bolívia	Cercopidae	09-06-15-16	+	+	-	+	+	+	+
<i>Mahanarva rubripennis</i>	Brasil	Cercopidae	CER453	+	+	-	+	+	+	+
<i>Mahanarva tibialis</i>	Bolívia	Cercopidae	09-06-15-61	+	+	-	+	+	+	+
<i>Maxantonia sp.n.</i>	Perú	Cercopidae	04-05-11-80	+	+	-	+	+	+	+
<i>Maxantonia mylabroides</i>	Costa Rica	Cercopidae	04-12-30-22	+	+	+	+	+	+	+
<i>Maxantonia praeminiata</i>	Perú	Cercopidae	03-09-10-58	+	+	-	+	+	+	+
<i>Maxantonia quadriguttata</i>	Perú	Cercopidae	03-09-10-61	+	+	-	+	-	+	+
<i>Maxantonia sp.</i>	Nicaragua	Cercopidae	10-01-01-33	+	+	+	+	+	+	+
<i>Microsargane n.sp.</i>	Belize	Aphrophoridae	05-02-25-33	+	+	+	+	+	+	+
<i>Microsargane vittata</i>	Panamá	Aphrophoridae	05-02-05-28	+	+	+	+	+	-	+
<i>Monecphora cingulata</i>	Argentina	Cercopidae	08-01-01-73	+	+	-	+	-	+	+
<i>Monecphora n.sp.</i>	Costa Rica	Cercopidae	03-09-03-13	+	+	+	+	+	+	+
<i>Monecphora n.sp.</i>	Costa Rica	Cercopidae	09-06-15-73	+	+	+	+	+	+	+
<i>Monecphora n.sp2</i>	Costa Rica	Cercopidae	03-09-03-76	+	+	+	-	+	+	+

<i>Monecphora pallida</i>	Perú	Cercopidae	05-01-15-05	+	+	+	+	+	+	+
<i>Monecphora</i> sp.n.	Argentina	Cercopidae	08-01-01-50	+	+	+	-	+	+	+
<i>Neomonecphora apicalis</i>	Brasil	Cercopidae	CER472	+	+	-	-	-	-	-
<i>Neosphenorhina ocellata</i>	Brasil	Cercopidae	CER439	+	+	-	+	+	+	+
<i>Notozulia entreriana</i>	Bolívia	Cercopidae	04-12-30-07	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ocoaxo assimilis</i>	Guatemala	Cercopidae	09-01-15-24	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ocoaxo lineatus</i>	Costa Rica	Cercopidae	03-09-03-70	+	+	-	+	-	+	+
<i>Ocoaxo panamensis</i>	Costa Rica	Cercopidae	03-09-03-14	+	+	+	+	-	+	+
<i>Ocoaxo tucurricae</i>	Costa Rica	Cercopidae	03-09-03-62	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pachacantocnemis bella</i>	Perú	Cercopidae	04-12-30-43	+	+	+	+	+	+	+
<i>Panabrus dominicanus</i>	Dominica	Cercopidae	CER464	-	+	-	-	-	-	-
<i>Paralitema</i> sp.	Malasia	Cercopidae	06-02-15-43	+	+	+	+	-	+	+
<i>Pectinariophyes reticulata</i>	Austrália	Machaerotidae	03-09-10-74	+	+	-	-	+	+	+
<i>Pisidice mirifica</i>	Africa	Cercopidae	04-05-11-65	+	+	-	+	+	+	+
<i>Prosapia bicincta</i>	EUA, Georgia	Cercopidae	01-07-15-28	+	+	+	+	+	+	+
<i>Prosapia ignifera</i>	Belize	Cercopidae	03-01-15-39	+	+	-	+	+	+	+
<i>Prosapia plagiata</i>	Costa Rica	Cercopidae	04-05-11-59	+	+	+	+	-	+	+
<i>Prosapia simulans</i>	Costa Rica	Cercopidae	01-07-18-76	+	+	+	+	+	+	+
<i>Prosapia unifasciata</i>	Belize	Cercopidae	03-01-15-40	+	+	+	+	+	+	+
<i>Simorhina sciodes</i>	Guiana Francesa	Cercopidae	05-01-15-67	+	+	-	+	+	+	+
<i>Sinopia signata</i>	Brasil	Cercopidae	CER445	+	+	-	+	+	+	+
<i>Sphenorhina coronata</i>	Perú	Cercopidae	04-11-27-01	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sphenorhina distinguenda</i>	Costa Rica	Cercopidae	01-07-18-75	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sphenorhina latifascia</i>	Costa Rica	Cercopidae	01-07-18-81	+	+	+	-	+	+	+
<i>Sphenorhina parambae</i> ou <i>solita</i>	Bolívia	Cercopidae	04-10-15-78	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sphenorhina rubra</i>	Bolívia	Cercopidae	04-12-30-02	+	+	-	+	+	+	+
<i>Sphodroscarta</i> sp.	Perú	Aphrophoridae	04-05-11-79	+	+	+	+	+	-	+
<i>Tapaiuna</i> sp.	Brasil	Cercopidae	03-09-03-25	+	+	-	+	+	+	+
<i>Tapaiuna</i> sp.n.	Ecuador	Cercopidae	09-11-05-64	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tiodus nigricans</i>	Bolívia	Cercopidae	09-06-15-36	-	-	-	-	+	-	+
<i>Tomaspis biolley</i>	Costa Rica	Cercopidae	03-09-03-66	+	+	+	+	-	+	+
<i>Tropidorhinella onorei</i>	Bolívia	Cercopidae	09-06-15-47	+	+	-	+	+	+	+
<i>Tunaima brunneorubra</i>	Brasil	Cercopidae	CER441	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tunaima insignifica</i>	Brasil	Cercopidae	CER440	+	+	+	-	+	+	+
<i>Urubaxia tricolor</i>	Brasil	Cercopidae	CER469	+	+	-	-	-	-	-
<i>Vorago boxi</i>	Costa Rica	Cercopidae	01-07-18-35	+	+	-	+	+	+	-
<i>Zuata callangana</i>	Perú	Cercopidae	05-01-15-46	+	+	+	+	+	+	-
<i>Zuata</i> n.sp.	Brasil	Cercopidae	09-11-05-20	+	+	-	-	+	+	+
<i>Zuata</i> n.sp.	Bolívia	Cercopidae	09-06-15-26	+	+	+	+	+	+	+
<i>Zuata</i> sp.n.	Colômbia	Cercopidae	07-01-01-74	+	+	+	+	+	+	+
<i>Zulia carbonaria</i>	Colômbia	Cercopidae	01-07-18-66	+	+	+	-	-	+	+
<i>Zulia pubescens</i>	Colômbia	Cercopidae	01-07-18-67	+	+	-	+	-	+	+
<i>Zulia</i> sp.	Perú	Cercopidae	04-10-15-30	+	+	+	+	+	+	+
<i>Zulia vilior</i>	Costa Rica	Cercopidae	03-01-15-29	+	+	+	+	-	+	-

Tabela 8: *Primers* utilizados na análise com respectivas sequências e referências.

<b>Primers</b>	<b>Sequência (5'-3')</b>	<b>Referência</b>
<b>18S</b>		
a0.7 (F)	ATTAAAGTTGTTGCGGTT	Whiting et al., 1997
bi (R)	GAGTCTCGTTCGTTATCGGA	Whiting et al., 1997
a2.0 (F)	ATGGTTGCAAAGCTGAAAC	Whiting et al., 1997
9R (R)	GATCCTTCCGCAGGTTACCTAC	Whiting, 2002
<b>28S</b>		
EE (F)	CCGCTAAGGAGTGTGTAA	Hillis & Dixon, 1991; Cryan et al., 2000
MM (R)	GAAGTTACGGATCTARTTTG	Hillis & Dixon, 1991; Cryan et al., 2000
Lalt (F)	CCTCGGACCTTGAAAATCC	Dietrich et al., 2001
Galt (R)	TGTCTCCTTACAGTGCCAGA	Dietrich et al., 2001
V (F)	GTAGCCAAATGCCTCGTCA	Hillis & Dixon, 1991; Cryan et al., 2000
X (R)	CACAATGATAGGAAGAGCC	Hillis & Dixon, 1991; Cryan et al., 2000
<b>COI</b>		
Ron (F)	GGATCACCTGATATAGCATTCCC	Simon et al., 1994
MidR (R)	AATATRTGRTGDGCYCAWACHA	Cryan & Svenson, 2010
MidF (F)	TYGAYCCNDSNGGNGGDGGDGAYCC	Cryan & Svenson, 2010
Calvin (R)	GGRAARAAWGTTAARTTWACTCC	Lin & Wood, 2002
<b>COII</b>		
a-tLEU (F)	TAGTATGGCAGATTAGTGCAATGAA	Simon et al., 1994
Barbara (R)	CCRCAAATTTGWCARCATTGACCA	Simon et al., 1994
<b>H2A</b>		
H2AF1 (F)	TGT CTG GYC GCG GCA ARG G	Cryan & Urban, 2011
H2AR1 (R)	ACG GCC TGG ATG TTG GGC A	Cryan & Urban, 2011
<b>Histona 3</b>		
HexAF (F)	ATGGCTCGTACCAAGCAGACGGC	Colgan et al., 1998
HexAR (R)	ATATCCTTGGGCATGATGGTGAC	Colgan et al., 1998
<b>Wingless</b>		
1A (F)	GARTGYAARTGYCAYGGYATGTCTGG	Cryan et al., 2001
DeIR1 (R)	GTCCTGTARCCRCGKCCACAACACAT	Urban & Cryan, 2007

## ALINHAMENTO

O alinhamento é uma das etapas mais importantes da análise filogenética, pois é a partir dele que as hipóteses de homologia primária são formuladas.

Os genes nucleares codificadores de proteínas (as histonas H2A, H3 e Wingless) foram alinhados: 1) manualmente com auxílio do programa Sequencher 5.0.1 e exportados para o programa MEGA versão 5 onde as sequências foram traduzidas e alinhadas através dos aminoácidos obtidos; 2) com o programa Muscle (Edgar, 2004ab) utilizando-se o servidor online (<http://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/muscle/>) e 3) com o programa MAFFT (Katoh et. al. 2005) versão 6 utilizando-se o servidor online (<http://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>); a estratégia utilizada foi o FFT-NS-i, ideal para sequências de genes codificadores de proteínas. O resultado do alinhamento utilizando-se as três diferentes metodologias foi o mesmo.

Os genes ribossomais (18S e 28S) foram alinhados utilizando-se: 1) o programa Muscle e 2) o programa MAFFT com as seguintes estratégias: E-INS-i recomendado para sequências com várias regiões conservadas e *gaps* longos, Q-INS-i recomendado para alinhamentos de genes ribossomais, pois leva em consideração a estrutura secundária. Para o gene 18S o resultado do alinhamento com os dois diferentes programas e as diferentes estratégias do MAFFT, foram os mesmos; para o 28S as três diferentes estratégias de alinhamentos diferiram em tamanho final das sequências e na composição das regiões hipervariáveis. Para saber se o alinhamento do 28S estaria influenciando nos resultados das análises foram executadas análises preliminares de máxima verossimilhança utilizando-se os três diferentes alinhamentos obtidos para o 28S. O resultado das análises, a topologia obtida, foi o mesmo, portanto optou-se por utilizar-se o alinhamento obtido com a estratégia Q-INS-i do MAFFT por ser ideal para genes ribossomais e levar em consideração a estrutura secundária. Uma análise retirando-se as regiões hipervariáveis e a terceira posição (dos genes codificadores de proteína) foi realizada, porque apesar da perda de informação a remoção de regiões problemáticas do alinhamento pode aumentar o sinal filogenético dos dados (Talavera & Castresana 2007). Mesmo assim a topologia obtida sem as regiões hipervariáveis do 28S foi a mesma, optando-se por manter estas regiões. Os resultados das análises

retirando-se a terceira posição também não obteve variação, além disso, Kallersjo et. al. (1999) analisando uma matriz grande (com aproximadamente 2500 táxons) afirmaram que o número de grupos bem suportados e a média dos valores de *jackknife* diminuíram drasticamente quando os caracteres mais homoplásicos (no caso a terceira posição) foram eliminados da análise. Segundo estes autores, o aumento da saturação e da frequência de mudança melhora o reconhecimento de grupos bem suportados filogeneticamente.

Os genes mitocondriais (COI e COII) foram alinhados no MAFFT com a estratégia FFT-NS-i aumentando-se a penalidade para abertura de gap para 3.0 e valor de *offset* (para evitar gaps longos) para 1.0. O alinhamento obtido foi ajustado manualmente e importado para o programa MEGA versão 5 (Tamura et. al. 2011) traduzido e alinhado pelos aminoácidos.

Para a análise combinada de todos os genes os alinhamentos obtidos para cada gene foram concatenados em uma única matriz utilizando-se o programa Sequence Matrix (Vaidya et. al.2010).

## **ESCOLHA DOS MODELOS**

A utilização de um modelo para inferir a taxa de substituição de nucleotídeos se torna necessária quando dados moleculares (sequências de DNA) são utilizadas para se estimar uma filogenia. Os modelos de evolução são usados para descrever as diferentes possibilidades de mudança de um nucleotídeo para outro (transições e transversões), com o objetivo de corrigir as mudanças que não necessariamente são observadas nas sequências.

A escolha dos modelos é ainda um grande problema para reconstrução de uma filogenia sendo que esta opção pode resultar na mudança dos resultados de uma análise, especialmente a estimativa do comprimento de ramos. O melhor modelo de evolução para um determinado conjunto de dados pode ser selecionado baseando-se em testes estatísticos que podem ser de dois tipos: 1) os que comparam dois diferentes modelos por vez (teste da razão de verossimilhança e fatores bayesianos) ou 2) os que comparam simultaneamente todos os modelos concorrentes, através do critério de informação de

Akaike, AIC (Akaike, 1974) ou o critério de informação bayesiana, BIC (Schwarz, 1978). O AIC mede quanta informação se perde em utilizar um modelo ao aproximar o fenômeno real. O modelo com menor AIC possível é preferido; ele é computado da seguinte maneira:  $AIC = -2\ln Lm + 2K$ , onde K é o número de parâmetros livres no modelo e ramos na árvore e Lm é o valor de máxima verossimilhança. O BIC prevê uma solução aproximada para os fatores bayesianos (que são mais difíceis de serem estimados). Os fatores bayesianos medem o suporte relativo que os dados fornecem para os diferentes modelos. A fórmula que define o BIC é a seguinte:  $BIC_i = -2\ln Lm + K\ln n$ , onde n é o tamanho da amostra (comprimento da sequência). Quanto menor o BIC melhor os dados se encaixam no modelo, testes utilizando-se o BIC tendem a favorecer a escolha de modelos mais simples em comparação com o AIC.

A vantagem de métodos como AIC e BIC é que pode-se atribuir um ranking aos modelos ao invés de compará-los dois a dois como nos testes da razão de verossimilhança e fatores bayesianos.

Para a escolha do modelo para os dados deste trabalho foram utilizados os testes AIC e BIC com a utilização do programa JModelTest (Posada, 2008) (Tabela 10).

Tabela 9: Modelos resultantes para cada gene e taxa de substituição nucleotídica utilizando-se três diferentes testes estatísticos

Gene	Teste AIC	Teste BIC	Teste AICc
18S	GTR+I+G (6)	SYM+I+G (6)	GTR+I+G (6)
28S	GTR+I+G (6)	GTR+I+G (6)	GTR+I=G (6)
COI	GTR+G (6)	TVM+G (5)	GTR+G (6)
COII	GTR+I+G (6)	GTR+I+G (6)	GTR+I+G (6)
H2A	TIM1+I+G (4)	TIM1+I+G (4)	K80+I+G (4)
H3	TVM+I+G (5)	TVM+I+G (5)	K80+I+G (4)
Wg	TRN+I+G (3)	TRN+I+G (3)	K80+I+G (3)

## ANÁLISE DE MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA

Para as análises de máxima verossimilhança utilizaram-se os programas Garli versão 0.951 (Zwickl 2006) e RAxML versão 7.0.4 (Stamatakis et al. 2005). Para a análise de todos os genes combinados com o Garli o modelo escolhido foi o GTR+I+G de forma a considerar o máximo de variabilidade existente no conjunto de dados. Para obter o suporte dos ramos (Bootstrap) no Garli foram utilizadas 100 replicações.

A análise particionada (com modelos separados) foi executada com o programa Garli versão 2.0. Os modelos escolhidos foram aqueles obtidos através do teste AIC com as seguintes taxas de substituição nucleotídica: seis para os genes 18S, 28S, COI e COII; quatro para o gene H2A representado no programa como (0 1 2 2 3 0); cinco para o gene H3 representado como (0 1 2 3 1 4) e três para o gene Wingless representado como (0 1 0 0 2 0).

Para ambas as análises (particionada e não particionada) foram realizadas 10 replicações individuais de 1.000.000 gerações cada. As análises individuais para cada gene também foram feitas no Garli utilizando-se os modelos indicados de acordo com as propriedades de cada gene.

As buscas com o constraint negativo foram executadas “quebrando-se” cada um dos 118 nós da árvore obtida utilizando para tal o programa Garli. Cada busca com o constraint negativo foi executada com o “*default*” do programa, ou seja, terminando a análise quando nenhuma topologia melhor é encontrada após 20.000 gerações, utilizando-se para isso a opção “*enforce terminal conditions*”. Os valores de suporte de verossimilhança foram computados como a diferença entre o valor de máxima verossimilhança da árvore ótima e o valor da melhor árvore resultante da análise dos *constraints* negativos (Lee & Hugall, 2003).

## ANÁLISE BAYESIANA

A análise de inferência bayesiana foi conduzida utilizando-se o programa Mr.Bayes versão 3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck, 2003). O algoritmo MCMCMC (*Metropolis Coupled Markov Chain Monte Carlo*) foi



utilizado para estimar a probabilidade posterior dos clados no consenso das melhores árvores encontradas após a estabilização dos valores de verossimilhança. Os modelos utilizados para cada um dos sete genes incluídos na análise foram aqueles obtidos através do teste AIC (JModelTest), porém o programa Mr.Bayes implementa modelos com uma taxa de substituição nucleotídica igual a seis ou a dois, portanto para todos os genes foi utilizado o modelo GTR+I+G com a taxa de substituição igual a seis. Um grupo de quatro cadeias (três quentes e uma fria) foi analisado por 30 milhões de gerações, salvando-se uma topologia a cada 1000 gerações. Para a matriz de dados moleculares as primeiras 500.000 árvores foram eliminadas com o comando “*burnin*” o exato ponto para efetuação do descarte das árvores foi obtido utilizando-se o programa Tracer versão 1.5 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) e observando-se quantas gerações seriam necessárias para que a análise estabilizasse. As árvores restantes foram utilizadas para se obter o consenso (50% regra da maioria); a análise do visual gráfico dos valores de verossimilhança (*log likelihood*) foi fornecido pelo programa MrBayes utilizando-se o comando “*sump*”.

Na análise da matriz combinada os dados morfológicos foram tratados como uma partição isolada, analisados sob o modelo Markov K+G (Lewis, 2001). A matriz combinada foi analisada também por 30 milhões de gerações, salvando-se uma topologia a cada 1000 gerações, descartando-se as primeiras 1.000.000 árvores com o comando “*burnin*”.

## **ANÁLISE DE PARCIMÔNIA**

Foi realizada a análise de parcimônia para a matriz contendo os dados moleculares e para a matriz combinada. O programa utilizado foi o TNT, as análises foram computadas utilizando-se a nova tecnologia de busca (*New Technology Search*) utilizando-se os algoritmos: sectorial search, ratchet, drift e tree fusing (veja explicação em material e método do capítulo morfológico). A opção para que o mínimo número de passos fosse atingido 100 vezes foi escolhida, os gaps foram tratados como dados faltantes. O bootstrap foi feito com o TNT utilizando-se para tal a nova tecnologia de busca e 100 replicações.

---

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

---

### ANÁLISE DE MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA

A matriz para análise de máxima verossimilhança compreende 123 táxons e 5896 caracteres. Todas as dez replicações resultaram em árvores com topologia semelhante, aqui serão apresentadas as melhores árvores (com maior índice de máxima verossimilhança) tanto da análise particionada como da não particionada (Figs. 20 e 21).

As análises foram enraizadas em Machaerotidae e como grupo externo utilizaram-se representantes das outras famílias de Cercopoidea e de Cercopinae.

Clastopteridae em ambas as análises é monofilético corroborando os resultados obtidos por Cryan & Svenson (2010) com um suporte de 100%; Aphrophoridae na análise particionada é monofilético enquanto que na análise não particionada a família é parafilética, com *Sphodoscarta* formando uma linhagem individual grupo irmão de Cercopinae. Em ambas as análises os cercopídeos do velho mundo (Cercopinae) não formam um grupo monofilético e *Microsargane* (considerado um Aphrophoridae e transferido para Cercopidae *incertae sedis* no trabalho de Cryan & Svenson, 2010) é grupo irmão de *Hemitriecphora*.

Em ambas as análises as quatro tribos propostas por Fennah (1968) mostraram-se parafiléticas ou polifiléticas: Neanini é polifilética, composta por um clado que inclui *Simorhina*, *Hemitomaspis* e *Zuata* com suporte de bootstrap 85% e 94% (não particionada e particionada respectivamente) um clado com *Tapaiuna* e *Hemitomaspis* sp. que é grupo irmão de *Vorago*. Ischnorhinini é parafilética incluindo *Sinopia signata*, que pertence a Tomaspidini, o suporte para o clado é de 64% e 68%. Tomaspidini é por sua vez polifilética estando dividida em dois clados: o maior deles abrangendo a maioria dos gêneros com suporte baixo (<50% em ambas as análises) o outro clado inclui *Monecphora* e *Pachacanthocnemis*. A única espécie incluída pertencente à tribo Hyboscartini (*Hyboscarta melichari*) se encontra dentro de Tomaspidini.

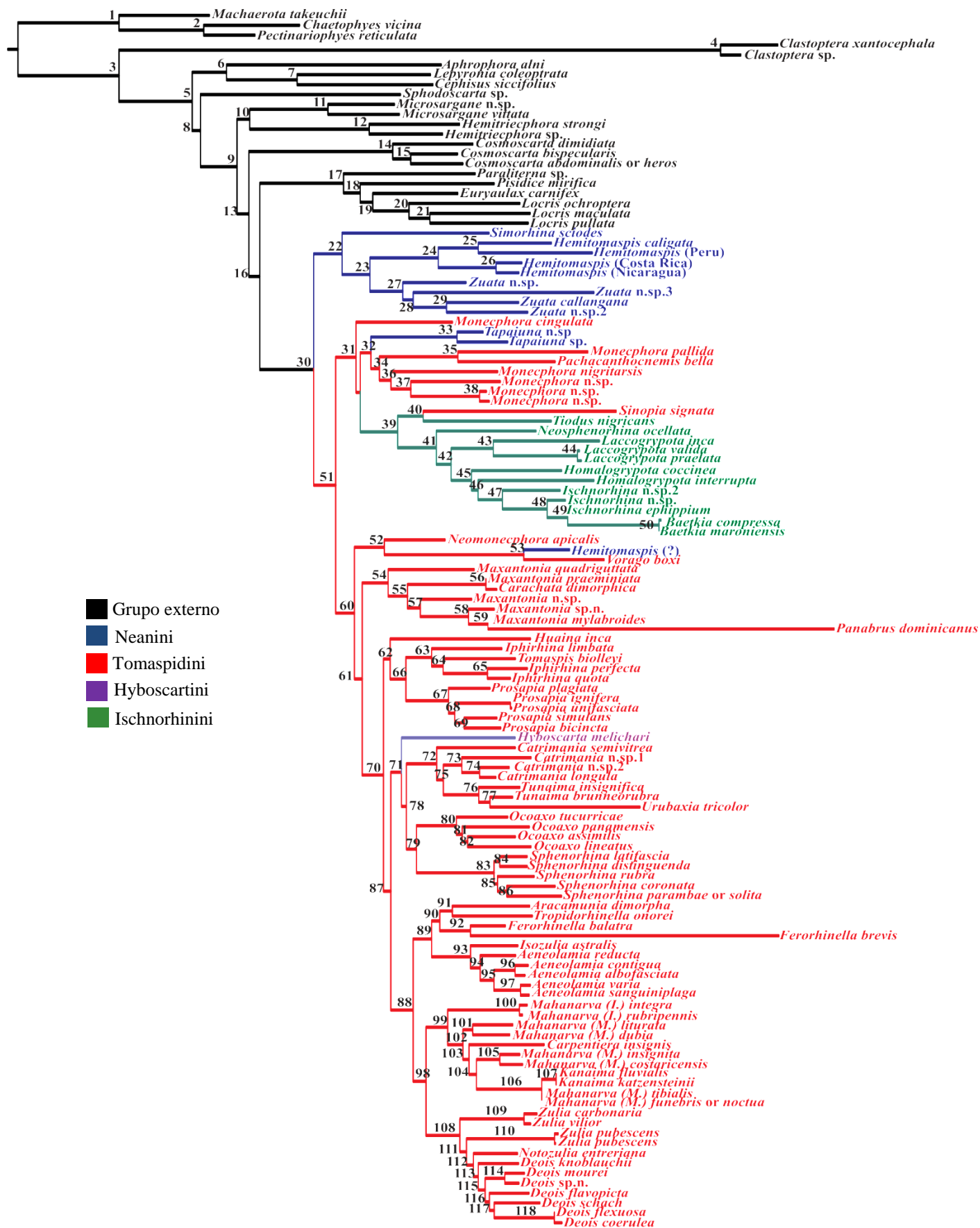


Figura 20: Melhor árvore resultante de dez replicações da análise de máxima verossimilhança não particionada (123 táxons 5986 caracteres).



Figura 21: Melhor árvore resultante de 10 replicações análise de máxima verossimilhança particionada (123 táxons 5986 caracteres)

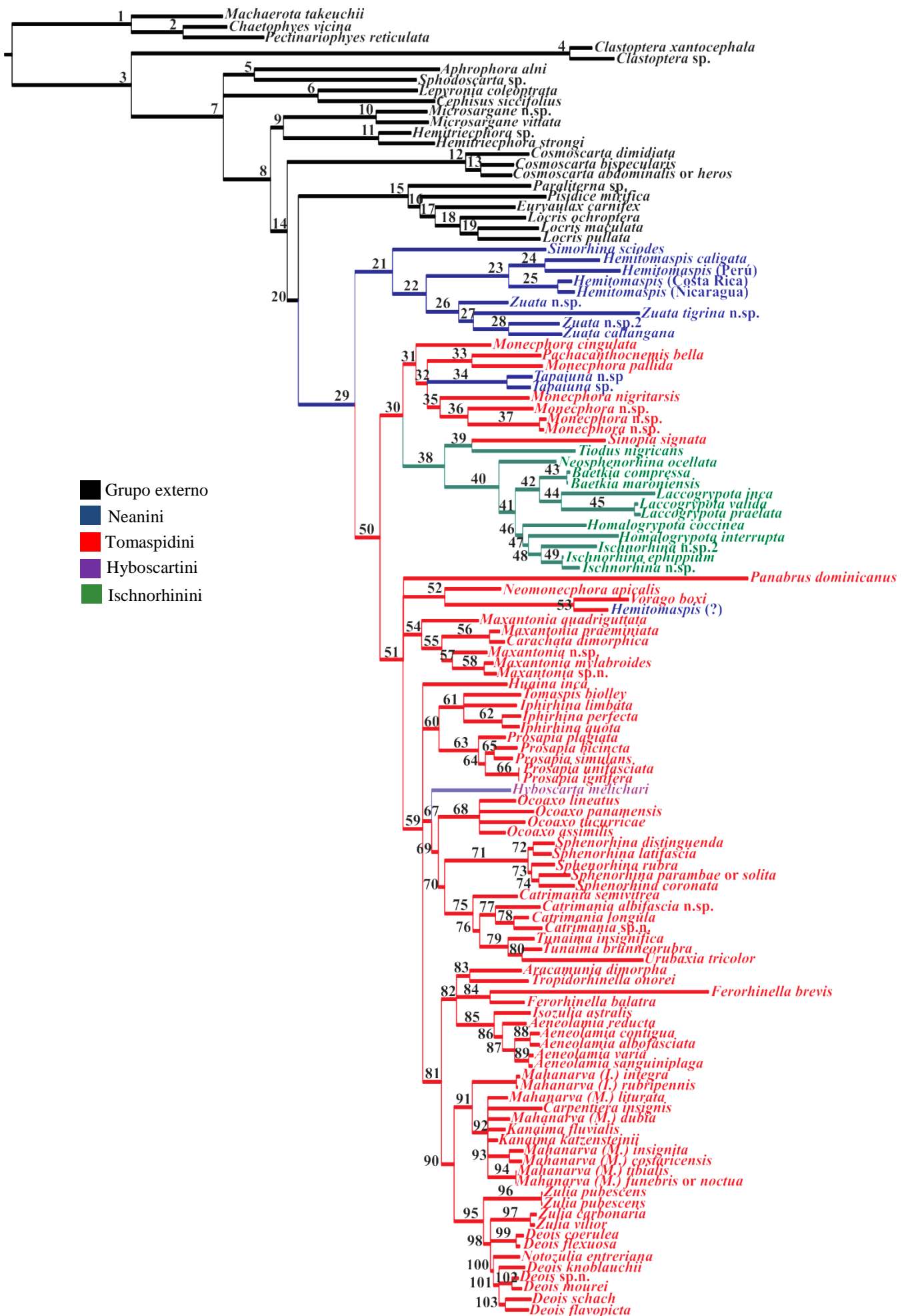


Figura 22: Árvore resultante da análise Bayesiana com os dados moleculares (123 táxons e 5986 caracteres)

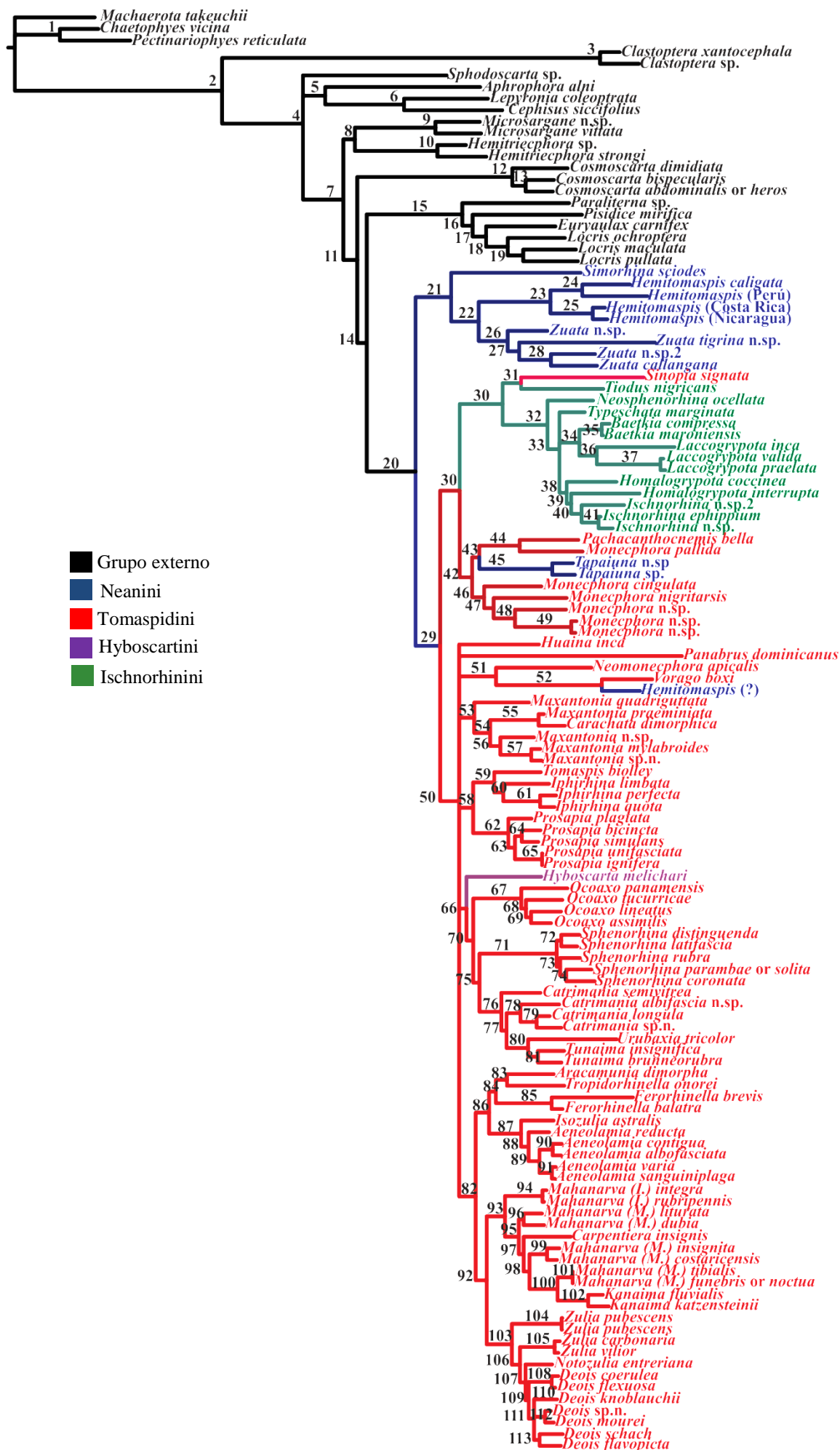


Figura 23: Árvore resultante da análise Bayesiana combinada com os dados moleculares e morfológicos (124 táxons e 6004 caracteres)

## ANÁLISE BAYESIANA

A matriz para a análise bayesiana com os dados moleculares tem 123 táxons e 5896 caracteres. A matriz para a análise combinada (dados morfológicos mais dados moleculares) tem 124 táxons e 6004 caracteres. Ambas as topologias são semelhantes entre si e com as topologias obtidas com a análise de máxima verossimilhança. Porém o resultado da análise combinada (dados morfológicos + dados moleculares) apresentou melhor resolução e algumas das probabilidades posteriores mais elevadas (figs. 22 e 23).

## ANÁLISE DE PARCIMÔNIA

A análise de parcimônia com os dados moleculares resultou em 28 cladogramas igualmente parcimoniosos com índice de consistência 0.22 e índice de retenção 0.50 com 14.947 passos, o consenso estrito foi aplicado resultando no colapso de 12 nós. Dos 5896 caracteres 4327 não são informativos para a parcimônia (fig. 24).

A análise de parcimônia com os dados combinados resultou em 64 cladogramas igualmente parcimoniosos com índice de consistência 0.22 e índice de retenção 0.50 com 15.827 passos, o consenso estrito foi aplicado resultando no colapso de 12 nós (fig. 25).

O resultado da análise de parcimônia assemelha-se ao resultado obtido com os métodos baseados em modelos, a diferença mais marcante encontrada é que Neaenini (em azul) é grupo irmão de Ischnorhinini (em verde) e este clado é grupo irmão de um clado formado pelas espécies de *Monecphora* + *Tapaiuna*, enquanto que utilizando somente os dados moleculares *Neomonecphora apicalis* encontra-se agrupada com as espécies de Neaenini. Ainda na análise de parcimônia combinada (dados morfológicos mais moleculares) *Kanaima* forma uma linhagem distinta de *Mahanarva* corroborando com o resultado da análise incluindo somente os dados morfológicos. *Hyboscarta melichari*, que nas análises probabilísticas também teve seu posicionamento variável, com a parcimônia é grupo irmão de *Huaina inca*.

Existem diversas críticas para as análises utilizando-se a parcimônia para dados moleculares, uma das principais é que análises de máxima parcimônia sob certas circunstâncias podem mal interpretar estados de caracteres homoplásicos como se estes

fossem homólogias, resultando em um agrupamento incorreto que aumenta seu suporte à medida que mais dados são incluídos na análise, isso vem a ser chamado de inconsistência (Felsenstein, 1978). Esse problema é muito comum na chamada “zona de Felsenstein”: uma região do universo de árvores onde táxons não relacionados e não irmãos compartilham caracteres homoplásicos e são agrupados pela chamada “atração dos ramos longos”. Além disso, a parcimônia não levaria em consideração as diferentes taxas de evolução entre os genes utilizados.

Porém a história evolutiva produziu padrões complexos e heterogêneos entre as linhagens que também não são descritos adequadamente pelos modelos utilizados e disponíveis atualmente.

Rindal & Brower (2011) analisaram uma série extensa de trabalhos com filogenias que aplicaram a parcimônia e outros métodos probabilísticos (máxima verossimilhança e inferência bayesiana) e somente em dois casos houveram incongruências significativas nas topologias obtidas sendo que em mais de 99% dos artigos selecionados o resultado era estável. O mesmo padrão foi obtido nos resultados aqui apresentados, sendo que as incongruências encontradas entre as árvores utilizando-se as diferentes metodologias eram pequenas e as regiões de incongruência nos filogramas apresentam um baixo valor de suporte ou são politomias no caso da análise Bayesiana com os dados moleculares.

A utilização das metodologias probabilísticas é uma vantagem, visto que, com estes métodos é possível interpretar os dados de uma maneira mais ampla, pois com o comprimento de ramos pode ser feita uma estimativa da idade dos táxons e também inferências biogeográficas, por exemplo, no caso de datação de uma barreira.

Ao contrário do que Rindal & Brower (2011) afirmam em seu trabalho, explorar diferentes metodologias não é redundante, mas sim necessário para avaliar como os dados se comportam e a obtenção de resultados semelhantes afirma que a hipótese para aqueles dados é bem suportada e mais robusta.

## **TESTE DE HIPÓTESES**

Visando comparar as hipóteses de monofilia das tribos proposta por Fennah, 1968 com aquelas obtidas utilizando-se o conjunto de genes combinados realizaram análises com agrupamentos pré-definidos (*positive constraint*) no programa Garli.



Compararam-se a topologia original com as tribos propostas por Fennah: Neaenini, Ischnorhinini, Tomaspidini e Hyboscartini monofiléticas sensu Fennah. Todas filogramas obtidos com o constraint positivo tiveram um valor de máxima verossimilhança menor do que o filograma original e foram significativamente refutadas com base no teste de topologia realizado no PAUP (Swofford, 2001) confirmando dessa maneira que a classificação proposta para os cercopídeos neotropicais deve ser revisada.

## **ANÁLISE DOS GENES INDIVIDUAIS**

A análise individual de cada um dos genes foi suficiente para corroborar a monofilia dos gêneros, na maioria dos casos, e insuficiente para determinar o relacionamento entre eles. Isso se deve ao fato das partições individuais terem um menor poder de resolução que as análises combinadas (figs. 26-32).

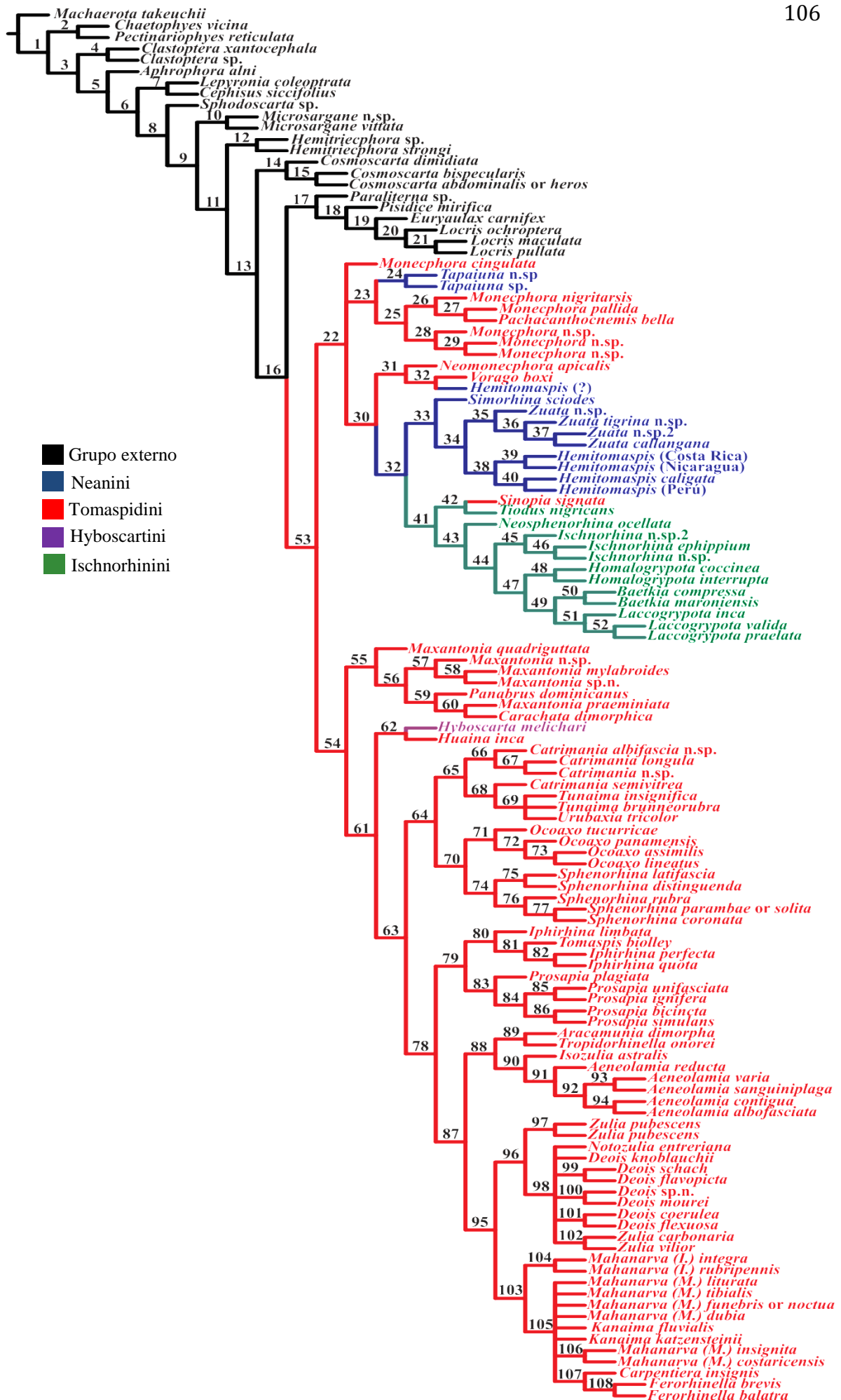


Figura 24: Consenso estrito dos 28 cladogramas mais parcimoniosos resultante da análise dos dados moleculares, 14.947 passos, CI=0.22, RI=0.50.

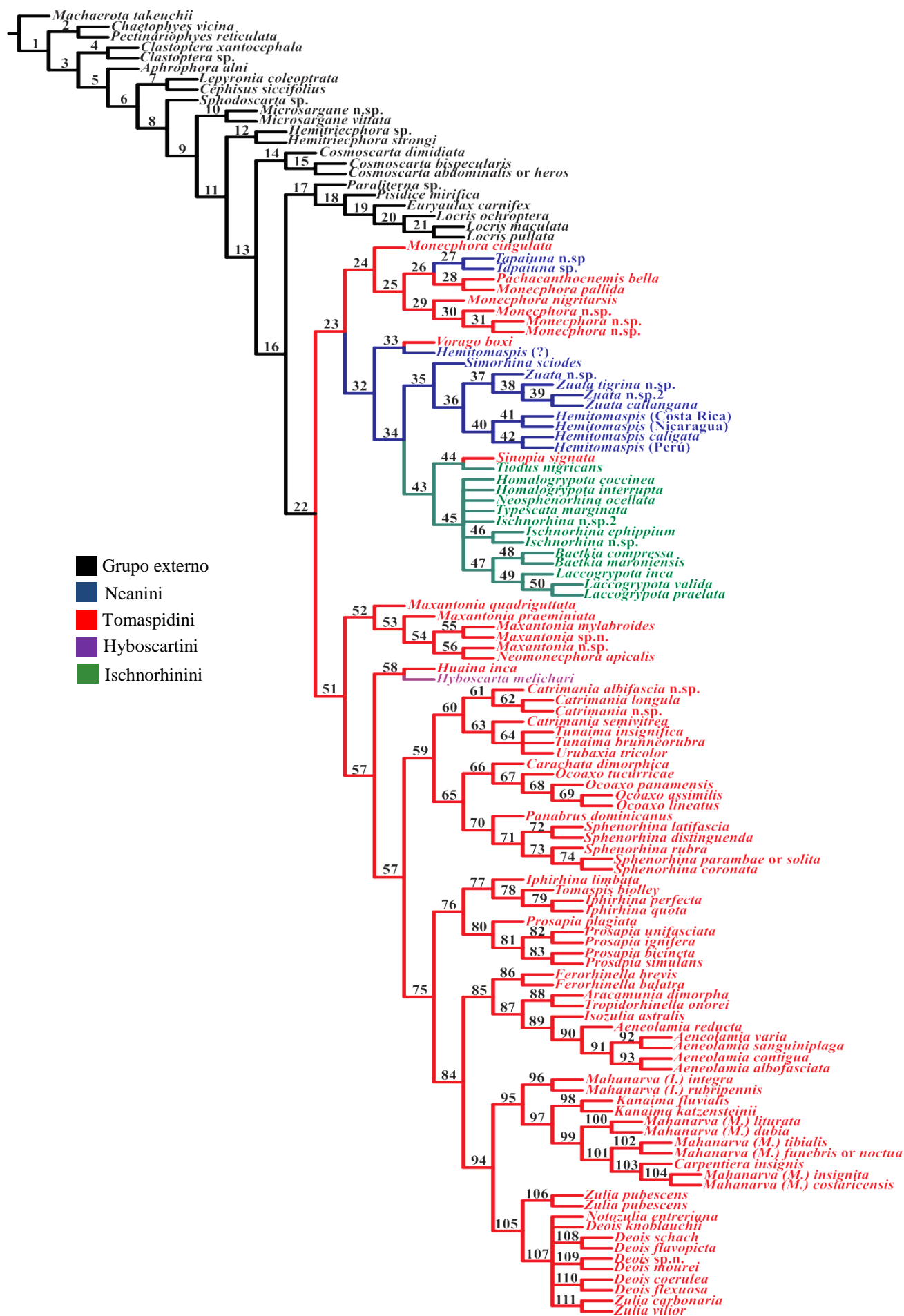


Figura 25: Consenso estriado dos 64 cladogramas mais parcimoniosos resultante da análise dos dados moleculares e morfológicos, 15.827 passos, CI=0.22, RI=0.50.

Tabela 10: Valores de suporte dos nós dos filogramas, análise de máxima verossimilhança não particionada suporte de bootstrap e suporte de bremer, análise de máxima verossimilhança particionada suporte de bootstrap, análise de inferência bayesiana com dados moleculares e combinada probabilidades posteriores, análise de máxima parcimônia com os dados moleculares e combinada suporte de bootstrap.

Nó	Não particionado		Particionado ML boot	Molecular	Combinada PP	Molecular	Combinada MP Bootstrap
	ML boot	LS					
1	100	108.70325	100	100	-	99	100
2	100	31.4993	100	100	100	100	92
3	100	108.70583	100	100	100	100	100
4	100	288.18488	100	100	100	100	100
5	53	7.38093	53	58	64	< 50	95
6	< 50	4.83631	< 50	100	100	91	< 50
7	< 50	39.21202	< 50	100	100	100	98
8	62	0.15025	< 50	100	64	< 50	< 50
9	< 50	3.27678	< 50	68	100	100	< 50
10	< 50	2.0235	< 50	100	100	100	100
11	100	61.29444	100	100	91	< 50	< 50
12	100	45.89046	100	100	100	< 50	100
13	< 50	3.26855	< 50	100	99	< 50	< 50
14	100	146.5626	100	93	57	100	100
15	97	292.84137	75	100	100	86	99
16	55	3.27936	99	84	84	53	< 50
17	99	50.62596	99	99	99	100	100
18	71	5.34172	60	100	100	79	70
19	70	3.71964	< 50	100	100	53	< 50
20	100	20.0036	< 50	58	100	99	98
21	85	9.68985	< 50	100	100	87	66
22	85	0.01317	94	100	100	< 50	99
23	88	0.00269	75	100	100	< 50	< 50
24	100	64.58511	100	100	100	< 50	< 50
25	100	52.93513	85	100	100	100	< 50
26	100	89.93467	99	100	100	< 50	< 50
27	98	0.00866	100	100	100	74	100
28	80	27.51627	100	100	100	100	76
29	99	21.89638	100	100	100	< 50	< 50
30	98	29.40438	100	92	77	< 50	87
31	56	4.43966	66	89	73	51	100
32	< 50	0.66674	< 50	50	77	100	< 50
33	100	34.93997	< 50	96	67	81	100
34	< 50	0.01758	66	100	95	< 50	< 50
35	94	16.38611	100	84	100	99	< 50
36	65	2.66842	< 50	100	97	99	< 50
37	95	13.09993	< 50	100	100	99	100
38	100	297.68644	88	96	66	100	86
39	64	9.22846	100	89	83	100	87
40	71	2.36395	68	100	94	99	100
41	97	19.04475	66	100	100	69	100
42	< 50	23.07584	92	100	99	< 50	84

Tabela 10: Continuação

<b>43</b>	97	6.08685	56	100	65	< 50	< 50
<b>44</b>	100	220.98886	73	100	100	< 50	< 50
<b>45</b>	< 50	2.26479	100	100	100	< 50	< 50
<b>46</b>	< 50	2.27847	99	100	96	97	80
<b>47</b>	51	2.26822	100	94	85	< 50	< 50
<b>48</b>	< 50	2.28292	69	100	100	< 50	100
<b>49</b>	< 50	2.27	< 50	100	100	< 50	< 50
<b>50</b>	99	97.91702	74	99	77	100	88
<b>51</b>	57	11.28222	99	90	83	54	< 50
<b>52</b>	< 50	3.30309	76	82	100	100	< 50
<b>53</b>	100	26.69362	58	100	60	100	< 50
<b>54</b>	< 50	20.95986	< 50	54	74	< 50	< 50
<b>55</b>	< 50	0.05828	< 50	69	100	100	< 50
<b>56</b>	78	20.95869	100	100	75	55	100
<b>57</b>	66	0.03297	< 50	72	100	66	< 50
<b>58</b>	82	3.19192	< 50	96	98	95	< 50
<b>59</b>	< 50	0.01533	< 50	52	100	< 50	< 50
<b>60</b>	54	4.40488	< 50	95	70	95	96
<b>61</b>	< 50	3.29901	68	98	100	< 50	94
<b>62</b>	< 50	1.4096	< 50	100	100	< 50	96
<b>63</b>	97	5.75282	93	100	88	< 50	< 50
<b>64</b>	52	1.33064	96	79	100	< 50	89
<b>65</b>	100	11.97916	< 50	100	100	100	< 50
<b>66</b>	88	3.37482	100	100	65	94	< 50
<b>67</b>	99	92.53155	99	71	100	92	99
<b>68</b>	59	2.20985	55	88	74	< 50	< 50
<b>69</b>	93	9.88581	85	69	94	99	62
<b>70</b>	< 50	3.29958	100	67	75	70	< 50
<b>71</b>	< 50	10.09121	< 50	100	100	< 50	100
<b>72</b>	100	32.00896	< 50	75	85	< 50	< 50
<b>73</b>	98	27.70055	< 50	75	86	< 50	< 50
<b>74</b>	58	0.08482	58	100	100	100	< 50
<b>75</b>	< 50	1.45909	< 50	100	82	< 50	< 50
<b>76</b>	97	10.05083	< 50	95	100	< 50	< 50
<b>77</b>	92	12.0992	< 50	100	90	83	67
<b>78</b>	< 50	0.12691	100	100	100	< 50	< 50
<b>79</b>	< 50	5.69257	< 50	99	100	53	100
<b>80</b>	57	125.77789	< 50	63	99	86	100
<b>81</b>	< 50	0.84619	73	94	56	54	< 50
<b>82</b>	< 50	0.83861	100	73	95	99	100
<b>83</b>	100	230.48545	98	91	95	100	80
<b>84</b>	52	24.58482	60	90	56	100	58
<b>85</b>	< 50	24.5929	82	100	100	< 50	< 50
<b>86</b>	81	30.94279	98	100	90	80	< 50
<b>87</b>	< 50	7.5662	91	99	100	< 50	60
<b>88</b>	85	5.03887	< 50	100	99	< 50	68

Tabela 10: Continuação

<b>89</b>	< 50	3.17369	< 50	100	100	53	93
<b>90</b>	< 50	4.72481	70	100	100	87	82
<b>91</b>	82	3.08358	59	89	100	79	83
<b>92</b>	52	1.0092	77	100	95	81	99
<b>93</b>	85	61.60556	< 50	98	100	100	97
<b>94</b>	76	3.95629	81	99	100	99	< 50
<b>95</b>	79	14.56469	99	100	100	< 50	74
<b>96</b>	100	6.16716	99	98	50	99	100
<b>97</b>	99	29.12833	< 50	100	66	100	< 50
<b>98</b>	97	1.94669	90	100	69	52	85
<b>99</b>	59	3.5025	58	100	100	< 50	68
<b>100</b>	100	198.33708	100	100	78	100	< 50
<b>101</b>	70	0.14816	< 50	80	98	100	< 50
<b>102</b>	73	28.14069	77	55	93	100	92
<b>103</b>	< 50	0.1472	< 50	100	100	< 50	< 50
<b>104</b>	< 50	0.1418	< 50	100	100	100	99
<b>105</b>	100	5.71442	100	98	100	< 50	74
<b>106</b>	61	2.67684	63	-	91	82	99
<b>107</b>	59		< 50	-	59	< 50	< 50
<b>108</b>	< 50	57.31879	< 50	-	100	70	< 50
<b>109</b>	98	136.69533	53	-	52	-	100
<b>110</b>	99	136.69533	100	-	100	-	100
<b>111</b>	55	2.67684	< 50	-	98	-	100
<b>112</b>	55	4.66504	100	-	97	-	-
<b>113</b>	99	5.38872	51	-	-	-	-
<b>114</b>	100	67.57121	< 50	-	-	-	-
<b>115</b>	< 50	8.56633	52	-	-	-	-
<b>116</b>	< 50	3.8471	< 50	-	-	-	-
<b>117</b>	< 50	4.25502	100	-	-	-	-
<b>118</b>	< 50	40.30543	100	-	-	-	-

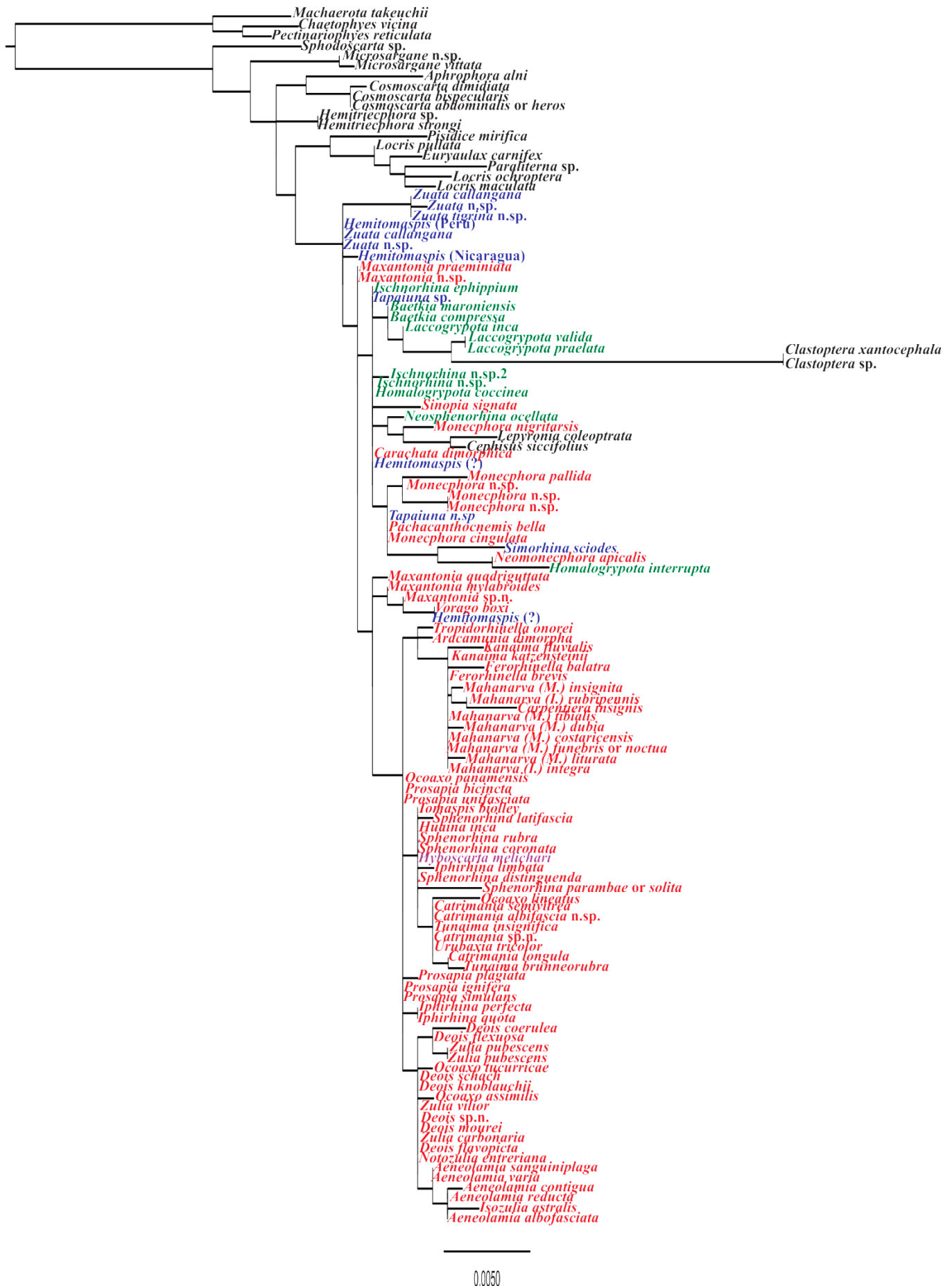


Figura 26: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene 18S

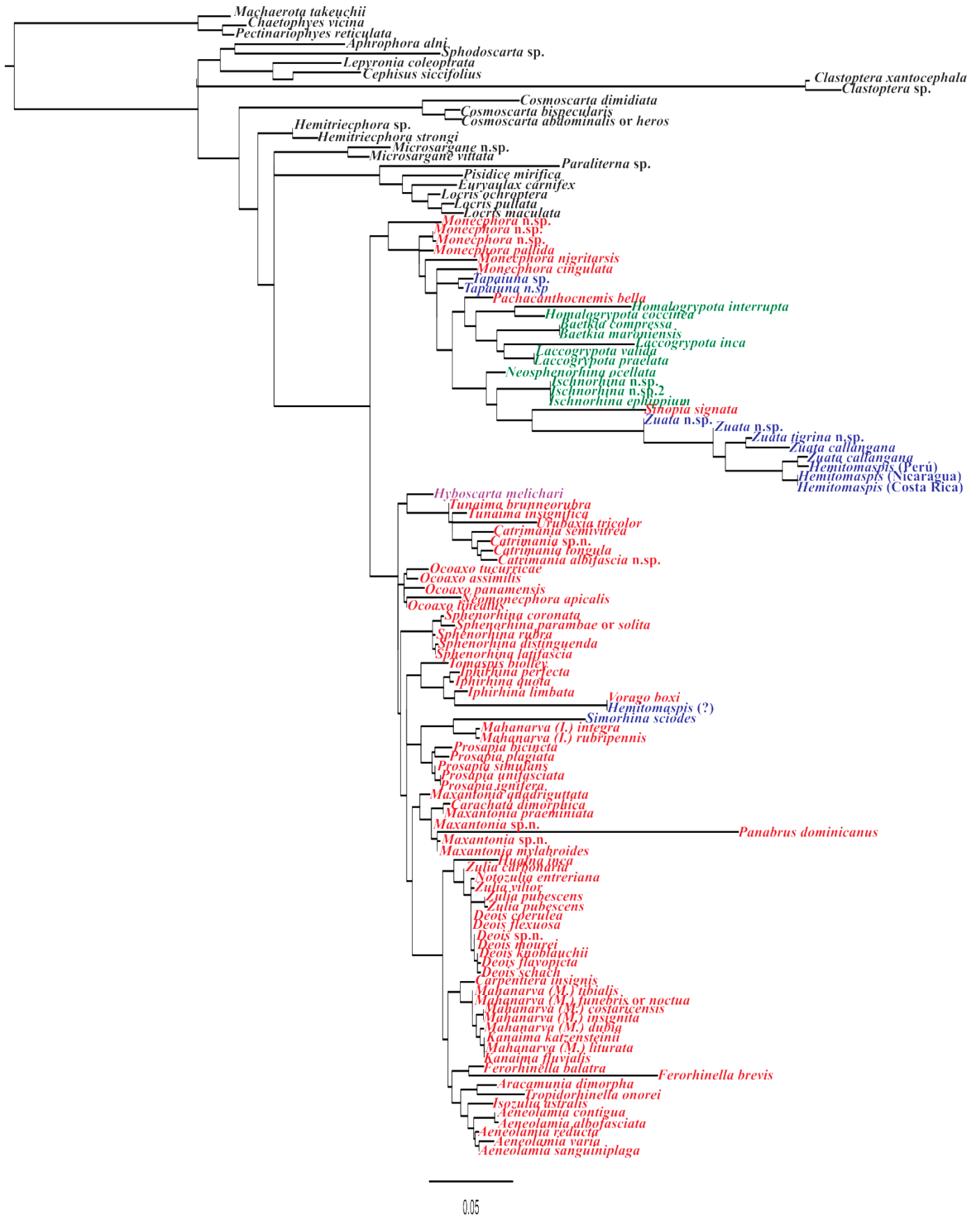


Figura 27: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene 28S





0.3

Figura 28: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene COI



Figura 29: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene COII



Figura 30: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene H2A

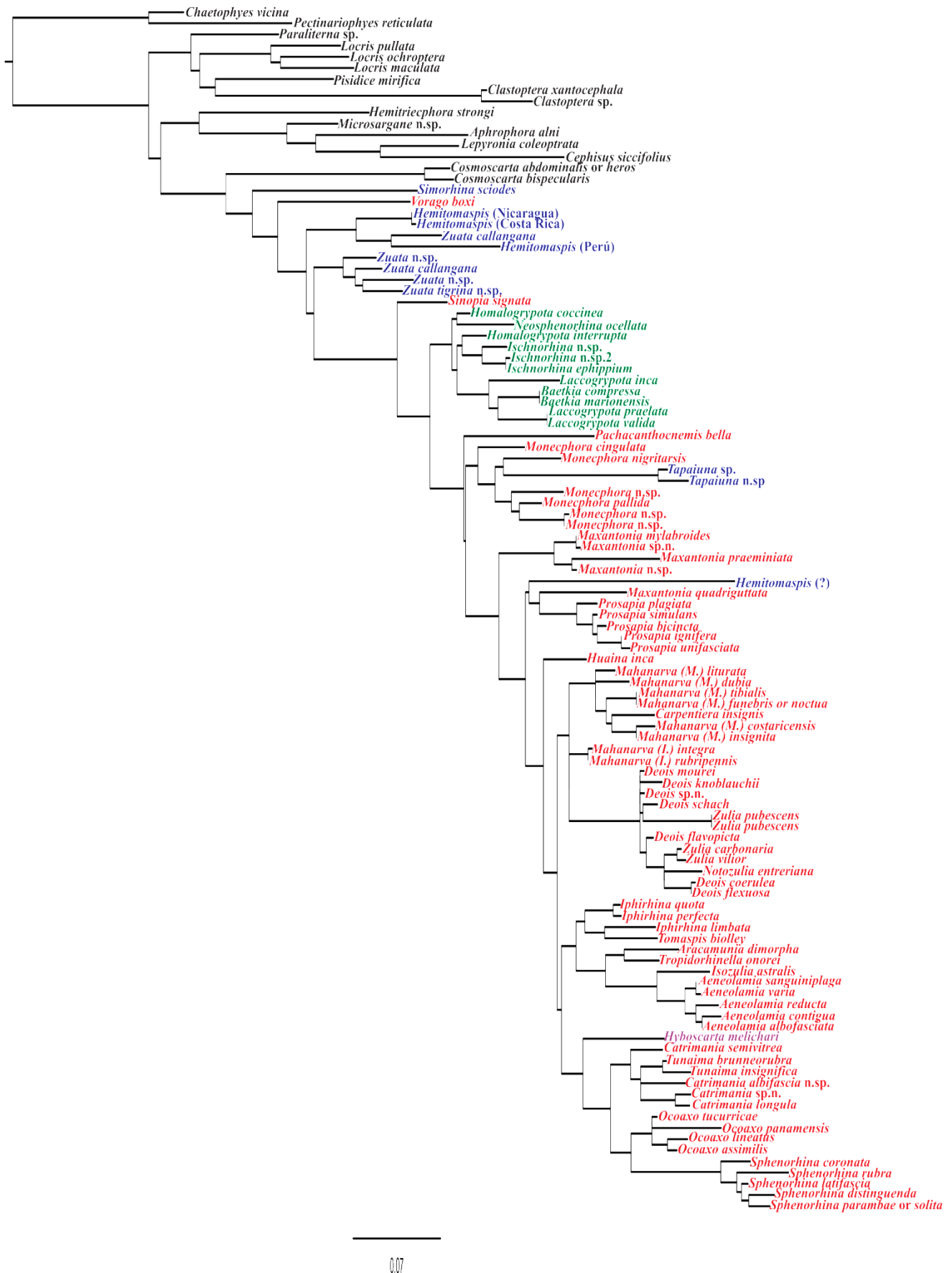


Figura 31: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene H3

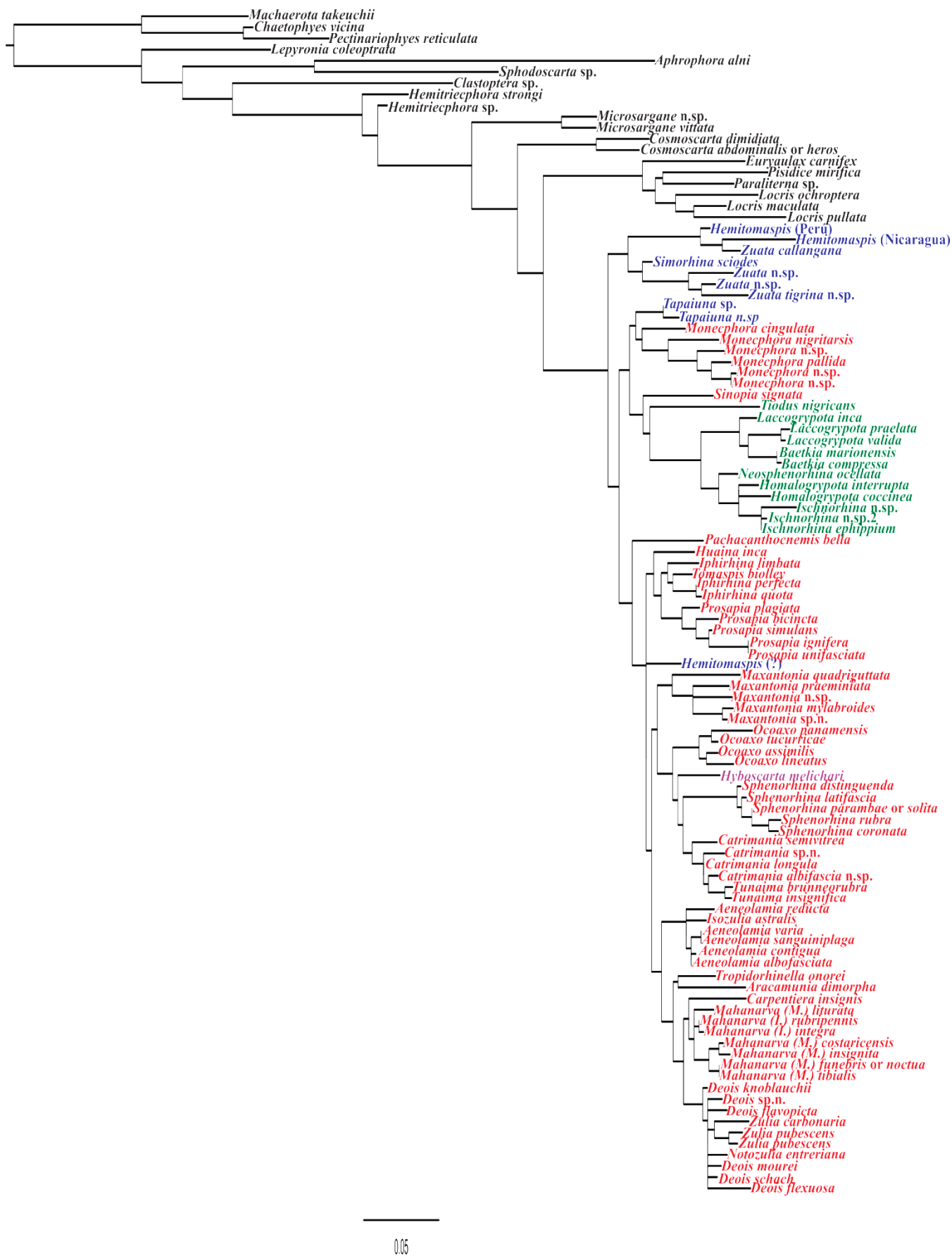


Figura 32: Filograma resultante da análise de máxima verossimilhança do gene Wg

---

## DISCUSSÃO GERAL

---

Machaerotidae com aproximadamente 110 espécies descritas ocorre somente na região Paleártica não existindo espécies descritas para o novo mundo. Em relação às características comportamentais essa família é única dentro de Cercopoidea, pois as ninfas constroem tubos calcáreos que são fixados à planta hospedeira, vivendo no interior desses tubos imersos em excreção derivada do aparelho digestivo. Após eclosão e antes de cada muda, os machaerotidae produzem uma pequena quantidade de espuma (Rakitov, 2002) o que difere significativamente das outras famílias de Cercopoidea. Todas as análises realizadas foram enraizadas em Machaerotidae sendo três espécies utilizadas para tal: *Machaerota takeuchii*, *Chaetophyes vicina* e *Pectinariophyes reticulata*.

As espécies incluídas em Clastopteridae são os menores representantes de Cercopoidea, a maioria das espécies tem formato ovoide com 2 a 4 mm de comprimento. As ninfas produzem massas de espuma pequenas e viscosas (Hamilton, 2001). Existem aproximadamente 80 espécies descritas de clastopteridae incluídas em dois gêneros *Clastoptera* e *Iba*. As espécies de *Clastoptera* ocorrem no Novo Mundo, enquanto *Iba* (com duas espécies descritas) são aparentemente endêmicas das Filipinas (Cryan & Svenson, 2010). Na análise foram incluídas duas espécies de *Clastoptera*: *Clastoptera xantocefala* e *Clastoptera* sp.

Segundo o catálogo de Metcalf (1962), existem 820 espécies de Aphrophoridae distribuídas entre 151 gêneros e nove tribos. A família é mundialmente distribuída na maioria dos habitats. As ninfas produzem grandes massas de espumas conspícuas e mais de uma ninfa é encontrada no interior deste aglomerado. Geralmente essas massas são depositadas nas partes aéreas das plantas ou mesmo nas copas das árvores. Apresentam coloração críptica sendo que algumas espécies apresentam polimorfismo na coloração. Seis espécies de Aphrophoridae foram incluídas: *Aphrophora alni*, *Sphodscarta* sp., *Lepyronia coleoprata*, *Cephisus siccifolius*, *Microsargane* n.sp. e *Microsargane vittata*. Em todas as análises a família mostrou-se parafilética, pois *Microsargane* tem seu posicionamento dentro de Cercopidae (Cercopinae) como foi demonstrado na filogenia proposta por Cryan & Svenson, 2010. Os mesmos autores incluíram *Microsargane*, que era previamente classificado em Aphrophoridae, em Cercopidae como *incartae sedis*

visto que seu posicionamento dentro de Cercopidae permanece enigmático e amostragem feita (utilizando-se uma espécie do gênero) era incompleta.

Cercopidae é a maior família dentro de Cercopoidea tanto em diversidade e em tamanho. Foram listadas 1400 espécies incluídas em duas subfamílias, 17 tribos e 142 gêneros (Metcalf, 1961). Os adultos são caracterizados por terem uma coloração vistosa, sendo que casos de polimorfismos foram documentados em algumas espécies.

Cercopidae é recuperado como monofilético em todas as análises com um baixo suporte de bootstrap >50% e 100% de probabilidades posteriores. Corroborando o trabalho de Cryan & Svenson, 2010: Tomaspidinae (cercopídeos do novo mundo) é recuperada como monofilética em todas as análises com alto valor de suporte (Probabilidade posterior molecular PPM = 100%; Probabilidade posterior combinada PPC = 100%; Máxima verossimilhança não particionada MVN = 98%; Máxima verossimilhança particionada MVP = 100%; Bootstrap parcimônia molecular BPM = 100%).

Segundo Cryan & Svenson, 2010 a origem de Aphrophoridae e Cercopidae no cretáceo superior (aproximadamente  $145.38 \pm 22.6$  milhões de anos) aparentemente coincidiu com a origem e radiação das angiospermas e um aumento na temperatura global (Grimaldi & Engel, 2005). Devido à distribuição predominantemente neotropical dos cercopidae, parece provável que esses eventos de diversificação ocorreram na Gondwana após sua separação da Laurásia e a distribuição dos cercopídeos é explicada, pelo menos em parte, pelos eventos posteriores de vicariância que ocorreram na Gondwana. Certamente o tempo de divergência estimado para a subfamília Neotropical (Tomaspidinae) durante o cretáceo médio (aproximadamente  $112.79 \pm 21.12$  milhões de anos) parece coincidir com a separação da América do Sul da África, a qual pode explicar a monofilia de Tomaspidinae.

Quanto à classificação tribal proposta por Fennah, 1968:

Neanini tem seis gêneros. A tribo é polifilética, o maior clado obtido (nó 21 para Bayesiana ou nó 22 para MV) compreende *Simorhina*, *Hemitomaspis* e *Zuata*. Segundo a chave proposta por Fennah Neanini compreende insetos com o posclípeo não comprimido com um par de pequenas protuberâncias arredondadas posicionadas na porção inferior (caráter 27 da análise morfológica), corpo basal do flagelo subgloboso tão largo quanto longo e tibia posterior com onze espinhos apicais. Na análise com os

dados morfológicos foram acrescentados mais três gêneros: *Neaenus*, *Marcion* e *Tomaspsinella* que agruparam-se no clado A.

A maioria dos gêneros pertencentes à Neanini foram recuperados como monofiléticos, porém os caracteres citados por Fennah, 1968 não são bons diagnósticos para a tribo, por exemplo, o par de protuberâncias no pósclipeo pode ser encontrado em espécies pertencentes a Ischnorhinini como em *Schistogonia bidentata* e o número de espinhos presentes na tíbia não deveria ser utilizado como caráter pois tem grande variação intra-específica e muitas vezes entre as tíbias do mesmo espécime.

*Tapaiuna* (*Tapaiuna antica* + *Tapaiuna pehlkei*) originalmente colocado em Neanini agrupou-se com as espécies de *Monecphora* + *Pachacanthocnemis* (PP = 65% MV = >50% BPM = >50%), o gênero é realmente atípico em comparação com os outros representantes de Neanini: o posclipeo não tem o formato quadrangular em vista frontal e o pãramero tem um espinho esclerotizado ao contrário dos parâmetros dos gêneros de Neanini que não apresentam espinho apical. Com a análise de parcimônia utilizando-se somente a morfologia *Tapaiuna* é grupo irmão de *Hyboscarta melichari* e este clado é suportado por uma sinapomorfia: carena longitudinal do posclípeo larga. *Hemitomaspis* sp. (espécie próxima à *Hemitomaspis minuscula* proveniente da Amazônia) nas análises moleculares (MV, IB e MP) encontra-se no clado de Tomaspidini como grupo irmão de *Vorago boxi*, o que é um resultado aberrante, pois a mesma espécie na análise morfológica está incluída em Neanini agrupado com as espécies de *Zuata*.

Hyboscartini tem quatro gêneros: *Chinana*, *Hemiplagiophleboptena*, *Hyboscarta* e *Plagiophleboptena*. Destes somente um representante foi utilizado: *Hyboscarta melichari*. Os outros três gêneros são monotípicos, sendo as espécies conhecidas somente pelos holótipos. *Plagiophleboptena smargdina* é conhecido somente pela fêmea, essa espécie é muito semelhante com aquelas pertencentes à *Cosmoscarta* (gênero pertencente a Cercopinae com ocorrência na região Afrotropical e Paleártica) no que se refere ao formato e curvatura do pronoto. Um exemplar fêmea, pertencente ao Smithsonian Institution foi examinado e incluído na análise, mas a ausência dos caracteres da genitália masculina para este terminal influenciaram na topologia causando uma politomia devido a um táxon flutuante. Nas análises moleculares *Hyboscarta melichari* está incluída no clado de Tomaspidini como grupo irmão de um clado que compreende *Ocoaxo*, *Sphenorhina*, *Catrimania* e *Tunaima*.



Ischnorhinini tem dez gêneros. Nas análises moleculares (MV, IB, MP) os gêneros de Ischnorhinini utilizados (*Tiodus*, *Neosphenorhina*, *Baetkia*, *Laccogrypota*, *Typescata*, *Homalogrypota* e *Ischnorhina*) agruparam-se em um clado (com valor de suporte relativamente baixo PPM=100%, PPC=77%, MV=68%) que também abrangeu *Sinopia signata*, pertencente à Tomaspidini. *Baetkia* e *Laccogrypota* são grupos irmãos enquanto que *Homalogrypota* é parafilético, corroborando o trabalho de Paladini et. al. 2010, formando um clado com as espécies de *Ischnorhina*. A única diferença entre as análises moleculares foi a topologia obtida com a análise de máxima verossimilhança não particionada, onde as espécies de *Baetkia* estão incluídas no grupo formado por *Homalogrypota* + *Ischnorhina*. Na análise morfológica espécies de *Schistogonia*, *Sphenoclypeana*, *Neolaccogrypota* e *Typeschata* foram adicionadas, Ischnorhinini também forma um grupo monofilético com a inclusão de *Choconta elliptica* (clado B1+B3). *Laccogrypota* + *Baetkia* também são grupos irmãos e *Ischnorhina* + *Homalogrypota* formam um clado corroborando o resultado obtido com os dados moleculares e sugerindo que ambos os gêneros (*Ischnorhina* e *Homalogrypota*) poderiam ser sinonimizados, pois há uma grande similaridade no formato da genitália masculina em relação aos processos apicais no edeago em formato de barbatana e conformação do parâmero.

*Neolaccogrypota brunnea*: segundo Carvalho & Webb, 2005 a identidade deste gênero é duvidosa, pois a espécie tipo é uma fêmea e se o macho que foi identificado como *N. brunnea* por Lallemand ser realmente desta espécie *Neolaccogrypota* deveria ser considerado um sinônimo sênior de *Tiodus*. Nast (1975) também demonstrou certa dúvida quanto à identidade dessa espécie. Nast em 1949 identificou um macho (pertencente ao BMNH e ilustrado no livro de Carvalho & Webb, 2005) como *N. brunnea* sendo que a etiqueta de identificação tinha um ponto de interrogação. Na análise de parcimônia com os dados morfológicos *N. brunnea* é grupo irmão de *Choconta elliptica* não estando proximamente relacionado com *Tiodus nigricans*, isso demonstra que a validade do gênero pode ser considerada. Além dos gêneros originalmente incluídos em Ischnorhinini e *Choconta elliptica* (clado B1+B3) mais dois gêneros de Tomaspidini (*Huaina* e *Iphirhina*) poderiam ser incluídos em Ischnorhinini formando o clado B. Ambos os gêneros apresentam o posclípeo inflado, mas com perfil angulado; desta maneira a tribo seria monofilética.

Tomaspidini, a tribo mais diversa, é polifilética. Fennah (1968) incluiu nesta tribo todos os gêneros de cercopídeos com o posclípeo de perfil arredondado e inflado. Nas análises moleculares a tribo está dividida em dois clados: o menor é grupo irmão de Ischnorhinini e é formado pelas espécies de *Monecphora*, *Pachacathocnemis bella* e as duas espécies de *Tapaiuna* (originalmente incluídas em Neanini). A diferença obtida entre as análises foi que na máxima verossimilhança não particionada e nas análises de parcimônia *Monecphora cingulata* forma uma linhagem única. O clado maior compreende o restante dos gêneros de Tomaspidini (com suporte baixo PPC = 77% PPM = 90% MVP = 58% MVN = 54% MP = < 50%). *Maxantonia* na análise de máxima verossimilhança forma um grupo monofilético incluindo *Carachata dimorphica* e *Panabrus dominicanus*, porém nas análises Bayesianas *Panabrus dominicanus* é uma linhagem individual com posicionamento incerto. Na análise morfológica as espécies de *Maxantonia* formam um grupo monofilético, grupo irmão de *Ocoaxo* e *Carachata dimorphica* está incluída no clado E3 enquanto que *Panabrus dominicanus* é grupo irmão de *Sphenorhina* (clado F1).

*Carachata* é um gênero monotípico que foi descrito por Carvalho e Sakakibara, 1989 com o formato achatado do posclípeo nos machos, característica não usual nos cercopídeos neotropicais e que não está presente em nenhuma das espécies de *Maxantonia*.

*Panabrus* também é um gênero monotípico, a genitália masculina é muito semelhante àquela das espécies de *Sphenorhina*: devido ao processo ventral único no edeago e a presença de dois espinhos no parâmero. Uma provável explicação para o posicionamento estranho dessas duas espécies nas análises moleculares, é que somente os genes 18S e 28S foram amplificados, pois a extração foi feita a partir de material seco e alfinetado, talvez ausência de informação dos outros genes resultou no agrupamento de ambas as espécies com *Maxantonia*.

Em todas as análises moleculares *Iphirhina* + *Tomaspis biolleyi* é grupo irmão de *Prosapia*. *Huaina inca* forma uma linhagem individual com posicionamento variável podendo ser grupo irmão de *Iphirhina* + *Prosapia* ou de todos os outros gêneros restantes, nas análises de parcimônia com os dados moleculares *Huaina inca* forma um clado com *Hyboscarta melichari*. *Tomaspis biolleyi* e *Tomaspis handlirschi* foram duas espécies com posição incerta, colocadas em “*incertae sedis*” por Carvalho & Webb, 2005. *Tomaspis biolleyi* agrupou-se com as espécies de *Iphirhina*

nas análises moleculares e utilizando-se somente a morfologia *T. biolleyi* e *T. handlirschi* (outra espécie com posicionamento incerto) formaram linhagens únicas, mas sem nenhuma autapomorfia que justificasse a criação de dois novos gêneros, sendo que o formato do posclípeo, angulado e inflado, e a conformação da genitália do macho são muito semelhantes com as espécies de *Iphirhina* sugerindo que ambas as espécies poderiam ser transferidas para este gênero.

Nas análises moleculares *Catrimania* e *Tunaima* são grupos irmãos, *Catrimania semivitrea* forma uma linhagem única tornando *Catrimania* parafilético e ambos os gêneros são grupos irmãos de *Sphenorhina*. *Urubaxia tricolor* está agrupado junto com as espécies de *Tunaima*. Nas análises morfológicas *Tunaima* e *Catrimania* são parafiléticos e *Urubaxia* está agrupado com as espécies de *Mahanarva*. Ambos os gêneros (*Tunaima* e *Catrimania*) necessitam de uma revisão taxômica e mais espécies deveriam ser incluídas na filogenia (inclusive mais representantes de *Sphenorhina*) a fim de estabelecer os limites corretos dos gêneros.

Nas análises moleculares *Tropidorhinella onorei* é grupo irmão de *Aracamunia dimorpha* e este clado é grupo irmão de *Ferorhinella*. *Aeneolamia* é proximamente relacionado à *Isozulia* e o mesmo relacionamento foi obtido com somente os dados morfológicos.

*Aracamunia* é um gênero monotípico descrito por Distant em 1909, a morfologia externa é peculiar, por exemplo, a tégmina apresenta o terço apical translúcido, a genitália do macho é similar ao padrão encontrado em *Mahanarva* e *Kanaima*. Na análise morfológica *Aracamunia dimorpha* é grupo irmão das duas espécies de *Kanaima* incluídas.

*Mahanarva* forma um grupo monofilético com *Carpentiera insignis* e *Kanaima*. Os dois subgêneros de *Mahanarva* formam duas linhagens distintas enquanto que *Kanaima* está incluído em *Mahanarva* diferindo dos resultados obtidos por Paladini et. al 2008. Com os dados morfológicos *Mahanarva* e *Kanaima* formam dois clados distintos. Para a resolução dessa problemática seria necessário uma revisão e análise filogenética de *Mahanarva*, já que, este gênero compreende diversas espécies pragas e uma grande quantidade de polimorfismos entre as espécies.

*Carpentiera* é um gênero monotípico onde somente a fêmea é conhecida, o sexo do holótipo e do parátipo depositados no BMNH é desconhecido, por causa disso a espécie não foi incluída na análise morfológica. O gênero é atípico o posclípeo voltado

para frente e a curvatura do pronoto acentuada, morfologicamente não se assemelha às espécies de *Mahanarva*.

Os dois subgêneros de *Zulia* formam duas linhagens distintas seu posicionamento varia dependendo da metodologia utilizada. Na análise de máxima verossimilhança particionada, *Deois* é parafilético enquanto que nas análises bayesianas e de máxima verossimilhança não particionada, *Deois* é monofilético e proximamente relacionado à *Notozulia entreriana*. Na análise morfológica *Deois* forma um clado que tem *Orodamnus* como grupo irmão (clado C) enquanto que os dois subgêneros de *Zulia* estão incluídos no clado D.

As duas hipóteses (com os dados morfológicos e moleculares) são congruentes em relação à classificação de nível hierárquico mais elevado (neste caso as tribos), quanto aos relacionamentos entre gêneros algumas incongruências são encontradas entre as duas hipóteses.

Com base nos resultados obtidos pode-se concluir que a classificação de Fennah, 1968 parece ser monofilética, mas alguns problemas ainda devem ser resolvidos: alguns dos gêneros devem ser transferidos e revisões taxonômicas em conjunto com filogenias de menor escala devem ser feitas. Ischnorhinini é monofilética, mas alguns gêneros de Tomaspidini deveriam ser transferidos para as tribos, pois Tomaspidini é polifilética. Hyboscartini tem seu posicionamento dentro de Tomaspidini e Neanini também é polifilética sendo que um de seus gêneros (*Tapaiuna*) deveria ser transferido para Tomaspidini. Isso demonstra que a classificação dos cercopídeos neotropicais ainda é problemática e algumas mudanças serão necessárias para a proposição de uma nova classificação baseada em grupos naturais.

PROPOSTA DE UMA NOVA CLASSIFICAÇÃO PARA TOMASPIDINAE

**Tribo Ischnorhinini**

*Schistogonia*  
*Ischnorhina*  
*Laccogrypota*  
*Homalogrypota*  
*Neolaccogrypota*  
*Typescata*  
*Baetkia*  
*Sphenoclypeana*  
*Tiodus*  
*Neolaccogrypota*  
*Choconta*  
*Iphirhina*  
*Huaina*

**Tribo Neaenini**

*Marcion*  
*Neaenus*  
*Tomaspisinella*  
*Zuata*  
*Hemitomaspis*

**Tribo Tomaspidini**

**Hyboscartini syn. nov.**

*Aracamunia*  
*Aeneolamia*  
*Bradypteroscarta*  
*Carachata*  
*Carpentiera*  
*Catrimania*  
*Choconta*  
*Deois*  
*Deoisella*  
*Hemitomaspis*

*Huaina*  
*Hyalotomaspis*  
*Iphirhina*  
*Isozulia*  
*Kanaima*  
*Korobona*  
*Lujana*  
*Mahanarva*  
*Makonaima*  
*Maxantonia*  
*Monecphora*  
*Neomonecphora*  
*Notozulia*  
*Ocoaxo*  
*Olcotomaspis*  
*Orodamniss*  
*Pacachantocnemis*  
*Pachypterinella*  
*Panabrus*  
*Prosapia*  
*Simorhina*  
*Sinopia*  
*Sphenorhina*  
*Sphenoclypeana*  
*Tapaiuna*  
*Tomaspis*  
*Tomaspisina*  
*Tropidorhinella*  
*Tunaima*  
*Urubaxia*  
*Vorago*  
*Zulia*  
*Chinana*  
*Hemiplagiophleboptena*  
*Hyboscarta*  
*Plagiophleboptena*

---

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Akaike, H. (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19: 716–723.
- Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295–304.
- Brown, W.M., George, M.J.R., & Wilson, A.C., (1979) Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Science*, 76: 1967-1971.
- Carvalho, G.S. & Sakakibara, A.M. (1989) A new genus and species of Neotropical Cercopidae (Tomaspidinae, Tomaspidini), *Revista Brasileira de Entomologia*, 6: 111-115.
- Carvalho, G.S. (1992) Revisão e análise cladística de gêneros de cercopídeos neotropicais (Homoptera, Cercopidae). Tese de doutorado para o curso de pós-graduação em Ciências Biológicas – Entomologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil.
- Carvalho, G.S. (1995) Cercopídeos Neotropicais: Redescricao de *Notozulia* Fennah, stat.n. (Auchenorrhyncha: Cercopidae). *Analis da Sociedade Entomológica do Brasil*, 24: 385-388.
- Carvalho, G.S. & Webb, M.D. (2005) *Cercopid spittlebugs of the new world: (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cercopidae)*. Sofia, Pensoft, 271 pp.
- Costa, A.C.F. da & Sakakibara, A.M. (2002) Restruturação do gênero *Deois* Fennah, descrição de uma espécie nova e notas taxonômicas (Homoptera, Cercopidae, Tomaspidinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 46: 195-207.
- Costes, D.H. (1971) Comparative morphological study of five tribes of the Cercopinae (Homoptera: Cercopidae). PhD Thesis for department of Entomology, North Carolina State University, Raleigh, USA.
- Colgan, D.J., McLauchlan, A., Wilson, G.D.F., Livingston, S.L., Edgecombe, G.D., Macaranas, J., Cassis, G. & Gray, M.R. (1998). Histone H3: and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution. *Australian Journal of Zoology*, 46: 419-457.
- Cryan, J.R., Wiegmann, B.M., Deitz, L.L. & Dietrich, C.H. (2000) Phylogeny of the treehoppers (Insecta: Hemiptera: Membracidae): evidence from two nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17: 317–334.

- Cryan, J.R., Liebherr, J.K., Fetzner, J.W. Jr & Whiting, M.F. (2001) Evaluation of relationships within the endemic Hawaiian Platynini (Coleoptera: Carabidae) based on molecular and morphological evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21: 72–85.
- Cryan, J.R. (2005) Molecular phylogeny of Cicadomorpha (Insecta: Hemiptera: Cicadoidea, Cercopoidea, and Membracoidea): adding evidence to the controversy. *Systematic Entomology*, 30: 563–574.
- Cryan, J.R. & Svenson, G.J. (2010) Family-level relationships of the spittlebugs and froghoppers (Hemiptera: Cicadomorpha: Cercopoidea). *Systematic Entomology*, 35: 393–415.
- Cryan, J.R. & Urban, J.M. (2011) Higher-level phylogeny of the insect order Hemiptera: is Auchenorrhyncha really paraphyletic? *Systematic Entomology* (in press).
- Dietrich, C.H., Rakitov, R.A., Holmes, J.L. & Black, W.C. (2001) Phylogeny of the major lineages of Membracoidea (Insecta: Hemiptera: Cicadomorpha) based on 28S rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18: 293–305.
- Distant, W.L. (1909) Rhyncotal Notes – XLVI *Annals and Magazine of Natural History*, London 3(8): 187–213.
- Edgar, R.C. 2004a. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32:1792–1797.
- Edgar, R.C. 2004b. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BMC Bioinformatics*, 5: 113.
- Farris, J.S., (1989) The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5: 417–419.
- Farris, J.S.; Albert, V.A.; Källersjö, M.; Lipscomb, D.; Kluge, A.G. (1996) Parsimony Jackknifing Outperforms Neighbor-Joining. *Cladistics*, 12: 99-124.
- Felsenstein J. (1978) Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* 27:401-410.
- Fennah, R.G. (1949a) New genera and species of Neotropical Cercopoidea (Homoptera). *Annals and Magazine of Natural History*, 12: 605-620.
- Fennah, R.G. (1953b) Revisionary notes on Neotropical Monecphorine Cercopoidea (Homoptera). *Annals and Magazine of Natural History*, 12: 337-360.
- Fennah, R.G. (1968) Revisionary notes on the new world genera of cercopid froghoppers (Homoptera: Cercopoidea) *Bulletin of Entomological Research*, 58: 165–190.

- Fennah, R.G. (1979) Revisionary notes on the new world genera of Cercopid froghoppers (Homoptera, Cercopoidea) *Bulletin of Entomological Research*, 69: 267-273.
- Fitch, W.N. (1971) Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Systematic Zoology*, 20: 406–416.
- Fowler & Cockerell (1894-1909) *Biologia Centrali Americana*, Insecta Rhynchota. Hemiptera-Homoptera. Vol. II , Pt. 1
- GeneCodes (2010) *Sequencher Version 4.10.1*. Genecodes Co., Ann Arbor, Michigan.
- Giribet, G., Wheeler, W. C. (2002) On bivalve phylogeny: a high-level analysis of the Bivalvia (Mollusca) based on combined morphology and DNA sequence data *Invertebrate Biology*, 121: 271-324.
- Giribet, G., (2003) Stability on phylogenetic formulations and its relationship with nodal support. *Systematic Biology*, 52: 554–564.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. (2005) *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Goloboff, P.A. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9: 83–91.
- Goloboff, P.A., (1998) Tree searches under Sankoff parsimony. *Cladistics*, 14: 229–237.
- Goloboff, P.A. (1999) Analyzing large data sets in reasonable times: Solutions for composite optima. *Cladistics*, 15: 415–428.
- Goloboff, P.A., (2008) Calculating SPR distances between trees. *Cladistics*, 24: 591–597.
- Goloboff, P.A.; Farris, J.S. & Nixon, K.C. (2008a) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774–786.
- Goloboff, P.A.; Carpenter, J.M.; Arias, J.S. & Esquivel, D.R.M. (2008b) Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, 24: 758–773.
- Hamilton, K.G.A. (1977) Review of the world species of *Prosapia* Fennah (Rhyncota, Homoptera, Cercopidae). *Canadian Entomology*, 109: 621-630.
- Hamilton, K.G.A. (2001) A new family of froghoppers from the American tropics (Hemiptera: Cercopoidea: Epipygidae). *Biodiversity*, 2: 15–21.
- Hennig, W. (1968) *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universitaria, Buenos Aires, 353 pp.



- Hillis, D. M. and Dixon, M. J. (1991). Ribosomal DNA: molecular evolution and phylogenetic inference. *The Quarterly Review of Biology*, 66: 411–453.
- Hoss, M., and Pääbo, S. 1993. DNA extraction from Pleistocene bones by a silica-based purification method. *Nucleic Acids Research*, 21(16): 3913-3914.
- Huelsenbeck, J. P. & F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17: 754–755.
- Källersjö M, Albert VA and Farris JS (1999) Homoplasy increases phylogenetic structure. *Cladistics*, 15: 91-93.
- Katoh, K., Kuma, K., Toh, H. & Miyata, T. (2005) MAFFT version 5: improvement in accuracy of multiple sequence alignment. *Nucleic Acids Research*, 33: 511–518.
- Lallemand, V. (1912) Homoptera. Fam. Cercopidae. *Genera Insectorum*, 143, 1–167, pls 8f.
- Lallemand, V. (1949) Revision des Cercopinae (Hemiptera Homoptera) *Memoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 32: 1-193.
- Lallemand, V. & Synave, H. (1952) Contribution a l'étude des Hémipteres – Homopteres. I. – Notes sur quelques Homopteres de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. *Brussels Institut Royal Sciences Naturelles Bulletin*, 28: 1-23.
- Lee, M.S.Y. & Hugall, A.F. (2003) Partitioned likelihood support and the evaluation of data set conflict. *Systematic Biology*, 52: 15–22.
- Lewis, P.O. (2001) A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50: 913–925.
- Liang, A.P. (2001) Scanning electron microscopy of antennal sense organs in *Prosapia bicincta* (Say) (Hemiptera: Cercopidae). *Journal of Entomological Science*, 36(4): 335–341.
- Liang, A.P. & Fletcher, M.J. (2002) Morphology of the antennal sensilla in four Australian spittlebug species (Hemiptera: Cercopidae) with implication for phylogeny. *Australian Journal of Entomology*, 41(1): 39–44.
- Lin, C.P. & Wood, T.K. (2002) Molecular Phylogeny of the North American *Enchenopa binotata* (Homoptera: Membracidae) Species Complex. *Annals of the Entomological Society of America*, 95(2): 162-171.
- Mirande, J.M. (2009) Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes), *Cladistic*, 25: 574-613.

- Metcalf, Z.P. (1961) *General Catalogue of the Homoptera*. Raleigh, NC. North Carolina State College. Fasc. VI, part. 2, Cercopidae, 616p.
- Metcalf, Z.P. (1962a) *General Catalogue of the Homoptera. Fascicle VII Cercopoidea. Part 3 Aphrophoridae*. North Carolina State University, Raleigh, North Carolina.
- Nast, J. (1949) On some Neotropical Cercopinae with description of two new species. *Annals and Magazine of Natural History*, 12: 474-478.
- Nast, J. (1951) Studies on Neotropical Cercopinae (Homoptera, Cercopidae). *Bulletin Entomologique de la Pologne*, 20: 55–74.
- Nast, J. (1975) Further studies on Neotropical Cercopidae (Homoptera). *Annals Zoologici. Warszawa*, 33: 93–101.
- Nast, J. (1979) The genus *Maxantonia* Schm. (Homoptera, Cercopidae). *Annals Zoologici. Warszawa*, 35: 1-23.
- Nixon, K.C. & Carpenter J.M. (1993) On outgroups. *Cladistics*, 9: 413–426.
- Nixon, K.C. (2002) *Winclada, versão 1.00.08*. Publicado pelo autor. Ithaca, Nova York.
- Paladini, A. & Carvalho, G.S. (2008) Revisão taxonômica de *Kanaima* Distant (Hemiptera, Cercopidae, Ischnorhininae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 53(3): 311-325.
- Paladini, A.; Ferrari, A.; Carvalho, G.S. (2008) Cladistic analysis of *Kanaima* Distant, 1909 (Hemiptera, Cercopidae). *Zootaxa*, 1704: 47-63.
- Paladini, A.; Carvalho, G.S.; Valério, J.R. (2008) Ultrastructure and Redescription of *Notozulia entreriana* Berg. (Hemiptera, Cercopidae). *Neotropical Entomology*, 37(5): 552-557.
- Paladini, A.; Cavichioli R.R.; Carvalho, G.S. (2010) Taxonomic review of *Sphenoclypeana* and cladistic analysis of Ischnorhinini (Hemiptera, Cercopidae, Tomaspidinae). *Zootaxa*, 2502: 24-36.
- Paladini, A. (2011) A new species of *Ferorhinella* with an unusual pattern of sexual size dimorphism (Hemiptera, Cercopidae, Tomaspidinae). *Zootaxa*, 2728: 57-60.
- Prendini, L. (2001) Species or supraspecific taxa as terminal in cladistics analysis? Groundplans vs exemplar revisited. *Systematic Biology*, 50: 290-300.
- Patterson, C. (1982) Morphological characters and homology. In: Joysey K.A. & Friday A.E. (Eds.). *Problems in Phylogenetic Reconstruction*. Academic Press, London, pp. 21–74.
- de Pinna, M.C.C. (1991) Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7: 367–394.

- Posada, D. (2008) jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25: 1253–1256.
- Rakitov R.A. (2002): Structure and function of the Malpighian tubules, and related behaviors of juvenile cicadas: evidence of homology with spittlebugs (Hemiptera, Cicadoidea & Cercopoidea). *Zoologische Anzeiger*, 241: 117-130.
- Rindal, E. & Brower, A.V.Z. (2011) Do model-based phylogenetic analyses perform better than parsimony? A test with empirical data. *Cladistics*, 27(3): 331–334.
- Ronquist, F. and J. P. Huelsenbeck. (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572–1574.
- Sakakibara, A.M. (1977) Notas sobre o gênero *Tomaspis* e descrição de um novo gênero e nova espécie (Homoptera, Cercopidae). *Dusenya*, 10: 109-115.
- Sakakibara, A.M. (1979) Sobre algumas espécies brasileira de *Deois* Fennah, 1948 (Homopter, Cercopidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 39: 9-30.
- Savage, J.M. (1995) Systematics and the Biodiversity Crisis. *BioScience*, 45: 673–679.
- Schwarz, G. (1978) Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics*, 6: 461-464.
- Sereno, P.C. (2007) Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23: 565–587.
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H. and Flook, P. (1994) Evolution, weighting and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society*, 87: 651-701.
- Simpson, B.B. & Cracraft, J. (1995) Systematics: The science of biodiversity. *BioScience* 45: 670-672.
- Stamatakis, A. et al. (2005) Raxml-iii: a fast program for maximum likelihood-based inference of large phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 21: 456–463.
- Swofford, D.L. (2001) *PAUP\**. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods)*, Version 4.0b10. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Talavera, G., and Castresana, J. (2007) Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. *Systematic Biology*, 56: 564-577.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, and Kumar S (2011) MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary

Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28: 2731-2739.

Urban, J.M. & Cryan, J.R. (2007) Evolution of the planthoppers (Insecta: Hemiptera: Fulgoroidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42: 556–572.

Wheeler, W.C. (1992) Extinction, sampling and molecular phylogenetics. In *Extinction and phylogeny* (M.J. Novacek and Q.D. Wheeler, eds) pp. 205-15. New York: Columbia University Press.

Whiting, M. F., Carpenter J.M., Wheeler, Q.D. & Wheeler, W.C. (1997) The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology*, 46(1): 1-68.

Whiting, M.F. (2002b) Phylogeny of the holometabolous insect orders: Molecular evidence. *Zoological Scripta*, 31: 3–15.

Wilkinson, M. (1995) A comparison of two methods of character construction. *Cladistic*, 11(3): 297–308.

Vaidya, G.; Lohman, D.J. & Meier, R. (2011) SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics*, 27(2): 171-180.

Valério, J.R. & Koller, W.W. (1992) Proposição para o manejo integrado das cigarrinhas-das-pastagens. Campo Grande, EMBRAPA-CNPGC, *Documentos*, 52, 37p.

Zwickl, D. J., (2006) Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Ph.D. dissertation, The University of Texas at Austin.