

DESCRIÇÃO DAS LARVAS DE TRÊS ESPÉCIES DE  
*LEUCOCHRYSA* (*NODITA*) E ANÁLISE FILOGENÉTICA DA TRIBO  
LEUCOCHRYSINI (NEUROPTERA: CHRYSOPIDAE: CHRYSOPINAE)  
COM BASE PRINCIPALMENTE EM CARACTERES LARVAIS

**JORGE LUIZ CABELEIRA BERNARDES**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE  
DARCY RIBEIRO - UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ  
SETEMBRO - 2012

DESCRIÇÃO DAS LARVAS DE TRÊS ESPÉCIES DE  
*LEUCOCHRYSA (NODITA)* E ANÁLISE FILOGENÉTICA DA TRIBO  
LEUCOCHRYSINI (NEUROPTERA: CHRYSOPIDAE: CHRYSOPINAE)  
COM BASE PRINCIPALMENTE EM CARACTERES LARVAIS

**JORGE LUIZ CABELEIRA BERNARDES**

Tese apresentada ao Centro de Ciências e  
Tecnologias Agropecuárias da Universidade  
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,  
como parte das exigências para obtenção do  
título de Doutor em Produção Vegetal

Orientador: Prof. Gilberto Soares Albuquerque

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ  
SETEMBRO – 2012

## FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do CCTA / UENF 092/2014

Bernardes, Jorge Luiz Cabeleira

Descrição das larvas de três espécies de *Leucochrysa* (*Nodita*) e análise filogenética da tribo Leucochrycini (Neuroptera: Chrysopidae: Chrysopinae) com base principalmente em caracteres larvais / Jorge Luiz Cabeleira Bernardes. – 2012.

142 f. : il.

Orientador: Gilberto Soares Albuquerque.

Tese (Doutorado - Produção Vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias. Campos dos Goytacazes, RJ, 2012.

Bibliografia: f. 122 – 131.

1. Neuroptera 2. Entomologia 3. Filogenia 4. Larvas 5. *Leucochrysa* I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias. II. Título.

CDD – 595.747

DESCRIÇÃO DAS LARVAS DE TRÊS ESPÉCIES DE  
*LEUCOCHRYSA (NODITA)* E ANÁLISE FILOGENÉTICA DA TRIBO  
LEUCOCHRYSINI (NEUROPTERA: CHRYSOPIDAE: CHRYSOPINAE)  
COM BASE PRINCIPALMENTE EM CARACTERES LARVAIS

**JORGE LUIZ CABELEIRA BERNARDES**

Tese apresentada ao Centro de Ciências e  
Tecnologias Agropecuárias da Universidade  
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,  
como parte das exigências para obtenção do  
título de Doutor em Produção Vegetal

Aprovada em 06 de setembro de 2012

Comissão Examinadora:

---

Dr. Adão Valmir dos Santos (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF

---

Prof. Cristiano Feldens Schwertner (D.Sc., Biologia Animal) - UNIFESP

---

Prof. Ricardo Moreira de Souza (Ph.D., Fitopatologia) - UENF

---

Prof. Gilberto Soares Albuquerque (Ph.D., Entomologia) - UENF  
Orientador

## AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Gilberto Soares Albuquerque, pelos ensinamentos científicos e pelos calorosos debates sobre morfologia de Chrysopidae e sistemática.

Ao Dr. Cristiano Schwertner, pelos conselhos e amizade.

Ao PPG em Produção Vegetal da UENF, pela oportunidade de estudo.

À CAPES, pelo apoio financeiro.

Aos colegas de doutorado e aos companheiros do Laboratório de Entomologia e Fitopatologia da UENF.

Aos amigos Augusto, Carol, Luciana e Luciano, do Laboratório de Entomologia Sistemática da UFRGS, pela ajuda nas discussões filogenéticas, sobre o Universo e o sentido da vida.

Aos amigos do Chrysolab/UENF, Adriano, Jaídson, Zinha, Jatinder e, em especial, aos integrantes da Chrysolab Rock Band®, Fortunato, Leozão, Thaís e Sílvio.

Ao meu novo irmão Gilson, exemplo de determinação e garra.

Aos velhos amigos do longínquo RS, que apesar de não entenderem nada do que eu falava, sempre suportaram minhas queixas.

Aos amigos e amigas que conquistei nesses quase cinco anos em Campos, à família Marcon-Aguiar em geral, Lívia, Evandro, Roberta, Gonzaga, Lívia, JM, Bahiano, Hildefonso, Luciano, Raquel, Leo, Lú, e a turma “nosso estilo” da Padoka e Braseirinho.

À Tatiane Barbé e família, pelo apoio e carinho.

À minha numerosa e ruidosa família, às minhas avós, aos tios, tias, primos, primas e agregados, que mesmo de longe sempre me deram apoio.

E, em especial, aos meus pais e irmãs pelo suporte e carinho.

## SUMÁRIO

RESUMO .....	vii
ABSTRACT .....	ix
1. INTRODUÇÃO .....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA .....	4
2.1. A família Chrysopidae .....	4
2.2. Descrições das larvas de Chrysopidae.....	5
2.3. A tribo Leucochrysi .....	8
2.4. Sistemática Filogenética .....	13
2.5. Sistemática de Chrysopidae .....	15
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	19
3.1. Material utilizado nas descrições .....	19
3.2. Preparação e descrição das larvas de 1 <sup>o</sup> , 2 <sup>o</sup> e 3 <sup>o</sup> instar .....	20
3.3. Táxons terminais da análise cladística .....	21
3.4. Análise cladística .....	23
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	28
4.1. Descrição dos instares larvais de <i>Leucochrysa (Nodita) cf. cruentata</i> (Schneider, 1851) .....	28
4.2. Descrição dos instares larvais de <i>Leucochrysa (Nodita) cf. paraquaria</i> (Navás, 1929) .....	47

4.3. Descrição dos instares larvais de <i>Leucochrysa (Nodita) cf. postica</i> Navás, 1913 .....	67
4.4. Comparação das características morfológicas larvais de <i>Leucochrysa</i> spp. ....	85
4.5. Chaves para a identificação de larvas de <i>Leucochrysa</i> neotropicais .....	88
4.5.1. Chave para o semaforonte B (2 <sup>o</sup> e 3 <sup>o</sup> instares) .....	88
4.5.2. Chave para o semaforonte A (1 <sup>o</sup> instar) .....	89
4.6. Análise cladística da tribo Leucochrycini .....	90
4.6.1. Lista de caracteres analisados .....	90
4.6.1.1. Cabeça da larva .....	91
4.6.1.2. Tórax da larva .....	95
4.6.1.3. Abdome da larva .....	101
4.6.1.4. Cabeça do adulto .....	105
4.6.1.5. Tórax do adulto .....	106
4.6.1.6. Abdome do macho .....	106
4.6.1.7. Abdome da fêmea .....	108
4.6.2. Análise cladística .....	108
5. RESUMO E CONCLUSÕES .....	120
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	122

## RESUMO

BERNARDES, Jorge Luiz Cabeleira. D.Sc. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Setembro de 2012. Descrição das larvas de três espécies de *Leucochrysa* (*Nodita*) e análise filogenética da tribo Leucochrycini (Neuroptera: Chrysopidae: Chrysopinae) com base principalmente em caracteres larvais. Prof. Orientador: Gilberto Soares Albuquerque.

A tribo Leucochrycini é composta por sete gêneros: *Leucochrysa* (subdividido nos subgêneros *Leucochrysa* e *Nodita*), *Berchmansus*, *Cacarulla*, *Gonzaga*, *Neula*, *Nuvol* e *Santocellus*. É considerada uma tribo Neotropical, pois a grande maioria de suas mais de 200 espécies é nativa desta região. Apesar de definida como tribo há mais de 30 anos, o status dos arranjos genéricos, bem como das próprias espécies dentro dos gêneros, é reconhecido como problema taxonômico, principalmente devido ao grande número de sinonímias. Entre estes, *Leucochrysa* se destaca pelo grande número de espécies e seu status sistemático controverso. Estudos descritivos recentes da morfologia larval de espécies de ambos os subgêneros têm evidenciado características que, ao serem comparadas com as de dois outros gêneros da tribo já descritas (*Gonzaga* e *Santocellus*), têm suscitado dúvidas acerca da validade desses gêneros e subgêneros. Com isto em mente, este trabalho buscou esclarecer questões sistemáticas a respeito da hipótese atual de classificação de Leucochrycini, usando para isto a metodologia cladística com base principalmente em caracteres larvais. Em primeiro lugar, com o intuito de aumentar o conhecimento das larvas de *Leucochrysa* e contribuir para o levantamento de caracteres para as análises cladísticas, efetuou-se a descrição das larvas de três espécies: *Leucochrysa* (*Nodita*) cf. *cruentata*, L. (*N.*) cf.

*paraquaria* e *L. (N.) cf. postica*. Essas informações foram comparadas com as das espécies descritas na literatura e permitiram a ampliação do intervalo de variação do número de cerdas de quatro características diagnósticas para o gênero. A adição de uma característica inédita de larvas de *Leucochrysa* às 12 existentes na literatura também foi proposta, referente à diferenciação das cerdas dos tubérculos látero-dorsais em A6 e A7, além de quatro características inéditas para *Leucochrysa* spp. neotropicais. Em segundo lugar, foram propostas hipóteses de relações filogenéticas entre os gêneros de Leucochrysinini. A análise de 17 táxons terminais e 53 caracteres informativos sob pesos iguais resultou em oito árvores igualmente parcimoniosas de 113 passos, com índice de consistência = 53 e índice de retenção = 68. A análise corroborou a monofilia de Leucochrysinini, suportada por seis sinapomorfias de caracteres larvais, e o status genérico de *Santocellus*, confirmado como grupo irmão de *Leucochrysa* lato sensu + *Gonzaga*. A recente transferência de *Vieira* para a tribo Belonopterygini também foi corroborada. A monofilia de *Leucochrysa* lato sensu + *Gonzaga* foi corroborada por três sinapomorfias de caracteres larvais, mas o status de *Gonzaga* e dos subgêneros de *Leucochrysa* não foi resolvido. A utilização de pesagem implícita acrescentou mais resolução a estas relações, demonstrando associação mais próxima entre as espécies do subgênero *Leucochrysa* e *Gonzaga*. Esta análise, entretanto, não sustenta a existência do gênero *Gonzaga* e nem do subgênero *Leucochrysa*, apenas confirma a proximidade entre ambos, com base nos três táxons considerados [*G. nigriceps*, *L. (L.) boxi* e *L. (L.) varia*]. A situação sistemática de *Nodita* como subgênero também não foi sustentada, pois dependendo do coeficiente de concavidade usado, suas espécies foram agrupadas em um clado separado ou misturadas com o subgênero *Leucochrysa* + *Gonzaga*. Portanto, os caracteres larvais serviram para sustentar a tribo Leucochrysinini, o gênero *Santocellus* e o táxon formado por *Leucochrysa* lato sensu + *Gonzaga*, sendo que o próximo desafio é melhorar o entendimento das relações dentro desse último. Para isso, espécies adicionais, principalmente de *Gonzaga* e do subgênero *Leucochrysa*, precisam ser estudadas tendo em mente a ampliação e refinamento dos caracteres usados na análise filogenética.

## ABSTRACT

BERNARDES, Jorge Luiz Cabeleira. D.Sc. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. September, 2012. Larval descriptions of three species of *Leucochrysa* (*Nodita*) and phylogenetic analysis of the tribe Leucochrysinini (Neuroptera: Chrysopidae: Chrysopinae) based mainly on larval characters. Advisor: Gilberto Soares Albuquerque.

The tribe Leucochrysinini includes seven genera: *Leucochrysa* (with two subgenera, *Leucochrysa* and *Nodita*), *Berchmansus*, *Cacarulla*, *Gonzaga*, *Neula*, *Nuvol*, and *Santocellus*. Its distribution is mainly Neotropical, for the vast majority of the ca. 200 species occur in this region. Defined as a tribe more than 30 years ago, the status of the generic arrangements, as well as of the species within the genera, is still recognized as a taxonomic problem, mainly due to the large number of synonymies. Among these, *Leucochrysa* stands out by its large number of species and its controversial systematic status. Recent descriptive studies of the larval morphology from both subgenera have shown characteristics that, when compared with the two other genera of the tribe Leucochrysinini already described (*Gonzaga* and *Santocellus*), have raised doubts about the validity of these genera and subgenera. With that in mind, this study aimed to clarify some issues regarding the current hypothesis of the systematic classification of Leucochrysinini, using the cladistic methodology based mainly on larval characters. First, in order to increase the knowledge of *Leucochrysa* larvae and to contribute for the survey of characters for cladistic analyses, I described the larvae of three species: *Leucochrysa* (*Nodita*) cf. *cruentata*, *L. (N.)* cf. *paraquaria*, and *L. (N.)* cf. *postica*. The information obtained from these species was compared with those of other

species already described in the literature; such comparisons allowed the expansion of the variation interval in the number of setae of four diagnostic characters for the genus. I also proposed a unique larval feature to be added to the 12 diagnostic features of *Leucochrysa* cited in the literature, which is related to the differentiation of the setae in the laterodorsal tubercles on segments A6 and A7, as well as the inclusion of four unique features for Neotropical *Leucochrysa* spp.. Second, I proposed hypotheses of phylogenetic relationships among the genera of Leucochrysini. The analysis of 17 terminal taxa and 53 morphological characters under equal weights resulted in eight equally parsimonious trees, with 113 steps, consistency index = 53, and retention index = 68. The cladistic analysis confirmed the monophyly of Leucochrysini, supported by six synapomorphies of larval characters, and the generic status of *Santocellus*, which showed a sister group relationship with *Leucochrysa* sensu lato + *Gonzaga*. The recent transfer of *Vieira* to the tribe Belonopterygini was also corroborated by the analysis. The monophyly of *Leucochrysa* sensu lato + *Gonzaga* was corroborated by three synapomorphies of larval characters, but the status of *Gonzaga* and the subgenera of *Leucochrysa* were not resolved. The use of implicit weighting added more resolution to these relationships, showing a closer association between the species of the subgenus *Leucochrysa* and *Gonzaga*. However, this analysis neither supports the existence of the genus *Gonzaga* nor that of the subgenus *Leucochrysa*; it only confirms the proximity between them, based on the three taxa studied [*G. nigriceps*, *L. (L.) boxi* and *L. (L.) varia*]. The systematic situation of *Nodita* also was not sustained as a separate subgenus because, depending on the concavity coefficient used, its species were either grouped in a separate clade or mixed with the subgenus *Leucochrysa* + *Gonzaga*. Thus, the larval characters supported the tribe Leucochrysini, the genus *Santocellus*, and the taxon formed by *Leucochrysa* sensu lato + *Gonzaga*. The next challenge will be to improve the understanding of the relationships within this last taxon. For that, additional species, especially in *Gonzaga* and the subgenus *Leucochrysa*, need to be studied in order to expand and refine the characters used in the phylogenetic analysis.

## 1. INTRODUÇÃO

Os insetos da família Chrysopidae Schneider, 1851, conhecidos no Brasil como “bichos-lixeiros” ou crisopídeos (Albuquerque, 2009), são os integrantes da ordem Neuroptera mais estudados e usados em programas de controle biológico (Tauber *et al.*, 2009). Isto se deve ao fato de que suas larvas são predadoras de artrópodes de tegumento macio, muitos dos quais pragas da agricultura, como afídeos, lagartas de lepidópteros, cochonilhas e ácaros (Principi e Canard, 1984). Apesar desse potencial, os crisopídeos só começaram a receber atenção no Brasil a partir do final da década de 1980, muito em função de dificuldades no reconhecimento das espécies nativas até então, e que começaram a ser resolvidas com os trabalhos de Adams e Penny (Adams, 1979, 1987; Adams e Penny, 1987, 1992; Penny *et al.*, 1997; Penny, 1998, 2001, 2002).

Mesmo com os progressos alcançados nas duas últimas décadas, a sistemática de Chrysopidae ainda requer muito trabalho. Inexistem catálogos formais recentes; para a região Neotropical, o único existente é de 35 anos atrás (Penny, 1977), enquanto o último, para o mundo todo, foi publicado por Brooks e Barnard em 1990. Na revisão destes últimos autores, a família contava com cerca de 1.200 espécies e subespécies. Atualmente, segundo Oswald (2007), são reconhecidas 1.388 espécies válidas, distribuídas em 73 gêneros. Estes dados estão disponíveis no site “Lacewing Digital Library: Neuropterida Species of the World” (<http://lacewing.tamu.edu/Species-Catalogue>), um catálogo digital da superordem Neuropterida no qual as informações publicadas são constantemente

atualizadas. Este número de espécies, no entanto, tende a mudar com o avanço das descrições e revisões de espécies, especialmente para a região Neotropical (Tauber e Adams, 1990; Tauber *et al.*, 2008b, 2011a; Albuquerque *et al.*, 2012).

Apesar do esforço de sistematistas, como C. A. Tauber, S. de Freitas e seus respectivos colaboradores, na descrição e revisão das espécies neotropicals, apenas um número muito restrito vem sendo usado para o controle biológico de pragas agrícolas nessa região (Tauber *et al.*, 2000b; McEwen *et al.*, 2001; van Lenteren, 2012). Tendo em vista que todos os aspectos do controle biológico dependem de uma base sistemática sólida e que a correta identificação específica viabiliza a comunicação entre pesquisadores e o acesso à literatura científica, o esforço em elucidar questões taxonômicas é primordial, tanto para a ciência aplicada (controle biológico) como para a básica (sistemática) (Tauber *et al.*, 2000b). Desde o final dos anos 1960, os caracteres mais utilizados na identificação específica de Chrysopidae são os da morfologia da genitália interna dos adultos. Esse método, entretanto, é complexo e nem sempre conclusivo (New, 2001). Como alternativa, há muito tem sido reconhecido o valor da morfologia das larvas na sistemática desse grupo; para as espécies neotropicals, esse reconhecimento tomou força somente na última década, com as descrições das larvas de diversas espécies (Tauber *et al.*, 2001, 2006, 2008a,c, 2011b; Mantoanelli *et al.*, 2006, 2011; Viana e Albuquerque, 2009).

Descrições da morfologia externa das larvas de Chrysopidae, iniciadas no século XIX de forma simplificada, começaram a se tornar mais detalhadas somente a partir do início do século XX. Com o incremento no interesse pelos estágios imaturos, houve o aumento gradual na quantidade e qualidade dos trabalhos descritivos até a década de 1940. Após um período de poucas publicações, as descrições foram retomadas com grande intensidade a partir da década de 1970. Desse período em diante, as descrições se tornaram mais acuradas, buscando-se a padronização da terminologia e ampliação do número de caracteres considerados.

Entre os gêneros neotropicals, *Leucochrysa* se destaca pelo grande número de espécies e por seu status sistemático controverso. Sua subdivisão em dois subgêneros, *Leucochrysa* e *Nodita*, proposta com base em poucas e fracamente definidas características morfológicas do estágio adulto, é criticada por vários autores (Adams, 1977; Freitas e Penny, 2001; Tauber, 2004; Tauber *et*

*al.*, 2008b, 2011b). Estudos descritivos recentes da morfologia larval de espécies de ambos os subgêneros têm evidenciado um número bem maior de características com valor sistemático (Tauber, 2004; Mantoanelli *et al.*, 2006, 2011; Tauber *et al.*, 2011b). Estas características, comparadas com as de dois outros gêneros da tribo Leucochrysinini cujas larvas já foram descritas, *Gonzaga* e *Santocellus* (Tauber *et al.*, 2008a,c), suscitaram questões acerca da validade desses gêneros e subgêneros. O estudo sistemático desses e dos demais gêneros da tribo Leucochrysinini é uma prioridade assinalada por diversos autores (Brooks, 1997; Tauber, 2004; Tauber *et al.*, 2008b,c).

Tendo isso em mente, o objetivo deste trabalho foi testar se a hipótese de classificação vigente de *Leucochrysa* e a relação com os gêneros próximos de Leucochrysinini, propostas por Brooks e Barnard (1990), são corroboradas por caracteres larvais. Para isso, em primeiro lugar descreveram-se as larvas de três espécies de *Leucochrysa*, com a finalidade de aumentar o conhecimento ainda incipiente sobre as larvas desse gênero e contribuir para o levantamento de caracteres para as análises cladísticas. Em segundo lugar, foram propostas hipóteses de relações filogenéticas entre os gêneros de Leucochrysinini baseadas principalmente em caracteres larvais. Questões sistemáticas controversas, como as relações filogenéticas dos subgêneros de *Leucochrysa*, a relação destes subgêneros com os gêneros *Gonzaga* e *Santocellus*, e a menos controversa transferência de *Vieira* da tribo Leucochrysinini para Belonopterygini, foram investigadas buscando-se evidências também nas características larvais.

## 2. REVISÃO DA LITERATURA

### 2.1. A família Chrysopidae

Chrysopidae é a segunda maior família da ordem Neuroptera, com evidências fósseis que remontam ao final da era Paleozóica (período Permiano, 270 milhões de anos), sendo, portanto, um dos grupos mais antigos de Holometabola (Grimaldi e Engel, 2005). Na classificação atual, a família é dividida em três subfamílias: Nothochrysinæ Navás, Apochrysinæ Handlirsch e Chrysopinæ Schneider, sendo que esta última inclui mais de 97% das espécies descritas (New, 2001; Albuquerque *et al.*, 2012). Esta última, por sua vez, é dividida em quatro tribos: Ankylopterygini Navás, Belonopterygini Navás, Chrysopini Schneider e Leucochrysinini Adams (Brooks e Barnard, 1990).

Estes insetos são predadores vorazes de uma vasta diversidade de artrópodes (New, 1975). Embora os adultos da maioria das espécies alimentem-se de néctar, pólen e/ou secreções açucaradas de outros insetos, existem algumas poucas espécies nas quais estes têm o hábito carnívoro. Por outro lado, as larvas são sempre carnívoras, representando, portanto, o principal estágio predatório (Principi e Canard, 1984; Canard, 2001; Albuquerque, 2009; Albuquerque *et al.*, 2012). Com distribuição cosmopolita, os crisopídeos só não ocorrem nos círculos polares e, curiosamente, na Nova Zelândia, onde não há registro de espécies nativas (Duelli, 2001). Os adultos são insetos delicados, de tamanho médio a grande, com as quatro asas membranosas subiguais (asa anterior com comprimento de 6-35 mm) e antenas filiformes relativamente longas.

São geralmente verdes, com olhos iridescentes salientes, porém existem espécies castanho-escuras ou avermelhadas (Tauber *et al.*, 2009).

Durante o desenvolvimento, passam pelos estágios de ovo, larva (três instares), pré-pupa, pupa e adulto. Apresentam a particularidade de passar por um estágio de pupa ambulante (adulto farado), que sofre uma muda para transformar-se no adulto alado (Gepp, 1984; Monserrat *et al.*, 2001). As larvas são muito vorazes, alimentando-se de insetos fitófagos com tegumento suficientemente macio para serem perfurados ou triturados por suas peças bucais (New, 1975; Principi e Canard, 1984). As presas são diversas e incluem ácaros (Tetranychidae e Eriophyidae) e variados grupos de insetos, como Auchenorrhyncha (Cercopidae, Cicadellidae, Fulgoridae e Membracidae), Lepidoptera (Noctuidae, Pieridae, Plutellidae, Pyralidae, Tortricidae e Yponomeutidae), Psocoptera, Sternorrhyncha (cochonilhas das famílias Coccidae, Diaspididae, Eriococcidae, Monophlebidae e Pseudococcidae, moscas-brancas, pulgões de praticamente todas as famílias e psílídeos), e Thysanoptera. Menos frequentemente, comem ovos e pequenas larvas de Coleoptera, Diptera, Hymenoptera e outros Neuroptera (Principi e Canard, 1984; Canard, 2001; Albuquerque *et al.*, 2012). Essa ampla atividade predatória das larvas de Chrysopidae é a responsável pelo grande interesse no seu uso em programas de controle biológico de pragas (Brooks e Barnard, 1990; Albuquerque *et al.*, 2012).

## 2.2. Descrições das larvas de Chrysopidae

A morfologia externa das larvas de Chrysopidae foi inicialmente estudada no século XIX, com descrições simples baseadas na coloração e distribuição de manchas. Espécies da fauna europeia foram estudadas nos trabalhos pioneiros de Shimer (1865) e Brauer (1867). No início do século XX, as descrições se tornaram um pouco mais detalhadas, sobretudo quanto à coloração, além de incluir novas características, como as cerdas (Alderson, 1911; Pariser, 1919; Smith, 1921, 1922; Withycombe, 1923, 1924). Withycombe (1925) lançou as primeiras ideias sobre a significância de características larvais na filogenia da família, mesmo que de forma superficial. Assim como as primeiras descrições do século XIX, estes primeiros trabalhos das décadas de 1910 e 1920 foram de espécies europeias, principalmente das ocorrentes na Inglaterra. Killington (1937) publicou uma monografia sobre os neurópteros britânicos, na qual descreve

quatro espécies de *Chrysopa* Leach e redescreve mais oito, anteriormente descritas por Withycombe (1923, 1924). Nas décadas de 1940 e 1950, os trabalhos de Principi (1940, 1946, 1947, 1954, 1956) destacaram-se pelo primor das ilustrações e pelo detalhamento das peças bucais, cerdas da cabeça, pernas, tarsos e tubérculos torácicos e abdominais. Os anos 1960 foram marcados pelos trabalhos de Toschi (1965) e Tauber (1969), os quais foram os primeiros com espécies do Novo Mundo. Estes trabalhos se destacaram também porque foram os primeiros a explicitar a metodologia de trabalho com larvas, além de realçar novas características morfológicas, como a quetotaxia. Após um período de poucas publicações, a partir da década de 1970 houve considerável aumento na quantidade e qualidade das descrições. A maioria desses trabalhos refere-se a espécies das regiões Paleártica (Gepp, 1983, 1984, 1988; Monserrat, 1984, 1989; Díaz-Aranda e Monserrat, 1988, 1990a,b, 1991, 1992, 1994, 1996; Canard e Labrique, 1989; Labrique e Canard, 1989; Labrique, 1991; Monserrat *et al.*, 2001) e Neártica (Tauber, 1974, 1975, 2003, 2004; Tauber *et al.*, 1992, 1998, 2000a; Tauber e de León, 2001). Espécies de outras regiões biogeográficas, entretanto, também passaram a ser descritas, como a Oriental (Tsukaguchi, 1978, 1979, 1995), Australiana (New, 1981, 1983, 1986; Boros, 1984) e Neotropical (de Crouzel e Saini, 1979; Souza, 1999; Tauber *et al.*, 2001, 2006, 2008a, 2011b; Monserrat e Freitas, 2005; Reguilón *et al.*, 2006; Silva, 2006; Mantoanelli *et al.*, 2006, 2011; Viana, 2007; Viana e Albuquerque, 2009; González Olazo *et al.*, 2009; Reguilón, 2010; González e Heredia, 2010). Nestes trabalhos desenvolvidos nas últimas quatro décadas, as descrições passaram a ter caráter mais sistemático, com a ampliação no número de caracteres considerados e o refinamento dos que já vinham sendo utilizados. Trabalhos como os de Tauber *et al.* (2000a), Tauber e de León (2001) e Tauber (2003) são fundamentais para a sistemática, pois padronizaram a terminologia empregada na descrição, facilitando assim a comparação entre as diferentes descrições. Chaves para a identificação de espécies com base na morfologia das larvas foram incluídas nesses trabalhos, auxiliando o trabalho de pesquisadores de áreas aplicadas, os quais possuem grande interesse nesse tipo de identificação.

Todas as larvas de Neuroptera, incluindo as de Chrysopidae, são caracterizadas pelas peças bucais sugadoras, constituídas pela mandíbula e maxila em forma de foice que, justapostas, formam o tubo alimentar (Monserrat *et*

*al.*, 2001). As larvas de Chrysopidae possuem características distintas que as diferem das demais da ordem, como cabeça larga, mandíbulas e maxilas encurvadas e lisas, antenas relativamente longas, tubérculos laterais no tórax e abdome bem desenvolvidos e com número variável de cerdas, e empódio em forma de trompete (Monserat *et al.*, 2001). Além destas características gerais da família, existem outras que possibilitam a identificação ao nível de subfamília, gênero e até espécie (Tauber *et al.*, 2011b). Os caracteres envolvidos nas descrições mais recentes de larvas de Chrysopidae são os seguintes:

a) corpo: tamanho, forma e coloração;

b) cabeça: tamanho, forma e coloração; forma e cor das manchas nas superfícies dorsal e ventral; tamanho e cor das mandíbulas e maxilas; tamanho e cor das antenas e palpos labiais, bem como dos segmentos que os compõem; quetotaxia de todas essas estruturas;

c) tórax: forma, coloração e localização de manchas no pro, meso e metatórax, associadas principalmente aos escleritos (primários e secundários); quetotaxia e tipos de cerdas; tamanho dos tubérculos laterais; formato dos espiráculos no mesotórax; manchas nas pernas;

d) abdome: forma; presença/ausência e tamanho dos espiráculos e dos tubérculos laterais e látero-dorsais em cada segmento; quetotaxia e tipos de cerdas; forma e coloração das manchas, principalmente as dorsais.

Larvas de espécies crípticas podem apresentar caracteres bastante semelhantes, de forma que diferenças nos tamanhos relativos de determinadas estruturas do corpo (ex: cabeça em relação ao comprimento total, mandíbulas, palpos labiais e antenas em relação ao tamanho da cabeça, etc.) também são avaliadas para auxiliar na identificação.

Para a região Neotropical, as descrições inicialmente disponíveis eram relacionadas com espécies também ocorrentes na região Neártica e que haviam sido descritas com base em exemplares coletados naquela região ou na América Central, como por exemplo, *Chrysoperla externa* (Hagen) (Tauber, 1974) e várias espécies de *Ceraeochrysa* Adams (Tauber *et al.*, 2000a; Tauber e de León, 2001). Posteriormente, larvas de diversas espécies de Chrysopidae neotropicais começaram a ser descritas com base em espécimes coletados nessa região, principalmente da tribo Chrysopini, como é o caso de *C. externa* (Souza, 1999),

*Plesiochrysa brasiliensis* (Schneider) (Tauber *et al.*, 2001), *Chrysopodes porterinus* (Navás), *Ungla argentina* (Navás) e *Ungla binaria* (Navás) (Monserrat e Freitas, 2005), *Chrysoperla argentina* González Olazo (Reguilón *et al.*, 2006), *Chrysopodes divisus* (Walker), *Chrysopodes fumosus* Tauber e Albuquerque, *Chrysopodes geayi* (Navás), *Chrysopodes lineafrons* Adams e Penny e *Chrysopodes spinellus* Adams e Penny (Silva, 2006), *Ceraeochrysa cornuta* (Navás), *Ceraeochrysa claveri* (Navás), *Ceraeochrysa cubana* (Hagen) e *Ceraeochrysa everes* (Banks) (Viana, 2007), *Chrysoperla asoralis* (Banks) (González Olazo *et al.*, 2009), *C. spinellus* (González Olazo e Heredia, 2010) e *U. binaria* (Reguilón, 2010). Em número menor, larvas de espécies da tribo Leucochrysinini também foram descritas recentemente, como *Leucochrysa (Leucochrysa) varia* (Schneider) (Mantoanelli *et al.*, 2006), *Gonzaga nigriceps* (McLachlan) (Tauber *et al.*, 2008a), *Santocellus atlanticis* Tauber e Albuquerque e *Santocellus riodoce* (Tauber) (Tauber *et al.*, 2008c), *Leucochrysa (Nodita) azevedoi* Navás, *Leucochrysa (Nodita) digitiformis* Tauber e Albuquerque, *Leucochrysa (Nodita) marquezii* Navás e *Leucochrysa (Nodita) rodriguezi* (Navás) (Mantoanelli *et al.*, 2011) e *Leucochrysa (Leucochrysa) boxi* Navás (Tauber *et al.*, 2011b). Da tribo Belonopterygini, apenas uma espécie foi descrita, *Vieira elegans* (Guérin-Ménéville) (Tauber *et al.*, 2006).

### 2.3. A tribo Leucochrysinini

A tribo Leucochrysinini, objeto de estudo da presente tese, tem como gênero-tipo *Leucochrysa* McLachlan, que é subdividido atualmente em dois subgêneros, *Leucochrysa* McLachlan (44 spp.) e *Nodita* Navás (146 spp.). Além deste, esta tribo é composta por mais seis gêneros: *Berchmansus* Navás (3 spp.), *Cacarulla* Navás (1 sp.), *Gonzaga* Navás (8 spp.), *Neula* Navás (1 sp.), *Nuvol* Navás (1 sp.) e *Santocellus* Tauber e Albuquerque (3 spp.) (Brooks e Barnard, 1990; Oswald, 2007; Tauber *et al.*, 2008c). Um oitavo gênero, *Vieira* Navás (4 spp.), até recentemente incluído nessa tribo, foi transferido para Belonopterygini por Tauber (2007). Quanto à distribuição geográfica, é considerada uma tribo neotropical, porque concentra a grande maioria de suas mais de 200 espécies nesta região; somente sete espécies ocorrem na região Neártica (Adams, 1978; Brooks e Barnard, 1990; Tauber, 2004; Tauber *et al.*, 2008a).

A tribo é caracterizada por adultos grandes (asa anterior maior do que 15 mm), palpos afilados apicalmente, mandíbulas largas, tórulo pequeno, olhos grandes, antenas pelo menos 1,5 vez mais longas que as asas anteriores e cerdas do flagelo arrançadas em quatro anéis por segmento. As asas anteriores são marcadas com uma mancha negra no estigma. As características da genitália são distintivas quanto a suas estruturas componentes em ambos os sexos. Nos machos: *tignum*, *gonapsis*, *entoprocessus* e parâmeros ausentes; *gonarcus* amplo, curto, transverso, com projeções submedianas (*gonocornua*); *arcessus* amplo e curto, com gancho apical mediano e lobos laterais rombudos; *gonosaccus* pequeno ou ausente; *gonosetae* curtas e em pequeno número ou ausentes; *gonocristae* e *spinellae* ausentes. Nas fêmeas: *praegenitale* ausente; *subgenitale* bilobada apicalmente e curvada para baixo basalmente, apoiada em uma placa membranosa ampla; espermateca larga ou estreita, com impressão ventral profunda, *velum* muito longo e ducto longo e espiralado (Brooks e Barnard, 1990).

Apesar de definida como tribo há mais de 30 anos, o status dos arranjos genéricos, bem como das próprias espécies dentro dos gêneros, é notadamente reconhecido como problema taxonômico, principalmente devido ao grande número de sinônimas (Tauber, 2004; Tauber *et al.*, 2008b,c). Em especial nesta questão está *Leucochrysa*, o gênero mais diverso de Chrysopidae do mundo, com cerca de 190 espécies descritas válidas (Oswald, 2007). Brooks (1997) já considerava a revisão deste gênero como prioritária, devido ao grande número de espécies e pelas características dúbias que separam seus dois subgêneros. Atualmente, a divisão de *Leucochrysa* em dois subgêneros é baseada em diferenças no tamanho corporal e em dois outros caracteres morfológicos do estágio adulto (Adams, 1977; Brooks e Barnard, 1990). Esta divisão, porém, tem sido questionada devido à grande variação e sobreposição destas características nos subgêneros e por não haver diferenças estruturais nas genitálias de machos e fêmeas (Adams, 1977; Freitas e Penny, 2001; Tauber, 2004).

Várias características larvais têm sido propostas como úteis para identificar o gênero *Leucochrysa* (Mantoanelli *et al.*, 2006, 2011; Tauber *et al.*, 2011b): 1) tubérculos laterais torácicos longos: tubérculo protorácico estendendo-se ao menos até a metade da cabeça e tubérculos meso e metatorácicos mais longos do que metade da largura do segmento correspondente (todos os

instares); 2) cerdas muito longas nas superfícies apical e laterais dos tubérculos laterais do tórax, dispostas em forma de leque; 3) segmentos anteriores do abdome mais robustos que os do tórax, conferindo um aspecto de corcunda em vista lateral; 4) segmentos abdominais A7-A10 pequenos, curvados ventralmente e parcialmente retraídos para dentro uns dos outros; 5) cerda terminal da antena com ao menos a metade do comprimento do flagelo; 6) cerdas primárias S1, S3, S4 e S5 presentes e S2 ausente no protórax; 7) mesotórax e metatórax cada um com duas fileiras transversais de cerdas longas, lisas, com ponta em forma de gancho (raramente esticadas) partindo de chalazas [válido para todas as espécies, exceto *L. (L.) varia*, na qual a fileira anterior é ausente em todos os instares]; 8) tubérculos laterais nos segmentos abdominais A2 e A3 papiliformes, com cerdas longas na superfície anterior, dorsal e apical; 9) tubérculos laterais nos segmentos abdominais A4-A7 levemente alongados, com cerdas longas partindo, principalmente, da superfície apical; 10) segmentos abdominais A1-A5 com um par de tubérculos látero-dorsais, cada um com duas cerdas longas, lisas e com ponta em forma de gancho, intercaladas por uma microcerda pontiaguda; 11) segmento abdominal A1 com uma fileira de cerdas submedianas lisas com ponta em forma de gancho, entre os tubérculos látero-dorsais, e 12) segmentos abdominais A2-A5 com três (2º e 3º instares) ou duas (1º instar) fileiras de cerdas submedianas lisas, com ponta em forma de gancho, estando a fileira posterior entre os tubérculos látero-dorsais (L1: quatro cerdas na fileira anterior, duas na posterior; L2 e L3: número de cerdas variável).

Estas 12 características foram identificadas com base em oito espécies de *Leucochrysa (Nodita)* e duas de *Leucochrysa (Leucochrysa)*. Entretanto, apenas características estruturais dos espiráculos suportam a subdivisão do gênero (Tauber *et al.*, 2011b). Em *L. (Leucochrysa)*, os espiráculos têm forma de tubérculo, com anéis bem esclerotizados e elevados acima da superfície do tegumento. Em contraste, os espiráculos das larvas de *L. (Nodita)* não são elevados e são apenas levemente esclerosados. Outras características, como o tamanho das mandíbulas e a quetotaxia (Mantoanelli *et al.*, 2006), também foram propostas como distintivas para *L. (Leucochrysa)* e *L. (Nodita)*; no entanto, seu valor é questionável. Embora a razão entre o comprimento da mandíbula e a largura da cabeça seja maior para as duas *L. (Leucochrysa)*, esta relação varia consideravelmente entre as espécies de *L. (Nodita)*, e esta pode ser

correlacionada com o tamanho corporal (Tauber *et al.*, 2011b). Outra característica que também não sustenta a divisão subgenérica é a quetotaxia, pois há muita variação no número de cerdas torácicas e abdominais entre os dois subgêneros (Mantoanelli *et al.*, 2006; Tauber *et al.*, 2011b). Assim, esses autores concluíram que a utilidade destes caracteres só poderá ser comprovada após a descrição de larvas de um maior número de espécies de *Leucochrysa*, de ambos subgêneros; por conveniência, mantiveram a subdivisão atual de *Leucochrysa*, sustentada nos caracteres adultos, tradicionalmente usados para distinguir os subgêneros, e nas diferenças dos espiráculos das larvas.

Com oito espécies descritas, *Gonzaga* é o segundo maior gênero de Leucochrysinini, sendo diagnosticado principalmente pela presença de grandes manchas negras na cabeça, tórax e asas, antenas muito longas, célula intramediana retangular, ausência de sutura entre os esternitos 8+9 e, na genitália do macho, o *arcessus* é estreito com estrias dorsais (Brooks e Barnard, 1990; Tauber *et al.*, 2008a). Brooks e Barnard (1990) distinguem o gênero com base nessas características, mas essas são muito similares às de *Leucochrysa* (Tauber *et al.*, 2008a). O estudo mais detalhado de uma de suas espécies, *G. nigriceps*, além de ser o primeiro a acrescentar informações biológicas e descrições morfológicas das larvas, também redescreve os adultos (Tauber *et al.*, 2008a). Estes autores aplicaram tratamento sistemático moderno aos adultos de *G. nigriceps* e constataram que várias de suas características se sobrepõem às de *Leucochrysa*; além disso, a sinapomorfia atribuída ao gênero por Brooks e Barnard (1990), isto é, lóbulo curto no ápice do ectoprocto, não ocorre nesta espécie; a única característica distintiva validada foi o *arcessus* estreito com estriações dorsais. O pouco conhecimento dos adultos se repete nas larvas, pois somente as de *G. nigriceps* foram descritas. A exemplo dos adultos, as larvas de *G. nigriceps* são muito similares às de *Leucochrysa*, compartilhando inclusive as características distintivas das larvas deste gênero apontadas por Tauber (2004) e Mantoanelli *et al.* (2006), então em número de 11. Com o estudo detalhado das larvas de *G. nigriceps*, Tauber *et al.* (2008a) concluíram que sua morfologia não oferece nenhum caráter que suporte a separação de *Gonzaga* e *Leucochrysa*.

*Santocellus* foi proposto por Tauber *et al.* (2008c) para abrigar duas espécies anteriormente descritas como *Leucochrysa* [*Santocellus bullatus* (Tauber) e *S. riodoce*] e uma nova espécie (*S. atlanticis*). Já na descrição original

das duas primeiras, Tauber (2007) havia destacado a presença de um conjunto de características não usual em *Leucochrysa*. O estudo posterior das larvas e a constatação de características também não usuais forneceram suporte robusto para o estabelecimento de um gênero novo. Os adultos de *Santocellus* são caracterizados por asas com manchas escuras (algumas vezes pustulosas), machos com *arcessus* cilíndrico, alongado, com membrana rígida ventralmente, e fêmeas com espermateca arredondada, em forma de rosca, com invaginação rasa e *velum* grande, em forma de vela, estendendo-se anteriormente. Quanto às larvas de *Santocellus*, são conhecidas somente o 3º instar de *S. atlanticis* e o 1º instar de *S. riodoce* (Tauber *et al.*, 2008c). Estas são caracterizadas pela presença de manchas cefálicas separadas e alongadas longitudinalmente, mandíbulas curtas e palpos labiais largos com palpômeros terminais curtos e grossos, projetando-se ventralmente. Outras características, como a ausência de microcerda entre as cerdas dos tubérculos látero-dorsais e a presença de duas fileiras de cerdas submedianas no primeiro segmento abdominal, distintas das larvas de *Leucochrysa*, sustentam a separação genérica.

Também com três espécies descritas, *Berchmansus* é caracterizado por antenas muito longas (dobro do comprimento da asa anterior); asas anteriores relativamente estreitas, sem manchas ou levemente manchadas; nervura transversal radial basal originada da nervura radial, bem antes da origem do setor radial (Rs); quatro células intracubitais; complexo gonarcal com *arcessus* relativamente curto e inclinado para baixo, e espermateca cônica ou bulbosa conectada à *bursa copulatrix* por meio de um ducto muito longo e enrolado sobre si mesmo (Tauber, 2007). Ao revisar *Berchmansus*, Tauber (2007) encontrou, nos adultos, características morfológicas suficientes para a manutenção deste gênero; porém, a afiliação do gênero à tribo Leucochrysinini é contestada. Um dos motivos desta contestação é a ausência de informações sobre a biologia e morfologia larval.

Os três demais gêneros da tribo, *Cacarulla*, *Neula* e *Nuvol*, são todos monotípicos e caracterizados por autapomorfias nas nervuras das asas, descritas em Brooks e Barnard (1990). Estes gêneros receberam pouca atenção sistemática devido ao estado precário dos raros exemplares encontrados em museus. Informações sobre a genitália de ambos os sexos são encontradas apenas para *Cacarulla*, e mesmo assim não são completas. Além da ausência de

informação sobre a genitália, nenhuma informação a respeito da biologia e da morfologia larval é conhecida, dificultando ainda mais o tratamento sistemático destes táxons (Brooks e Barnard, 1990).

#### 2.4. Sistemática Filogenética

O conhecimento sistemático é básico para todas as ciências biológicas, pois estabelece a estrutura conceitual para interpretar propriedades, atividades e distribuições de espécies e grupos de espécies (Simpson e Cracraft, 1995). Desse modo, os dados e interpretações provenientes dos estudos de Sistemática constituem um componente essencial dos esforços para conhecer, conservar e manejar os recursos biológicos mundiais.

Descrever, encontrar algum tipo de ordem, classificar organismos e estudar os processos que geram a diversidade biológica são tarefas da Sistemática (Amorim, 2002). Entre as escolas que se propõem a classificar os organismos, a mais aceita e desenvolvida atualmente é a Sistemática Filogenética, mais conhecida recentemente como Cladística (Schuh, 2000; Amorim, 2002; Wiley e Lieberman, 2011).

A Sistemática Filogenética consiste em uma metodologia formalizada por Willi Hennig para a reconstrução de árvores filogenéticas e descoberta de grupos monofiléticos, ou seja, grupos que compartilham caracteres derivados exclusivos, conhecidos como sinapomorfias (Wiley e Lieberman, 2011). A tradução das relações descobertas na filogenia em um sistema hierárquico de classificação composto por grupos monofiléticos seria a tarefa central da Sistemática de acordo com Hennig (1968). Como resultado dessa abordagem, a hierarquização da diversidade biológica refletiria os processos evolutivos sofridos pelos organismos, ou seja, descendência com modificação (Eldredge e Cracraft, 1980).

Sinapomorfia é um conceito fundamental na estrutura lógica da Cladística (Amorim, 2002). Por equalizar todas as similaridades homólogas derivadas como sinapomorfias, é possível detectar um padrão comum de atributos inter-relacionados. A homologia, por sua vez, é definida como a relação entre estruturas idênticas ou diferentes entre si em indivíduos ou espécies distintos, presentes em cada um deles devido à herança dessa estrutura a partir de sua espécie ancestral comum mais recente e transmitida ao longo das gerações (Amorim, 2002). Homologias são amplamente consideradas como os atributos

observáveis dos organismos, sendo também expressas como condições derivadas. Embora sinapomorfia e homologia não sejam sinônimas, a sinapomorfia pode ser considerada como um tipo de homologia diagnóstica de um clado particular que também é encontrada no ancestral comum daquele clado (Nixon e Carpenter, 2011).

Se uma análise cladística suporta um único surgimento para uma característica, então os estados derivados compartilhados por vários táxons são considerados como homólogos. A suposição inicial de que as similaridades derivadas são homólogas (homologias primárias) é testada pela congruência com outros caracteres, e esta é refutada se o esquema de relação necessitar mais de uma origem para esta. Todas as similaridades são consideradas homólogas inicialmente; a ausência de homologia é revelada pelo procedimento de “detecção de padrões” (de Pinna, 1991).

Quando uma característica hipotetizada como homóloga falha no teste de congruência de caracteres (teste de parcimônia), esta característica é denominada homoplasia (Nixon e Carpenter, 2011). Estes autores enfatizam que a homoplasia é um erro na atribuição de características homólogas, que pode ser causado pela interpretação errada de uma característica considerada similar, porém não homóloga. Todos os estados de caráter compartilhados, que têm de ser explicados em uma árvore filogenética (cladograma) com mais de um passo evolutivo (múltiplas origens ou perdas), são referidos como estados de caráter homoplásticos.

Um caráter é qualquer característica, parte observável ou atributo de um organismo que pode ser adequadamente descrito e definido e é supostamente hereditário e homólogo (Amorim, 2002; Wiley e Lieberman, 2011). Caracteres representam enunciados básicos (baixo nível), intimamente associados ao campo das observações e formulações de ideias acerca das homologias. Esquemas hierárquicos de relação representam teorias de nível elevado, de maior complexidade, que são testados pelas teorias de baixo nível, ou seja, os caracteres (Schuh, 2000). Falhas de conformidade entre a teoria e as observações podem ser explicadas com hipóteses *ad hoc* que podem ser julgadas pelo critério da parcimônia, o qual busca teorias de relacionamento entre os táxons por meio do menor número de hipóteses *a posteriori* (Shuch, 2000).

A parcimônia, uma abordagem utilizada para avaliar as observações, é frequentemente atribuída a William Occam e referida como navalha de Occam. É um procedimento padrão em ciência, no qual o número de suposições requeridas para explicar as observações é minimizado (Schuh, 2000). Um erro comum é supor que a utilização do critério da parcimônia implica em consequências evolutivas, pois a evolução não necessariamente ocorre pelos caminhos mais curtos. O princípio da parcimônia é um princípio epistemológico e, portanto, deve ser visto como uma ferramenta, não como uma afirmação de que a evolução sempre ocorreu conforme a maneira mais parcimoniosa. A metodologia cladística não faz inferências sobre os processos evolutivos, mas busca a explicação mais simples para os dados disponíveis, ou seja, o cladograma mais parcimonioso é aquele que contém o menor número de transformações entre os estados dos caracteres (Arnedo, 1999; De Luna *et al.*, 2005).

A incorporação do critério da parcimônia nas análises cladísticas torna desnecessária a polarização *a priori* dos caracteres, resultante da própria análise. Esta propriedade foi originalmente destacada por Farris (1982), que caracterizou a polaridade dos caracteres de acordo com a posição da raiz na árvore (Arnedo, 1999). Nixon e Carpenter (1993) sistematizaram este procedimento, de forma a permitir testar a monofilia do grupo interno, através da adição de grupos externos. Segundo estes autores, quanto maior o número de táxons relacionados ao grupo interno, maior a expectativa de estabilidade em estudos futuros.

## 2.5. Sistemática de Chrysopidae

Até recentemente, as hipóteses de relacionamento das famílias de Neuroptera foram baseadas em narrativas qualitativas (Aspöck e Aspöck, 2010; Winterton *et al.*, 2010). Segundo esses autores, os principais marcos nos estudos filogenéticos de Neuropterida, antes da utilização da metodologia cladística, foram os trabalhos dos seguintes autores: 1º) Brauer (1857): estabeleceu Neuroptera como grupo monofilético, com base nos tubos sugadores das larvas; 2º) Handlirsch (1908): construiu a primeira árvore filogenética de Neuroptera, com base principalmente nas características de venação da asa de fósseis; 3º) Withycombe (1925): apresentou um estudo filogenético detalhado das famílias de Neuroptera com base nas larvas, reconhecendo cinco superfamílias distintas; 4º) Martynova (1949): propôs uma classificação superior e uma filogenia de

Neuroptera, colocando as numerosas famílias fósseis em contexto com as famílias atuais; 5<sup>o</sup>) MacLeod (1964): descreveu as larvas de todas as famílias, exceto Nevrothidae e Rhachiberothidae, em um contexto comparativo evolutivo, e 6<sup>o</sup>) Schlüter (1986): produziu uma filogenia e uma escala de tempo para os clados de Neuroptera, reconhecendo seis superfamílias (Myrmeleontoidea, Hemerobioidea, Mantispoidea, Osmyloidea, Coniopteroidea, Ithonoidea), que formaram a base para muitas classificações recentes (por exemplo, New, 1991).

Para Chrysopidae, Brooks e Barnard (1990) revisaram e listaram as características apomórficas e plesiomórficas de suas três subfamílias e das quatro tribos da subfamília Chrysopinae, comparando-a com outras famílias de Neuroptera, principalmente Hemerobiidae. Em Brooks (1997), o status das tribos de Chrysopinae foi representado, sendo esse agrupamento fracamente suportado por apenas uma sinapomorfia do estágio adulto: as cerdas das antenas distribuídas em quatro anéis por segmento.

A primeira hipótese filogenética quantitativa baseada em caracteres morfológicos referente à Chrysopidae foi a de Aspöck *et al.* (2001), embora esta tenha tratado apenas das relações entre as famílias das três ordens (Neuroptera, Raphidioptera e Megaloptera) da superordem Neuropterida. Posteriormente foram publicadas mais duas filogenias, uma ao nível das três subordens (Nevrothiformia, Myrmeleontiformia e Hemerobiiformia) de Neuroptera (Aspöck, 2002; Aspöck e Aspöck, 2008; Beutel *et al.*, 2010a,b) e outra ao nível da subfamília APOCHRYSINAE de Chrysopidae (Winterton e Brooks, 2002).

Na análise de Neuropterida (Aspöck, 2002; Aspöck *et al.*, 2001), Chrysopidae foi inserida na subordem Hemerobiiformia, apresentando relação de grupo irmão com Osmylidae. Essa relação é sustentada por características da cápsula cefálica das larvas, o que denota a importância da análise deste estágio na definição de relações superiores em Chrysopidae. Já a análise filogenética de Winterton e Brooks (2002) foi a primeira exclusiva de uma subfamília de Chrysopidae. Esses autores basearam-se em caracteres morfológicos do estágio adulto (principalmente venação alar) de 13 gêneros da subfamília APOCHRYSINAE. Como resultados, confirmaram a hipótese de monofilia deste táxon e sinonimizaram sete gêneros monotípicos, diminuindo o número total de gêneros de 13 para seis.

Quanto às análises filogenéticas utilizando dados moleculares, a primeira foi conduzida por Haring e Aspöck (2004), na qual foram utilizados dois genes nucleares e dois mitocondriais de 16 famílias de Neuroptera, Raphidioptera e Megaloptera. Os resultados obtidos corroboraram em parte os da análise prévia com características morfológicas de Aspöck *et al.* (2001). O resultado mais conflitante foi a separação do clado formado pela subordem Hemerobiiformia, na qual Chrysopidae estava incluída (Aspöck, 2002).

A segunda análise molecular, em nível taxonômico mais específico (família Chrysopidae), foi realizada por Winterton e Freitas (2006). Nesta análise, baseada em um gene nuclear e dois mitocondriais, 33 espécies de 18 gêneros, representantes de todas as subfamílias e tribos, foram testadas. Entre os resultados obtidos, destaca-se a confirmação da monofilia da família. Quanto aos integrantes da tribo Leucochrysi, quatro espécies de *Leucochrysa* [*Leucochrysa* (*Nodita*) *lancala* Banks, *L. (N.) marquezii*, *L. (N.) robusta* Freitas e Penny e *L. (N.) texana* Banks] foram incluídas na análise. Estas espécies agruparam-se em um clado irmão de Ankylopterygini, que por sua vez é grupo irmão de Belonopterygini. Essas três tribos são agrupadas como grupo irmão de Chrysopini, resultado que difere do proposto por Brooks (1997), segundo o qual Belonopterygini seria agrupada com Leucochrysi, enquanto Chrysopini seria agrupada com Ankylopterygini.

A terceira análise molecular, também em nível de família (Chrysopidae), foi realizada por Haruyama *et al.* (2008). Esses autores analisaram 83 espécies de 24 gêneros com base em três genes nucleares. Como os táxons estudados eram provenientes do Japão, Eurásia e África, a tribo Leucochrysi não foi incluída. Os próprios autores, porém, argumentaram que os resultados somam-se aos de Winterton e Freitas (2006), que incluíram somente gêneros da Australásia e das Américas em sua análise.

Os caracteres larvais tiveram sua importância constatada já em um dos primeiros trabalhos sobre imaturos de Neuroptera. Withycombe (1925) baseava sua hipótese de relação de grupo irmão entre Chrysopidae e Apochrysidae (atualmente reconhecida como uma subfamília de Chrysopidae), e destas com Hemerobioidea, através de características das larvas. Arranjos sistemáticos à parte, o importante é a constatação da possível ancestralidade comum desses táxons já na década de 1920. Essa importância dos caracteres larvais se mantém

até os dias de hoje, já que as hipóteses filogenéticas de Neuroptera aceitas atualmente incluem tanto essas características como as dos adultos (Aspöck *et al.*, 2001; Aspöck, 2002; Haring e Aspöck, 2004).

Características larvais determinam a monofilia de Neuropterida com base em três sinapomorfias compartilhadas pelas larvas dos componentes desta superordem: 1) aparelho bucal com cavidade fechada antero-medialmente e tubos sugadores formados lateralmente pelo encaixe das mandíbulas e maxilas; 2) intestino médio não conectado com o intestino posterior (conexão estabelecida apenas após a metamorfose, de forma que os resíduos sólidos são eliminados após a emergência do adulto), e 3) túbulos de Malpighi modificados para produção de seda a partir do ânus (Withycombe, 1925; Winterton *et al.*, 2010).

Os caracteres das larvas também têm ajudado a resolver problemas sistemáticos e algumas relações evolutivas em outras ordens de Insecta. Como exemplo, filogenias utilizando adultos e imaturos em Coleoptera (Archangelsky, 2004, 2008) chamam a atenção para a importância de novas fontes de informação (caracteres larvais) e demonstram que dados de larvas podem melhorar a compreensão das relações entre táxons. É o caso do trabalho de Di Giulio *et al.* (2003), que analisaram duas hipóteses filogenéticas contrastantes de Paussinae (Coleoptera, Carabidae) baseadas nos adultos e propuseram uma terceira análise mais detalhada acrescentando caracteres larvais. Filogenias exclusivamente de larvas também têm proporcionado resultados relevantes. Por exemplo, Verdú *et al.* (2004) utilizaram 38 características larvais de 22 gêneros de Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea), através das quais conseguiram sustentar a monofilia da família e as relações tribais entre os gêneros. Kiselyova e McHugh (2006) corroboraram a monofilia de Dermestidae (Coleoptera), família esta por muito tempo considerada monofilética, embora sem estudos cladísticos que sustentassem a hipótese. Além destes exemplos em Coleoptera, pelo menos um trabalho de Hymenoptera leva em consideração as larvas e seu papel evolutivo na filogenia da família Apidae (Straka e Bogusch, 2007). Portanto, vários trabalhos de diferentes táxons de insetos têm evidenciado a validade do uso de dados filogenéticos baseados nas larvas para elucidar relações evolutivas.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Material utilizado nas descrições

As espécies *Leucochrysa (Nodita) cf. cruentata* (Schneider), *Leucochrysa (Nodita) cf. paraquaria* (Navás) e *Leucochrysa (Nodita) cf. postica* Navás foram selecionadas para descrição pela disponibilidade de larvas das mesmas. Estas foram identificadas por meio da comparação dos adultos da geração parental coletados no campo com imagens dos tipos de *Leucochrysa*, usando-se características morfológicas externas e da genitália dos adultos, e também com base nas descrições originais das espécies já descritas na literatura. Por essa razão, foram tratadas como “cf.”, pois suas identificações ainda não foram formalmente comprovadas. As imagens dos tipos foram obtidas por G. S. Albuquerque em visitas de estudo às coleções do Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN, Paris), Natural History Museum (NHM, Londres), Museum of Comparative Zoology (MCZ, Cambridge), Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN, Buenos Aires), Museo de La Plata (MLP, La Plata) e Fundación Miguel Lillo (IFML, San Miguel de Tucumán).

O material utilizado para a descrição de *L. (N.) cf. cruentata* foi proveniente da coleção do Chrysolab/LEF/UENF. Quanto à *L. (N.) cf. postica* e *L. (N.) cf. paraquaria*, adultos dessas duas espécies foram coletados em expedições de campo a Rio das Ostras, RJ (agosto de 2010) e Sooretama, ES (setembro de 2010), respectivamente. Estes foram identificados, separados por sexo e pareados em gaiolas plásticas de 340 ml com tampa telada, e mantidos em

câmaras de germinação do tipo B.O.D. ( $24 \pm 1^\circ\text{C}$ , 14hL:10hE), para obtenção de ovos e multiplicação. Nestas gaiolas, foram oferecidas água destilada, em tubo de vidro tampado com algodão, e dieta composta por levedura de cerveja autolisada, frutose e mel (1:1:1). Os ovos obtidos foram transferidos para tubos de ensaio de 40 ml vedados com algodão, um ovo por tubo, para que as larvas fossem criadas isoladamente, evitando assim o canibalismo típico deste estágio. As larvas foram alimentadas *ad libitum* com ovos de *Anagasta kuehniella* (Zeller).

### 3.2. Preparação e descrição das larvas de 1<sup>o</sup>, 2<sup>o</sup> e 3<sup>o</sup> instar

A preparação das larvas seguiu o protocolo do Chrysolab/LEF (Mantoanelli, 2009). As larvas foram mortas em fluido KAAD (querosene + ácido acético + dioxano), sendo as de 1<sup>o</sup> instar 48 horas após a eclosão e as de 2<sup>o</sup> e 3<sup>o</sup> instar 48 horas após a mudança de instar. Após 30 minutos em solução KAAD, as larvas foram transferidas para álcool etílico a 70% para preservação permanente. A clarificação (diafanização) foi feita com hidróxido de potássio (KOH 10%), a 38°C, por no mínimo um dia, e posteriormente coradas em “double stain” (lignina rosa + fucsina) por três a quatro dias, dependendo do instar. Depois de coradas, as larvas passaram por série alcoólica (70% a 98%), sendo finalmente fixadas em álcool 98%.

As medições do comprimento do corpo, comprimento das mandíbulas, comprimento e largura da cápsula cefálica de larvas de 1<sup>o</sup>, 2<sup>o</sup> e 3<sup>o</sup> instar foram efetuadas com ocular micrométrica acoplada a um microscópio estereoscópico Nikon SMZ800, com aumento de 40 vezes para o 1<sup>o</sup> instar e de 20 vezes para o 2<sup>o</sup> e 3<sup>o</sup> instares. A largura da cápsula cefálica foi medida de um lado ao outro da cabeça, na altura da região ocular. O comprimento da cápsula cefálica foi medido do clipeo até o início do tórax, o comprimento do corpo foi considerado do ápice das mandíbulas até a extremidade posterior do décimo (último) segmento abdominal e o comprimento das mandíbulas foi considerado do ápice das mandíbulas até a base das mesmas, no contato com a cápsula cefálica. A coloração das larvas foi descrita com base nos espécimes conservados em álcool 70%.

As ilustrações foram realizadas com auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio estereoscópico (Nikon SMZ800), com aumento de até 63 vezes. As ilustrações foram rebatidas para manter a simetria, traçadas com nanquim e

grafite (detalhes das manchas dorsais), digitalizadas e finalizadas utilizando os programas GIMP® 2 e INKSCAPE®.

A terminologia utilizada nas descrições da morfologia larval seguiu o padrão utilizado no Chrysolab/LEF (cabeça: Rousset, 1966; tórax e abdome: Tauber *et al.*, 2000a; Tauber e de León, 2001; Tauber, 2003; Mantoanelli *et al.*, 2011) com algumas adaptações. Para a cabeça e o corpo, as cerdas primárias foram designadas por “S” seguidas pelo número (x) correspondente, ou seja, Sx. Cerdas associadas aos escleritos torácicos foram designadas com o número da cerda seguido por “Sc” e o número do esclerito, ou seja, SxScx. Os segmentos do corpo foram referidos como T1 a T3 (tórax) e A1 a A10 (abdome). Devido à necessidade de diferenciação entre as cerdas do tubérculo látero-dorsal do abdome (LDS), estas foram aqui denominadas de acordo com sua posição em relação à linha mediana do corpo, sendo LDS1 a cerda lateral e LDS2 a mesial. O número de cerdas nos segmentos abdominais foi aproximado, visto que este número nos lados direito e esquerdo pode ser assimétrico (Mantoanelli, 2009). As cerdas, quanto ao comprimento, foram descritas como longas, médias, pequenas e microcerdas (muito menores que as pequenas). O comprimento das cerdas foi representado nas ilustrações, sendo que algumas foram omitidas, principalmente nos tubérculos laterais, devido ao grande número ou para melhorar a representação das características. As cerdas que apresentavam serrilhas visíveis somente em grande aumento (aumento de 100X) foram definidas como microsserrilhadas.

### 3.3. Táxons terminais da análise cladística

Foram selecionados 17 táxons terminais (Tabela 1). Destes, 13 foram incluídos no grupo-interno e quatro no grupo-externo. Para os caracteres larvais, todas as espécies pertencentes aos gêneros *Leucochrysa* e *Gonzaga* selecionadas para estudo tiveram suas larvas estudadas a partir de material dos três instares disponível no Chrysolab/LEF e, com exceção de *L. (N.) cf. cruentata*, *Leucochrysa (Nodita) cf. duarte* Banks, *L. (N.) cf. paraquaria* e *L. (N.) cf. postica*, usaram-se também suas descrições já publicadas. As características das espécies de *Santocellus* e *Vieira* foram baseadas inteiramente na literatura (Tauber *et al.*, 2006, 2008c). Os táxons do grupo-externo foram baseados em material de larvas disponível no Chrysolab/LEF e/ou na literatura (Tabela 1).

Tabela 1. Lista de táxons utilizados na análise cladística e dados utilizados.

	<b>Táxon</b>	<b>Dados utilizados</b>
<b>Grupo externo</b>	<i>Hemerobius humulinus</i> Linnaeus, 1758	Larvas de 1º a 3º instar
	<i>Plesiochrysa brasiliensis</i> (Schneider, 1851)	Larvas de 1º a 3º instar + Tauber <i>et al.</i> , 2001
	<i>Chrysopodes (Chrysopodes) lineafrons</i> Adams & Penny, 1987	Larvas de 1º a 3º instar + Silva, 2006
	<i>Ceraeochrysa everes</i> (Banks, 1920)	Larvas de 1º a 3º instar + Viana, 2007
<b>Grupo interno</b>	<i>Gonzaga nigriceps</i> (McLachlan, 1867)	Larvas de 1º a 3º instar + Tauber <i>et al.</i> , 2008a
	<i>Leucochrysa (Leucochrysa) boxi</i> Navás, 1930	Larvas de 1º a 3º instar + Tauber <i>et al.</i> , 2011b
	<i>Leucochrysa (Leucochrysa) varia</i> (Schneider, 1851)	Larvas de 1º a 3º instar + Mantoanelli <i>et al.</i> , 2006
	<i>Leucochrysa (Nodita) azevedoi</i> Navás, 1913	Larvas de 1º a 3º instar + Mantoanelli <i>et al.</i> , 2011
	<i>Leucochrysa (Nodita) cf. cruentata</i> (Schneider, 1851)	Larvas de 1º a 3º instar
	<i>Leucochrysa (Nodita) digitiformis</i> Tauber e Albuquerque, 2008	Larvas de 1º a 3º instar + Mantoanelli <i>et al.</i> , 2011
	<i>Leucochrysa (Nodita) cf. duarte</i> Banks, 1946	Larvas de 1º a 3º instar
	<i>Leucochrysa (Nodita) marquezii</i> Navás, 1913	Larvas de 1º a 3º instar + Mantoanelli <i>et al.</i> , 2011
	<i>Leucochrysa (Nodita) cf. paraquaria</i> (Navás, 1929)	Larvas de 1º a 3º instar
	<i>Leucochrysa (Nodita) cf. postica</i> Navás, 1913	Larvas de 1º a 3º instar
	<i>Leucochrysa (Nodita) rodriguezii</i> Navás, 1913	Larvas de 1º a 3º instar + Mantoanelli <i>et al.</i> , 2011
	<i>Santocellus atlanticis</i> Tauber e Albuquerque, 2008	Tauber <i>et al.</i> , 2008c (descrição do 3º instar)
	<i>Vieira elegans</i> (Guérin-Méneville, 1844)	Tauber <i>et al.</i> , 2006 (descrição do 1º instar)

### 3. 4. Análise cladística

Foram selecionados 53 caracteres (45 binários, oito multiestados), 42 de larvas e 11 de adultos. Muitos deles foram observados diretamente nas larvas disponíveis, enquanto outros foram construídos com base em informações da literatura (Tabela 1). Como exemplos estão as 12 características morfológicas listadas como diagnósticas para as larvas de *Leucochrysa* (Tauber *et al.*, 2011b) e os caracteres de adultos inseridos na análise, que são considerados apomórficos para *Leucochrysa*, segundo Brooks e Barnard (1990).

O primeiro passo da escolha dos caracteres para a análise foi a inferência de homologias primárias ou topográficas conhecida como teste de similaridade (Patterson, 1982; de Pinna, 1991). Cada caráter expressa uma característica e seus estados, compartilhada por mais de um táxon e definida pelos critérios de posição topográfica (em relação a outras partes da estrutura ou do organismo) e similaridade estrutural. Cada caráter foi considerado como uma hipótese de agrupamento (homologia táxica *sensu* Patterson, 1982). O segundo passo foi o teste de legitimação (de Pinna, 1991), no qual as proposições das homologias primárias (caráter) passaram por um teste de congruência, onde todas as hipóteses primárias previamente formuladas competiram entre si.

As hipóteses legitimadas pelo teste de congruência foram consideradas homologias secundárias, e constituíram os 53 caracteres selecionados para as análises cladísticas. Aqueles que se mostraram “não informativos” foram descartados, entre estes muitos caracteres encontrados em apenas um táxon (autapomorfias) e os que não apresentaram variação nos táxons analisados (simplesiomorfias). Como exemplos estão o caráter taxonômico autapomórfico para *Vieira* (flagelo maior que pedicelo), sem variação nos demais táxons, e a relação de tamanho entre as estruturas componentes dos palpos labiais, que conservam a mesma relação de tamanho entre os táxons estudados.

Os caracteres selecionados para análise após o teste de congruência foram os seguintes:

- 1) mandíbulas: comprimento em relação à largura da cabeça;
- 2) antenas: comprimento em relação ao comprimento das mandíbulas;
- 3) antenas: flagelo, forma da cerda subapical;
- 4) antenas: comprimento da cerda terminal em relação ao flagelo;
- 5) palpos labiais: distância entre os palpígeres;

- 6) mandíbulas e maxilas: largura basal em relação ao comprimento;
- 7) maxilas: cerdas na parte ventral;
- 8) mandíbulas: comprimento em relação ao comprimento da cápsula cefálica;
- 9) cerdas cefálicas: tipo;
- 10) cerdas secundárias entre as primárias;
- 11) tubérculos torácicos: forma e comprimento;
- 12) protórax (T1) da larva de 1º instar (L1): tamanho das cerdas dos tubérculos laterais (LS);
- 13) protórax (T1) da larva de 1º instar (L1): microcerda entre as cerdas dos tubérculos laterais (LS);
- 14) protórax (T1) da larva de 3º instar (L3): fileira de cerdas secundárias abaixo ou entre as cerdas primárias S3, S4 e S5;
- 15) protórax (T1) da larva de 3º instar (L3): cerda S2;
- 16) mesotórax (T2) da larva de 1º instar (L1): número de fileiras de cerdas;
- 17) mesotórax (T2) da larva de 3º instar (L3): subsegmento anterior, cerdas secundárias entre os espiráculos;
- 18) mesotórax (T2): forma dos espiráculos;
- 19) mesotórax (T2): coloração dos espiráculos;
- 20) metatórax (T3) da larva de 1º instar (L1): número de fileiras de cerdas;
- 21) metatórax (T3) da larva de 3º instar (L3): número de fileiras de cerdas;
- 22) tubérculos laterais da larva de 3º instar (L3): número total de cerdas;
- 23) cerdas: distribuição no dorso do tórax;
- 24) cerdas dorsais da larva de 1º instar (L1): ponta das cerdas em geral;
- 25) tubérculos laterais: tipo de cerdas (LS);
- 26) tubérculos laterais: forma do arranjo de cerdas apicais;
- 27) tegumento: cobertura dorsal;
- 28) tegumento: coloração das espínulas;
- 29) pernas: coloração da coxa;
- 30) tórax: manchas ventrais;
- 31) abdome: forma;
- 32) tubérculos látero-dorsais (LDT): número de cerdas dos tubérculos látero-dorsais (LDS) nos segmentos A1-A5;
- 33) tubérculos látero-dorsais: microcerda associada com LDS nos segmentos A1-A5;

- 34) segmentos abdominais (A2-A5) da larva de 1º instar (L1): número de cerdas submedianas (SMS);
- 35) tubérculos laterais (LT) do abdome: forma;
- 36) segmento abdominal A1 da larva de 3º instar (L3): número de fileiras de cerdas submedianas (SMS);
- 37) segmento abdominal A2 da larva de 3º instar (L3): número de fileiras de cerdas submedianas (SMS);
- 38) segmento abdominal A4: forma do tubérculo lateral;
- 39) segmentos abdominais A6 e A7: forma das cerdas dos tubérculos látero-dorsais (LDS);
- 40) segmentos abdominais A7-A10: forma;
- 41) abdome: cobertura dorsal com cerdas longas;
- 42) abdome: manchas ventrais;
- 43) cabeça: coloração das manchas;
- 44) antenas: forma do escapo;
- 45) antenas: comprimento em relação ao comprimento da asa anterior;
- 46) asa anterior: estigma;
- 47) asa anterior: forma da célula intramediana (im);
- 48) asa anterior: forma das nervuras transversais gradiformes internas (ig);
- 49) asa anterior: comprimento da célula intramediana (im);
- 50) genitália: forma do *arcessus*;
- 51) genitália: *gonosetae*;
- 52) genitália: *gonarcus*;
- 53) genitália: forma da *subgenitale*.

Estes caracteres selecionados e seus estados foram tabulados em uma matriz de dados (Tabela 2) utilizando o programa WINCLADA (Nixon, 2002). Por questão de padronização, os estados que determinam ausência foram codificados com 0 (zero) e os de presença com 1 (um), enquanto os caracteres quantitativos foram categorizados em ordem crescente.

Na matriz, os dados não aplicáveis (sem possibilidade de estabelecer homologias) foram codificados como "-" e dados faltantes foram codificados como "?", geralmente devido à falta de espécimes (Tabela 2). Estes caracteres foram descritos seguindo Sereno (2007). Para definir a polarização dos caracteres foi usado o método do grupo externo (Nixon e Carpenter, 1993), sendo todos

Tabela 2. Matriz de caracteres da análise cladística.

	1									2									3									4									5																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3				
<i>Hemerobius humulinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	1	0	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	0	0	0	-	2	-	1	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Plesiochrysa brasiliensis</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0								
<i>Chrysopodes (C.) lineafrons</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	1	1	2	0	-	2	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0				
<i>Ceraeochrysa everes</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	2	1	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0				
<i>Gonzaga nigriceps</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0			
<i>Leucochrysa (L.) boxi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0				
<i>Leucochrysa (L.) varia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	2	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0		
<i>Leucochrysa (N.) azevedoi</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1			
<i>Leucochrysa (N.) cruentata</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1			
<i>Leucochrysa (N.) digitiformis</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1		
<i>Leucochrysa (N.) duarte</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	
<i>Leucochrysa (N.) marquezii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	
<i>Leucochrysa (N.) paraquaria</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1
<i>Leucochrysa (N.) postica</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1
<i>Leucochrysa (N.) rodriguezii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	
<i>Santocellus atlanticis</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	1	1	0	0	1	1	?	1	0	1	2	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0					
<i>Vieira elegans</i>	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	?	?	1	?	0	?	1	?	?	1	2	1	?	0	?	1	1	1	1	0	2	0	?	?	?	0	?	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0				

considerados não ordenados. As ilustrações dos caracteres foram feitas com câmara clara adaptada ao microscópio estereoscópico ou retirados da literatura (indicação nas legendas). A edição das imagens foi realizada por meio dos programas GIMP® 2 e INKSCAPE®.

As análises numéricas foram realizadas com o programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008b) utilizando enumeração implícita. As buscas pelas árvores mais parcimoniosas foram feitas com dois esquemas distintos de pesagem: pesos iguais e pesagem implícita. No primeiro caso, descrito acima, a todos os caracteres é atribuído o mesmo peso, enquanto que na pesagem implícita os caracteres são tratados com pesos proporcionais a seus níveis de homoplasia (Goloboff, 1993). Para a pesagem implícita, existe uma constante, "K", que determina o quão forte a análise irá pesar contra as homoplasias. Valores elevados de K (= fracos) aproximam-se aos das análises com pesos iguais. Entretanto, não existe um critério muito justificado para a escolha de um valor particular de K, sendo essa decisão dependente da matriz (Goloboff, 1993). Resultados mais estáveis e grupos melhor suportados podem ser alcançados atribuindo-se pesos menores para os caracteres, de acordo com suas homoplasias (Goloboff *et al.*, 2008a). Os coeficientes de declividade "K" utilizados variaram de 0,5 a 12, e os resultados das análises foram comparados entre si e com as árvores resultantes das análises sem pesagem. Este procedimento representa um balanço entre resolução e estabilidade (Mirande, 2009). O suporte de Bremer (índice de decaimento dos cladogramas) é o número de passos extras necessários para colapsar determinado clado, comparando-se com árvores menos parcimoniosas (subótimas). Valores de suporte de Bremer (Bremer, 1994) foram calculados como medidas de apoio dos ramos, com a opção de manter árvores subótimas com até 10 passos extras, utilizando o programa TNT (totalizando 38.848 árvores retidas). A visualização e editoração dos cladogramas, bem como os índices de consistência e retenção, foram obtidos com o programa WINCLADA (Nixon, 2002). A notação  $X^{(Y)}$  foi utilizada para designar a condição do caráter, onde "X" é o número do caráter e "Y" corresponde à condição desse caráter.

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Descrição dos instares larvais de *Leucochrysa (Nodita) cf. cruentata* (Schneider, 1851)

**Diagnose larval.** O segundo e terceiro instares de *L. (N.) cf. cruentata* podem ser identificados pelas manchas dorsais da cabeça: anterior em forma de cálice, resultado da junção da frontal estreita e intermandibular triangular; pós-frontais mais escuras que as demais, estendendo-se da base das antenas até o ápice das epicraniais medianas, com as quais se funde; epicraniais medianas unindo-se com as laterais na porção posterior (basal), estendendo-se da base da cabeça até a união com as pós-frontais, com áreas descoloridas ao redor dos três pares de poros da cabeça. Tubérculos laterais robustos, portando grande quantidade de cerdas, todas lisas com ponta fina em forma de gancho. Abdome regularmente coberto por cerdas submedianas lisas com ponta em forma de gancho. Primeiro instar pode ser reconhecido pelas manchas epicraniais e pós-frontais mais visíveis, enquanto que as demais são muito fracas. Cerdas anteriores do tubérculo lateral (LS) mais curtas que as demais cerdas do tubérculo nos três segmentos torácicos. Cerdas dos tubérculos laterais abdominais lisas, curvadas, com ponta em forma de gancho.

### **Terceiro instar**

*Corpo.*  $6,09 \pm 0,472$  mm de comprimento (Tabela 3). Coloração creme com manchas marrom-claras no ventre; manchas nas pernas marrom-escuras.

Tabela 3. Dimensões das larvas de *Leucochrysa (Nodita) cf. cruentata* (n = 10).

Parâmetro	1º instar		2º instar		3º instar	
	$\bar{x} \pm EP$ (mm)	Intervalo de variação	$\bar{x} \pm EP$ (mm)	Intervalo de variação	$\bar{x} \pm EP$ (mm)	Intervalo de variação
Comprimento total	$2,31 \pm 0,125$	2,18 - 2,56	$3,34 \pm 0,304$	2,88 - 3,70	$6,09 \pm 0,472$	5,51 - 6,78
Comprimento da mandíbula	$0,29 \pm 0,018$	0,25 - 0,32	$0,44 \pm 0,020$	0,42 - 0,45	$0,77 \pm 0,020$	0,72 - 0,81
Comprimento da cápsula cefálica	$0,20 \pm 0,007$	0,20 - 0,22	$0,33 \pm 0,050$	0,25 - 0,40	$0,49 \pm 0,065$	0,38 - 0,59
Largura da cápsula cefálica	$0,39 \pm 0,011$	0,38 - 0,41	$0,59 \pm 0,020$	0,57 - 0,62	$0,87 \pm 0,032$	0,84 - 0,91

Todas as cerdas creme a âmbar, mais escuras nos tubérculos laterais do tórax e abdome, variando de longas, lisas, com ponta em forma de gancho ou pontiagudas, a médias, lisas com ponta em forma de gancho. Corpo regularmente coberto por espínulas pontiagudas.

*Cabeça* (Fig. 1). Comprimento da cápsula cefálica  $0,49 \pm 0,065$  mm; largura  $0,87 \pm 0,032$  mm; comprimento das mandíbulas  $0,77 \pm 0,02$  mm (Tabela 3). Dorso ocre-claro com manchas castanho-claras. Olhos pretos com sete *stemmata*. Manchas dorsais: intermandibular, frontal e pós-frontais mais escuras do que as epicraniais. As manchas frontal e intermandibular juntas apresentam formato de cálice, com frontal estreita e intermandibular triangular; áreas descoloridas nas depressões tentoriais e na região mesial entre a intermandibular e frontal. Pós-frontais mais escuras que as demais manchas dorsais, estendendo-se da base das antenas até a união com as epicraniais medianas. Manchas epicraniais medianas e laterais castanho-claras, seção mediana unida com a lateral na porção posterior (basal), estendendo-se da base da cabeça até a união com as pós-frontais, com áreas descoloridas ao redor dos três pares de poros da cabeça. Mancha genal indistinguível; área compreendida entre a epicranial lateral e a região genal ventral toda ocre-escura. Cerdas primárias S1-S12 presentes, lisas e pontiagudas.  $S1 > S2$ ;  $S3 =$  ou  $> S4$ ;  $S5 < S6$ ; S11 mais longa. Três pares de poros dorsais; Vx (par posterior) junto à base da cabeça com três cerdas pequenas associadas, e dois pares bem visíveis de cor castanha, um mediano abaixo da mancha pós-frontal e outro anterior acima da mancha pós-frontal. Na região intermandibular, seis cerdas secundárias laterais à base das antenas. Ápice da mandíbula afilado abruptamente. Cerda lateral na base da maxila. Palpos labiais: segmento basal de cor âmbar, ventralmente com duas cerdas, uma grande na lateral interna e outra na lateral externa com cerca de 1/3 do tamanho, além de uma microcerda na base ventral. Segundo segmento com seis anelações, mais escuro apicalmente, parte distal mais alargada que o segmento terminal, portando quatro cerdas na anelação distal; parte basal com três cerdas, intermediária com uma. Segmento terminal do palpo labial de cor âmbar, com extremidade apical afilada; mais longo que o último anel apical do segundo segmento. Antenas mais finas que os palpos; base do escapo elevada, de cor creme, quase transparente. Escapo castanho-escuro, com uma cerda apical na lateral externa. Pedicelo com terço distal achatado lateralmente, com anelações

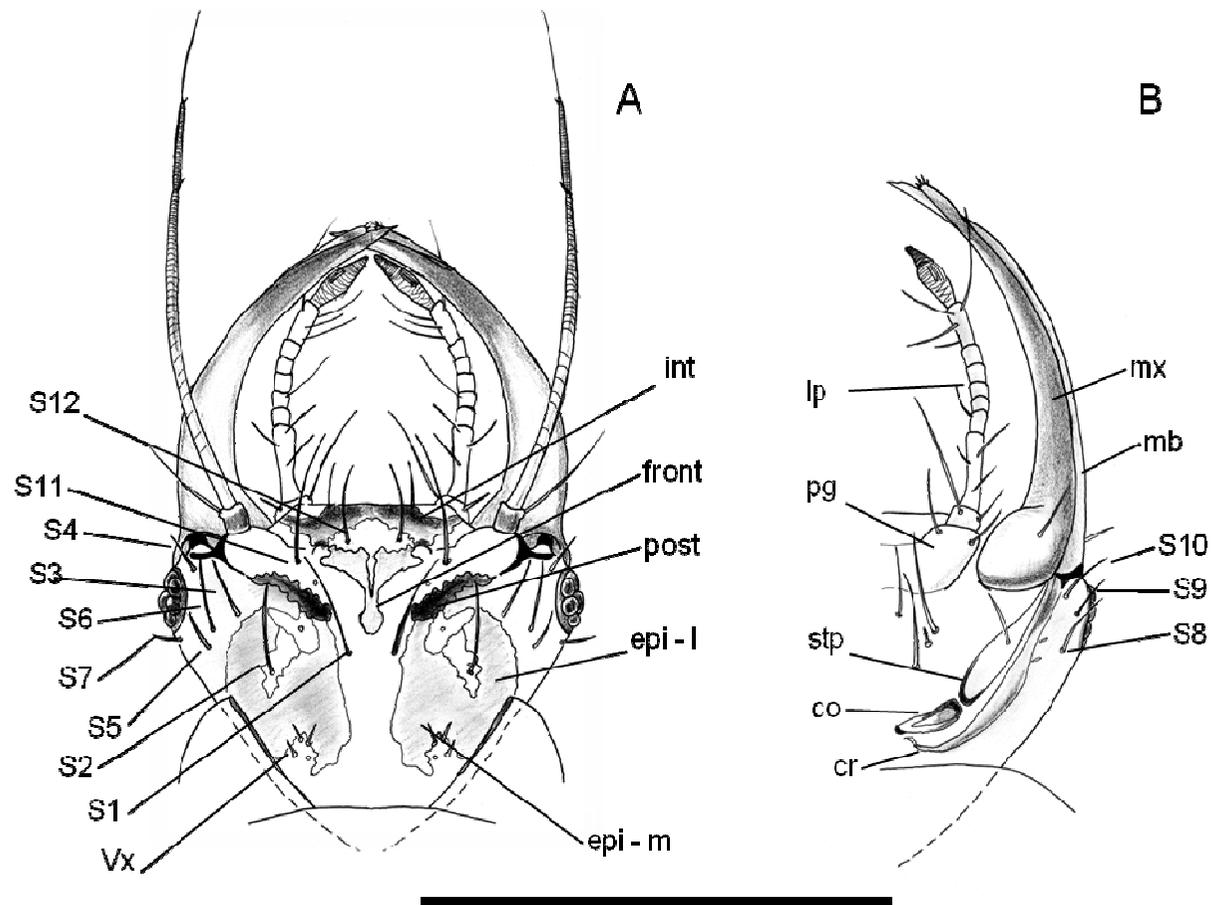


Figura 1. Dorso (A) e ventre (B) da cabeça da larva de terceiro instar de *Leucochrysa (Nodita) cf. cruentata*. epi-l = mancha epicranial lateral; epi-m = mancha epicranial mediana; int = mancha intermandibular; front = mancha frontal; post = mancha pós-frontal; mx = maxila; mb = mandíbula; cr = margem ventral do crânio; co = cardo; stp = estipe; pg = palpíger; lp = palpo labial; Vx = três cerdas curtas ao redor de um poro; S1-S12 = cerdas primárias (escala 1 mm).

mais estreitas. Espinho apical do pedicelo de tamanho pequeno. Flagelo com base afilada mais escura, da mesma cor do terço distal do pedicelo; espinho apical pequeno; cerda terminal mais comprida que o flagelo. Clípeo transparente, arredondado, pouco pronunciado. Depressões tentoriais pouco evidentes. Ventre da cabeça creme-claro, sem manchas. Cerdas ventrais da cabeça lisas e pontiagudas, de cor creme-claro. Cerdas S8, S9 e S10 subiguais em tamanho, menores que as demais cerdas ventrais. Um par de poros elípticos paralelos à margem ventral do *cranium*. *Mentum* de cor creme, com três pares de cerdas médias e um par de cerdas pequenas. Maxila com base levemente arredondada, mais clara que o resto da maxila, portando uma cerda na extremidade anterior do intumescimento da maxila. Palpíger creme-claro, com duas cerdas, a maior na lateral interna e a menor na lateral externa. Cardo com base e metade apical escura. Estipe com base escura, mais claro que o cardo, com uma cerda na metade apical. Margem ventral do *cranium* castanha nas margens laterais externas. Cérvix sem manchas.

*Tórax* (Fig. 2). Coloração creme dorsal e ventralmente, sem manchas. Tegumento dorsal coberto por espínulas pontiagudas, ventral sem espínulas. Escleritos amplos e transparentes. Tubérculos laterais robustos, mais curtos do que nas demais espécies de *Leucochrysa* descritas. Cerdas dos tubérculos laterais lisas, longas e robustas ou médias, ambos os tipos com ponta em forma de gancho. As cerdas se concentram na face dorsal do tubérculo, dispostas em formato de leque. Cerdas das fileiras (R1) do meso e metatórax todas lisas, muito finas nas extremidades, com ponta em forma de gancho. Pernas com cerdas castanho-claro; garras castanhas; empódio de cor castanho.

Protórax (T1): tubérculo lateral direcionado para frente, alcançando a base das mandíbulas, em forma de 'maça medieval', com base não intumescida e apresentando uma constrição; comprimento subigual à largura do protórax. Tubérculo lateral com cerca de 130 cerdas, ~ 60 apicais e ~ 70 laterais, longas ou médias, algumas pontiagudas, concentradas na face dorsal do tubérculo. Escleritos transparentes, visíveis apenas ao microscópio óptico. Esclerito Sc1 amplo, ocupando as metades laterais do segmento. Esclerito Sc2 de forma oblonga, ocupando a metade posterior da região mediana do protórax. Cerda primária S1 mais longa que S3, S4 e S5; S2 ausente. Cerda associada ao esclerito Sc1 (S1Sc1) de tamanho similar à S1; S2Sc1 pequena e pontiaguda.

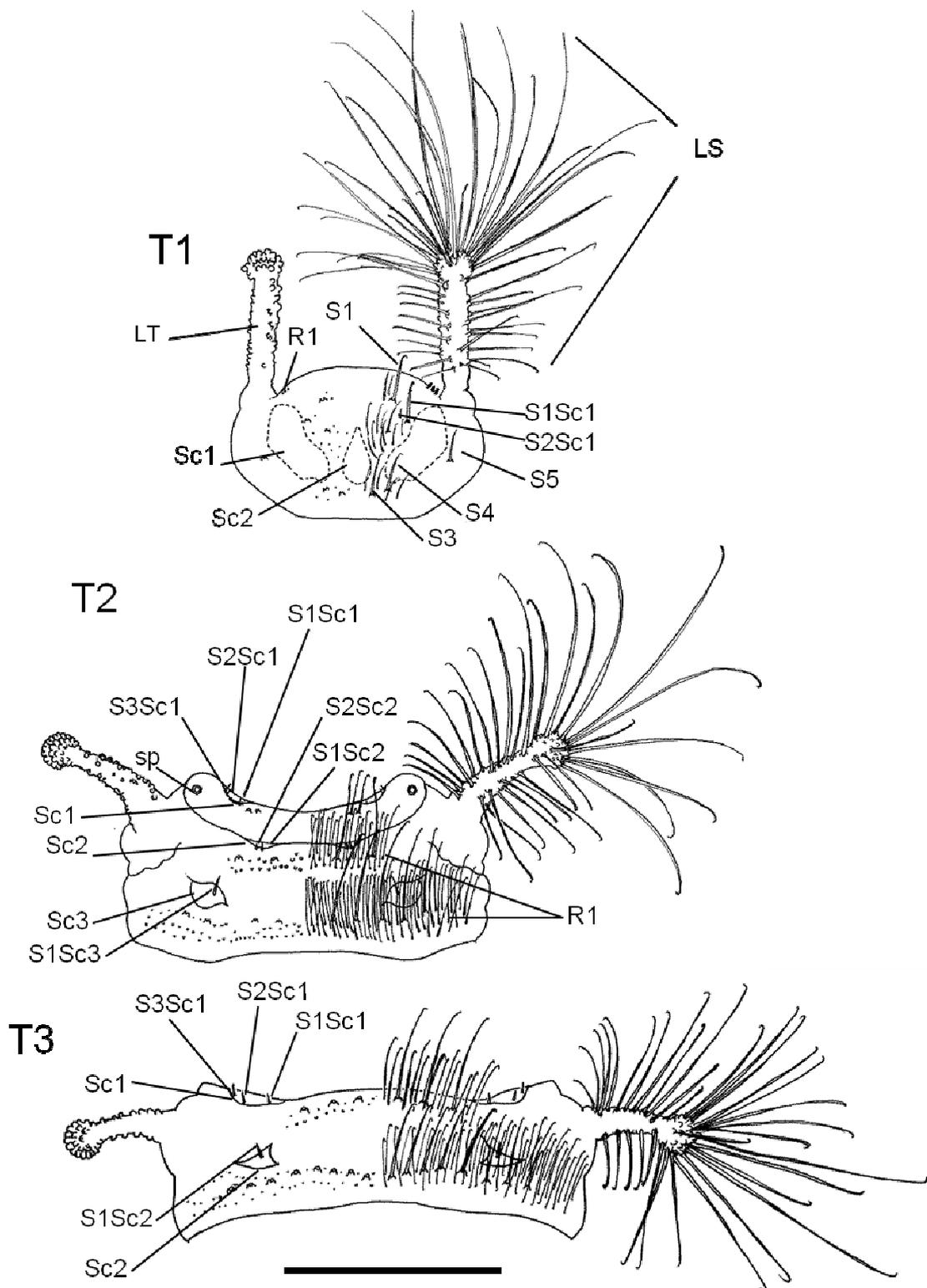


Figura 2. Protórax, mesotórax e metatórax da larva de terceiro instar de *Leucochrysa* (*N.*) cf. *cruentata*. Tx = segmento torácico; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; Sx = cerda primária; Scx = esclerito; SxScx = cerda associada ao esclerito; sp = espiráculo; R1 = fileira de cerdas (escala 1 mm).

Cerdas R1 presentes na região anterior. Quatro cerdas secundárias entre o par de cerdas S1 e cerca de 10 cerdas secundárias entre os escleritos Sc1 e Sc2, todas lisas, finas, com ponta em forma de gancho. Entre as cerdas S3 e S4, um conjunto de seis cerdas secundárias menores, com ponta em forma de gancho. Pernas protorácicas de cor creme, com ponto negro na base da coxa e borda basal do trocânter escura.

Mesotórax (T2): subsegmento anterior com quatro cerdas de tamanho médio entre os espiráculos. Espiráculo circular transparente com peritrema levemente elevado. Esclerito Sc1 com três cerdas associadas pequenas, lisas e pontiagudas; duas na extremidade lateral externa (S1Sc1 e S2Sc1), dentro do esclerito, e uma interna (S3Sc1), na borda do esclerito. Tubérculos laterais robustos menores que a metade da largura do segmento, com cerca de 50 cerdas apicais, 70 cerdas laterais e 10 cerdas basais. Esclerito Sc2 triangular, com um par de cerdas pequenas associadas pontiagudas, localizadas ao centro da margem posterior. Fileira (R1) anterior ao Sc3 com cerca de 40 cerdas, lisas com ponta em forma de gancho, das quais quatro robustas partindo de chalaza concentradas abaixo dos escleritos Sc2. Esclerito Sc3 largo (elíptico), com uma única cerda associada, pequena, próxima à margem anterior. Na região posterior do segmento, abaixo do Sc3, fileira (R1) posterior com cerca de 110 cerdas lisas com ponta em forma de gancho, entre elas, 10 cerdas robustas partindo de chalaza. Pernas mesotorácicas com mesmo padrão das protorácicas.

Metatórax (T3): tubérculos laterais de tamanho  $\sim \frac{1}{4}$  da largura do segmento, com cerca de 50 cerdas apicais (robustas e longas), 60 cerdas laterais (robustas e longas ou médias) e cinco cerdas médias basais. Esclerito Sc1 com S1Sc1 na margem interna; S2Sc1 e S3Sc1 junto à margem externa. Fileira (R1) anterior com 32 cerdas lisas com ponta em forma de gancho, dentre as quais seis robustas partindo de chalaza. Fileira (R1) posterior com aproximadamente 100 cerdas lisas com ponta em forma de gancho, das quais 16 partindo de chalaza bem desenvolvida. Esclerito Sc2 triangular, com S1Sc2 na parte interna. Pernas metatorácicas com mesmo padrão das demais.

*Abdome* (Figs. 3 - 5). Dorso e ventre creme, sem manchas. Tegumento dorsal coberto por espínulas convexas, em forma de cúpula. Cerdas dos tubérculos laterais longas ou médias, lisas com ponta em forma de gancho, de coloração creme, em A2 e A3. De A4 a A7, cerdas longas ou médias, lisas com

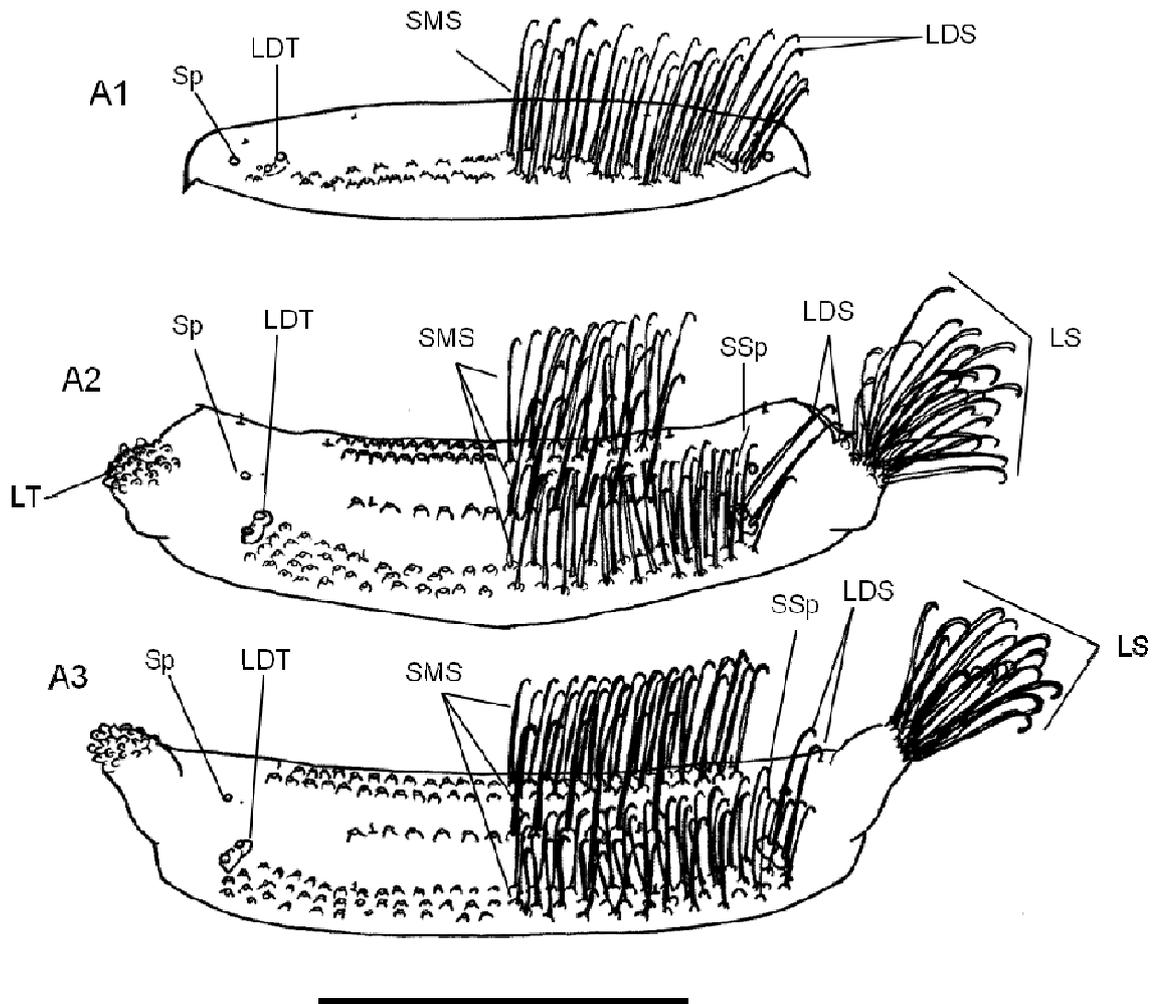


Figura 3. Segmentos abdominais A1-A3 da larva de terceiro instar de *Leucochrysa* (*N.*) *cf. cruentata*. Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo; SMS = cerdas submedianas (escala 1 mm).

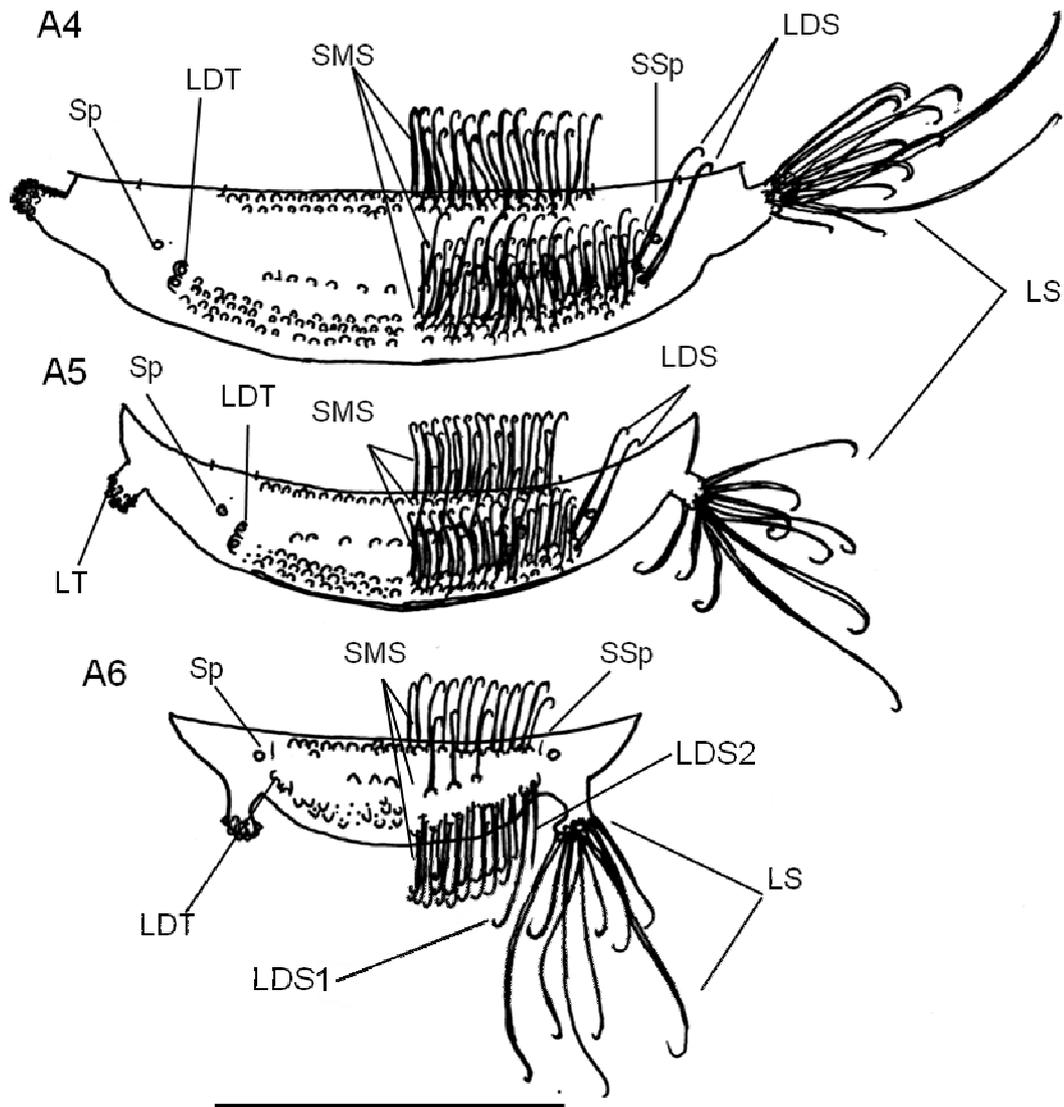


Figura 4. Segmentos abdominais A4-A6 da larva de terceiro instar de *Leucochrysa* (N.) cf. *cruentata*. Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo; SMS = cerdas submedianas (escala 1 mm).

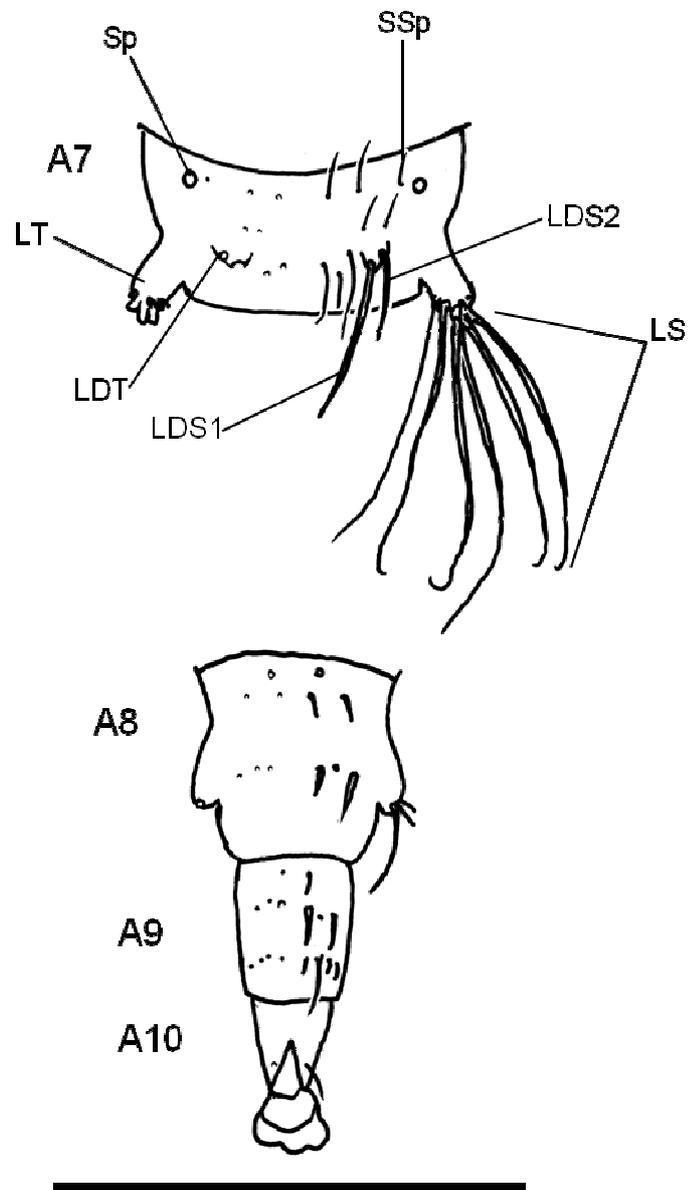


Figura 5. Segmentos abdominais A7-A10 da larva de terceiro instar de *Leucochrysa* (N.) cf. *cruentata*. Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo (escala 1 mm).

ponta em forma de gancho, de coloração creme, e entre estas, cerdas robustas (mais longas que em A2 e A3), lisas com ponta em forma de gancho, de coloração castanha. Espiráculos circulares não elevados e transparentes em A1-A8, com cerdas associadas presentes em A2-A8. Tubérculo látero-dorsal com base esclerotizada e com cerdas (LDS) do mesmo tamanho em A2-A5, mas variando no tamanho em A6 e A7. Cerdas submedianas transversais (SMS) lisas com ponta em forma de gancho. Cerdas ventrais lisas e pontiagudas.

A1: tubérculo lateral ausente. Espiráculo transparente não elevado, sem cerda associada. Tubérculo látero-dorsal com duas cerdas longas de tamanho subigual, com ponta em forma de gancho, e microcerda entre ambas. Dois pares de microcerdas (2+2) na margem anterior do segmento, a primeira alinhada com o espiráculo e a segunda mais próxima da metade da fileira de cerdas SMS. Uma única fileira de cerdas submedianas entre os tubérculos látero-dorsais, com cerca de 50 cerdas, algumas das quais partindo de chalaza.

A2-A6: dois pares de microcerdas (2+2) na margem anterior do segmento, a primeira alinhada com o espiráculo e a segunda mais próxima da extremidade da fileira anterior de SMS. Um par de microcerdas associadas à fileira mediana de SMS, próximas a sua extremidade, e um par de microcerdas associadas à fileira posterior de SMS, alinhadas com as microcerdas da fileira mediana.

A2: tubérculo lateral papiliforme, com cerca de 40 cerdas longas ou médias, concentradas na porção dorsal anterior. Tubérculos látero-dorsais com cerdas LDS longas com ponta em forma de gancho de tamanho subigual e intercaladas por uma microcerda. Cerda associada ao espiráculo (SSp) pequena, lisa e pontiaguda. Fileira anterior de cerdas SMS com 44, mediana com 12 e posterior com cerca de 70 cerdas, todas de tamanho médio partindo de chalaza.

A3: tubérculo lateral papiliforme, com 40 cerdas longas ou médias, concentradas na porção ântero-dorsal. Cerda associada ao espiráculo (SSp) pequena e pontiaguda. Fileira anterior de cerdas SMS com cerca de 50, mediana com 12 e posterior com cerca de 80 cerdas de tamanho médio, todas partindo de chalaza, com exceção de algumas na fileira posterior. Tubérculo látero-dorsal com LDS de tamanho subigual, lisas com ponta em forma de gancho, e com uma microcerda intercalando-as.

A4: tubérculos laterais papiliformes levemente alongados, com cerca de 40 cerdas longas ou médias, com ponta em forma de gancho, e longas robustas,

pontiagudas, concentradas na porção ântero-dorsal. Cerda associada ao espiráculo (SSp) pequena e pontiaguda. Tubérculo látero-dorsal com duas LDS de tamanho subigual, ambas lisas e com ponta em forma de gancho, intercaladas por uma microcerda. Fileira anterior de cerdas SMS com cerca de 50, mediana com 12 e posterior com cerca de 100 cerdas, todas médias partindo de chalaza, com exceção de algumas na fileira posterior.

A5: tubérculos laterais digitiformes curtos, com 6 a 8 cerdas robustas, longas, lisas, pontiagudas, e 26 cerdas médias com ponta em forma de gancho na lateral. Tubérculo látero-dorsal com duas cerdas LDS de tamanho subigual e com uma microcerda entre ambas. Cerda associada ao espiráculo (SSp) pequena e pontiaguda. Fileira anterior de cerdas SMS com 38, mediana com 8-10 e posterior com 56 cerdas, todas de tamanho médio partindo de chalaza, com exceção de algumas na fileira posterior.

A6: tubérculos laterais digitiformes curtos dirigidos para trás, com 22 cerdas, seis robustas pontiagudas e 16 médias com ponta em forma de gancho. Cerda associada ao espiráculo (SSp) pequena e pontiaguda. Tubérculo látero-dorsal com cerda LDS1 grande, robusta, lisa com ponta em forma de ganho, e LDS2 um pouco menor, lisa pontiaguda, ambas intercaladas por uma microcerda. Fileira anterior com 24 cerdas SMS, mediana com 6-8 e posterior com 57, todas médias partindo de chalaza, exceto algumas na fileira posterior.

A7: tubérculos laterais digitiformes dirigidos para trás, mais curtos que em A6, com seis cerdas robustas e 10 cerdas de comprimento médio, todas lisas e pontiagudas. Cerda associada ao espiráculo pequena e pontiaguda. Um par de microcerdas na margem anterior do segmento. Duas fileiras de cerdas SMS, anterior com quatro e posterior com 12, todas lisas pontiagudas. Um par de microcerdas próximas à segunda cerda da fileira SMS posterior. Tubérculo látero-dorsal com LDS1 longa, lisa e pontiaguda, e LDS2 curta (metade da LDS1), lisa e pontiaguda, ambas intercaladas por uma microcerda.

A8: tubérculos laterais pequenos, com três cerdas lisas pontiagudas, duas pequenas e uma grande. Espiráculo circular com cerda associada. Um par de microcerdas anterior associadas à fileira anterior de SMS. Duas fileiras de cerdas (SMS) pequenas, lisas e pontiagudas, ambas com quatro cerdas cada.

A9: um par de cerdas pequenas junto à margem anterior, próximas à linha mediana. Duas fileiras de cerdas transversais lisas e pontiagudas: a primeira com

quatro cerdas intercaladas com um par de poros; a segunda com oito cerdas de tamanhos diferentes, duas das quais maiores que as demais, e par central com um par de microcerdas associadas.

A10: dorso e ventre com mancha castanha. Dorso com quatro cerdas pequenas pontiagudas, concentradas nas laterais do ápice do segmento.

## **Segundo instar**

*Corpo.* Comprimento total  $3,34 \pm 0,304$  mm (Tabela 3). Similar ao terceiro instar, com as seguintes exceções.

*Cabeça.* Comprimento da cápsula cefálica  $0,33 \pm 0,05$  mm; largura da cápsula cefálica  $0,59 \pm 0,020$  mm; comprimento das mandíbulas  $0,44 \pm 0,020$  mm (Tabela 3). Manchas dorsais da cabeça e mandíbulas com coloração castanho-clara, mais fracas que em L3. Segundo segmento do palpo labial com sete cerdas, anelação distal com quatro cerdas, duas longas e duas curtas, anelação basal com duas cerdas. Segmento basal do palpo labial com três cerdas, uma longa, uma curta e uma microcerda. Cerdas flagelares mais compridas que o flagelo. Cinco *stemmata*.

*Tórax.* Protórax (T1): tubérculos laterais ultrapassam os olhos, com 24-30 cerdas apicais e 18-20 cerdas laterais. Apenas duas cerdas entre as cerdas S1, nove cerdas entre os escleritos Sc1 e duas cerdas na fileira abaixo de S3 e S4.

Mesotórax (T2): tubérculos laterais com 18-25 cerdas apicais e cerca de 20 laterais. Segmento anterior com duas cerdas. Sc1 com três cerdas associadas de tamanhos diferentes: S1Sc1 microcerda, S2Sc1 grande e S3Sc1 pequena. Fileira (R1) anterior ao Sc3 com 14 cerdas de tamanhos diferentes, longas, com chalazas grandes, e médias alternadas. Fileira (R1) posterior com 24 cerdas alternadas entre longas com chalazas grandes e médias.

Metatórax (T3): tubérculos laterais com 24-30 cerdas apicais e 14-17 cerdas laterais. Microcerdas associadas aos escleritos menores que nos outros segmentos torácicos. Fileira anterior com oito cerdas, fileira posterior com 32 cerdas, das quais 16 longas partindo de chalaza.

*Abdome.* A2-A4: tubérculos laterais papiliformes; A5-A7: TL digitiformes.

A1: fileira anterior com 18 cerdas submedianas (SMS) entre tubérculos látero-dorsais (LDT).

A2-A3: tubérculos laterais com ~ 14 cerdas laterais (LS); dorso de cada segmento com três fileiras transversais de cerdas submedianas longas, com ponta em forma de gancho: anterior com 12; mediana com seis e posterior com 24 cerdas.

A4: tubérculo lateral com ~ 16 cerdas laterais (LS). Três fileiras de cerdas submedianas: anterior com 14, mediana com seis e posterior com 24 cerdas.

A5: tubérculo lateral com ~ 14 cerdas laterais (LS). Dorso de cada segmento com três fileiras transversais de cerdas submedianas longas: anterior com 10; mediana com seis; posterior com 22 cerdas entre os tubérculos látero-dorsais.

A6-A7: tubérculos laterais com cerca de 10-12 cerdas laterais (LS). Dorso do segmento A6 com três fileiras transversais de cerdas submedianas (SMS): anterior com 12, mediana com seis e posterior com 14 cerdas entre os tubérculos látero-dorsais. Dorso do segmento A7 com duas fileiras transversais de cerdas submedianas (SMS): anterior com quatro cerdas finas e pontiagudas; posterior com seis cerdas pequenas e pontiagudas entre os tubérculos látero-dorsais.

A8: tubérculos laterais pouco desenvolvidos, com uma cerda lateral (LS) pontiaguda. Dorso com uma fileira transversal de quatro cerdas pequenas e pontiagudas.

### **Primeiro instar**

*Corpo.* Comprimento total  $2,31 \pm 0,125$  mm (Tabela 3). Coloração dorsal e ventral creme, sem manchas. Cerdas lisas de coloração castanho-clara, pontiagudas na cabeça e com ponta em forma de gancho no tórax e abdome. Cerdas dos tubérculos laterais (LS) do tórax lisas, curvadas, com ponta em forma de gancho, de coloração castanho-clara. Cerdas do tubérculo lateral (LS) longas, anterior mais curta que as demais nos três segmentos. Cerdas LS abdominais todas lisas, curvadas, com ponta em forma de gancho, em geral a LS anterior é mais longa.

*Cabeça* (Fig. 6). Comprimento da cápsula cefálica  $0,20 \pm 0,007$  mm; largura da cápsula cefálica  $0,39 \pm 0,011$  mm; comprimento das mandíbulas  $0,29 \pm 0,018$  mm (Tabela 3). Manchas intermandibular e frontal com coloração castanho-clara, mais pálidas que nos demais instares. Cinco *stemmata*. Doze cerdas primárias presentes: S1 e S11 longas, demais de tamanho intermediário. Vx com

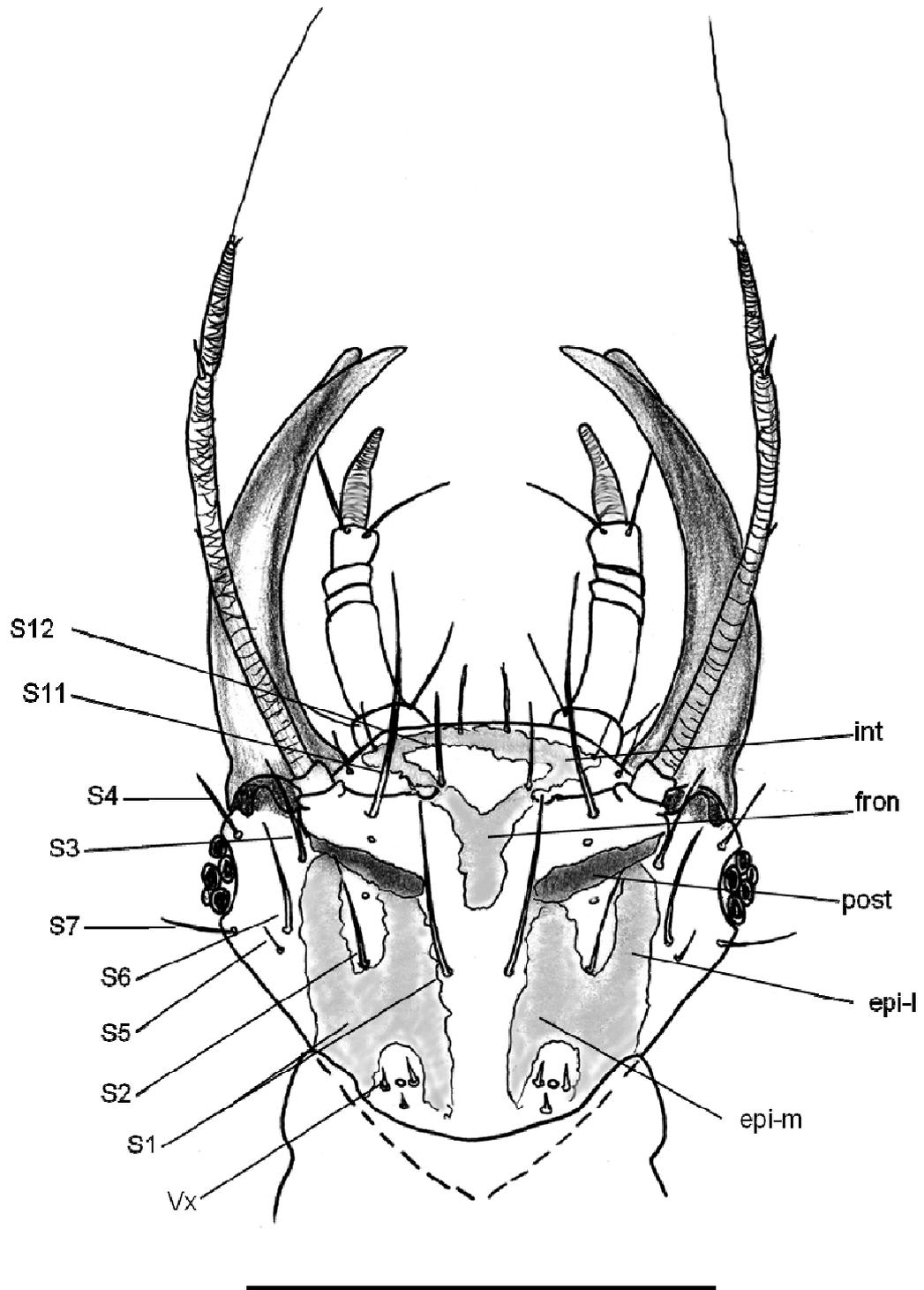


Figura 6. Dorso da cabeça da larva de primeiro instar de *Leucochrysa (N.) cf. cruentata*. epi-l = mancha epicranial lateral; epi-m = mancha epicranial mediana; fron = mancha frontal; int = mancha intermandibular; post = mancha pós-frontal; Vx = três cerdas curtas ao redor de um poro; Sx = cerda primária (escala 0,5 mm).

três pequenas cerdas associadas. Palpos labiais de cor creme; segmento basal com duas cerdas; segundo segmento com quatro anelações, duas cerdas de tamanho médio na anelação distal e demais anelações sem cerdas; segmento terminal rombudo, mais estreito que os demais e com 1/3 do comprimento do segundo segmento. Antenas longas, de cor creme. Escapo sem cerdas. Pedicelo com três cerdas pequenas distribuídas na metade apical; espinho apical desenvolvido. Flagelo com cerda terminal mais comprida que o próprio flagelo, portando espinho apical. Mandíbulas mais compridas que a cabeça, de cor castanho-clara, com uma única cerda lateral. Ápice das maxilas com cerdas pequenas. Cabeça de cor creme ventralmente. Margem ventral do *cranium* e estipes de cor âmbar.

*Tórax* (Fig. 7). Coloração dorsal e ventral creme. Tubérculos laterais creme, esclerotizados e alongados. Escleritos transparentes, visíveis apenas em espécimes clareados. Cerdas do corpo lisas, pontiagudas. Cerdas dos tubérculos laterais longas, lisas, com pontas em forma de gancho, amplamente curvadas, a anterior mais curta que as demais. Pernas com cerdas castanho-claras, sem manchas; garras castanhas; empódio de cor castanho.

Protórax (T1): tubérculos laterais robustos com base intumescida, relativamente curtos, não ultrapassando os olhos, com duas cerdas lisas e pontiagudas, sendo a anterior mais curta que a segunda, e uma microcerda intercalada. Escleritos Sc1 e Sc2 transparentes. Cerda S1Sc1 longa e pontiaguda; S2Sc1 curta, anterior a S1Sc1. Cerda S1 longa, S3, S4, S5 médias, todas pontiagudas; S2 ausente. Fileira de cerdas R1 presente na margem anterior. Tíbias escuras na metade basal.

Mesotórax (T2): subsegmento anterior com espiráculos circulares transparentes, com diâmetro maior que os abdominais. Escleritos Sc1 pequenos, com duas cerdas pequenas associadas (S1Sc1, S2Sc1). Tubérculos laterais com três cerdas apicais, a anterior mais curta, as duas demais longas e encurvadas; microcerda associada à LS central. Escleritos Sc2 com duas cerdas pequenas associadas, S1Sc2 (mais externa) maior que S2Sc2. Esclerito Sc3 com uma cerda pequena associada (S1Sc3). Fileira (R1) anterior ao Sc3 com duas cerdas de comprimento médio; fileira (R1) posterior com quatro cerdas, duas centrais médias e duas laterais longas, partindo de chalaza. Cerdas S1 e S2 ausentes. Trocânter com mancha.

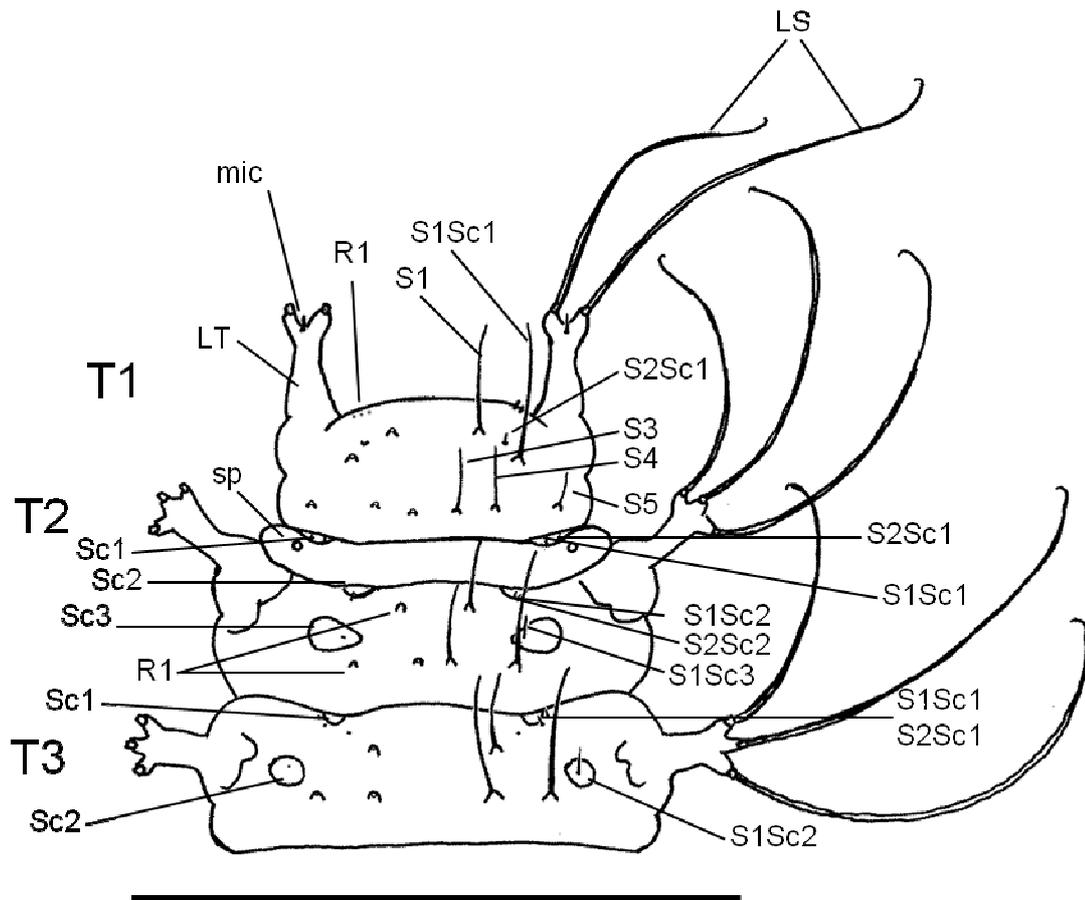


Figura 7. Tórax da larva de primeiro instar de *Leucochrysa (N.) cf. cruentata*. Tx = segmentos torácicos; LT = tubérculo lateral; LS = cerda do tubérculo lateral; mic = microcerda; R1 = fileira de cerdas; Sx = cerda primária; Scx = esclerito; SxScx = cerda associada ao esclerito; sp = espiráculo (escala 1 mm).

Metatórax (T3): tubérculos laterais com três cerdas, sendo a anterior mais curta que as demais, e com uma microcerda associada à LS central. Esclerito Sc1 com dois pares de cerdas pequenas associadas (S1Sc1, S2Sc1). Sc2 com cerda associada (S1Sc2) pequena. Fileira (R1) anterior com duas cerdas medianas. Fileira (R1) posterior com quatro cerdas longas partindo de chalaza.

*Abdome* (Fig. 8). Coloração dorsal e ventral creme, sem manchas. Tubérculos laterais (LT) papiliformes de A2 a A8, cada um com duas cerdas (LS) longas com ponta em forma de gancho. Cerdas SMS em A1-A6 lisas com ponta em forma de gancho. Tubérculos látero-dorsais (LDT) presentes em A1-A7, cada um com duas cerdas (LDS) longas, lisas com ponta em forma de gancho (em A6 e A7 uma cerda é pequena e com ponta reta), castanho-claras, e uma microcerda pontiaguda entre ambas. Espiráculos (Sp) pequenos em A1-A8, com cerda associada (SSp) pequena, lisa e pontiaguda em A2-A8.

A1: uma fileira de quatro cerdas (SMS) longas partindo de chalazas entre os tubérculos látero-dorsais. LDTs com LDS de mesmo tamanho, intercaladas por uma microcerda. Dois pares de microcerdas na margem anterior do segmento, um alinhado ao LDT e outro ao par lateral de SMS.

A2-A5: tubérculos laterais proeminentes dirigidos lateralmente. Dorso de cada segmento com duas fileiras transversais de cerdas submedianas (SMS) longas, curvas: quatro na anterior e duas na posterior, todas partindo de chalaza, entre os tubérculos látero-dorsais. Tubérculo látero-dorsal com duas cerdas grandes de tamanho subigual. Espiráculo com uma cerda associada, pequena e pontiaguda. Um par de microcerdas na margem anterior, alinhadas aos LDT, e um par de microcerdas associadas às extremidades da fileira anterior de SMS.

A6: tubérculos laterais dirigidos posteriormente. Tubérculos látero-dorsais com duas cerdas: LDS1 longa e LDS2 curta, com menos da metade do comprimento da primeira, microcerda entre as LDS. Quatro cerdas SMS na fileira anterior e duas na posterior, todas partindo de chalaza, entre os tubérculos látero-dorsais. Espiráculo com uma cerda associada, pequena e pontiaguda. Um par de microcerdas na margem anterior, alinhadas aos LDT, e um par de microcerdas associadas às extremidades da fileira anterior de SMS.

A7: tubérculos laterais dirigidos posteriormente. Fileira anterior de cerdas SMS composta por seis cerdas pequenas; fileira posterior com duas cerdas pequenas entre os tubérculos látero-dorsais. Tubérculo látero-dorsal com uma

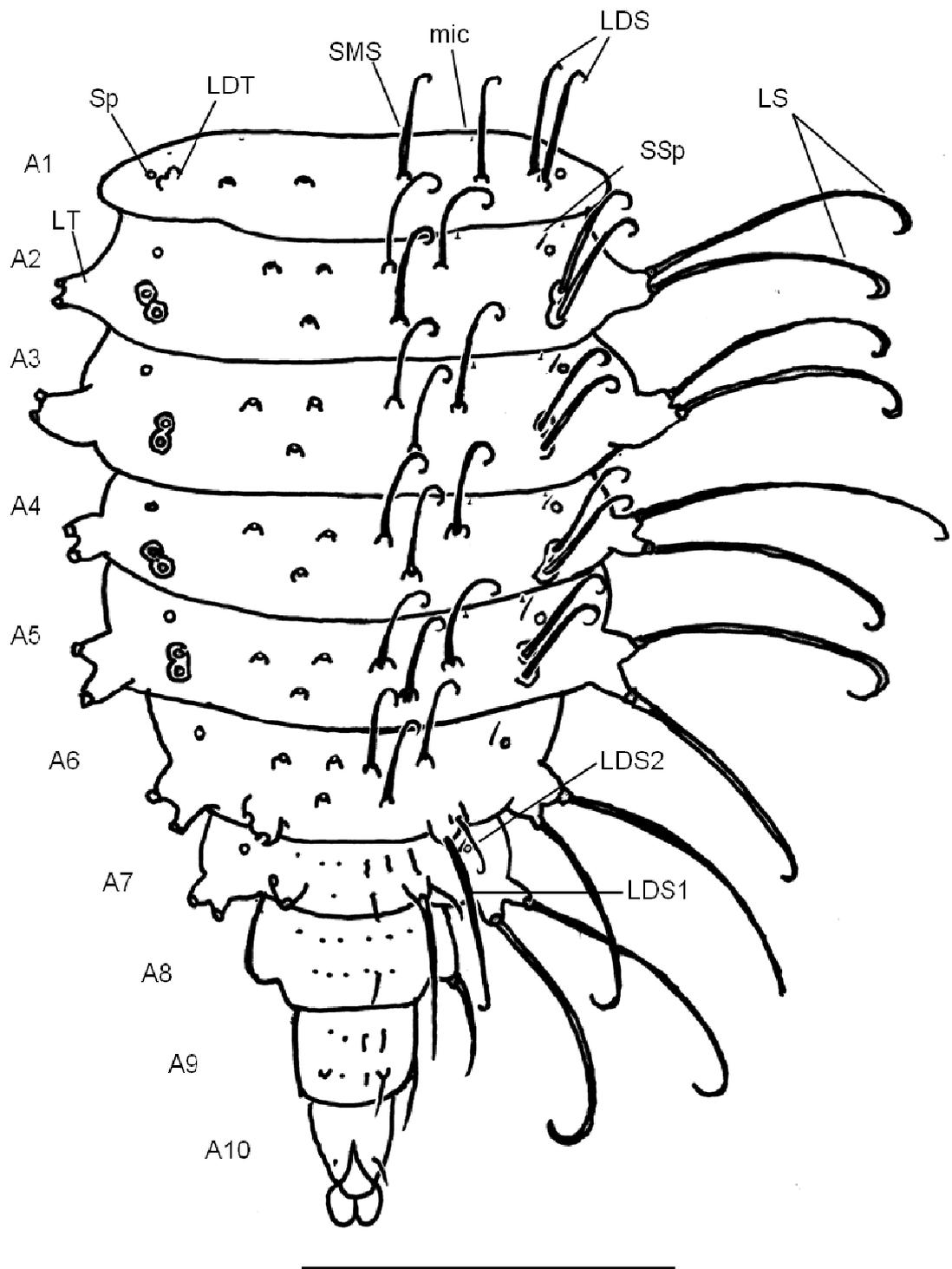


Figura 8. Abdomine da larva de primeiro instar de *Leucochrysa (N.) cf. cruentata*. Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; mic = microcerda; SMS = cerdas submedianas; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo (escala 1mm).

cerda (LDS1) grande, lisa e pontiaguda, e outra (LDS2) pequena, pontiaguda; uma microcerda entre as LDS.

A8: tubérculos laterais com cerda única de tamanho médio, pontiaguda. Espiráculo com peritrema levemente elevado. Dorso com duas fileiras de cerdas SMS, anterior com seis cerdas pequenas; posterior com seis cerdas pequenas, duas das quais um pouco maiores, pontiagudas.

A9: um par de cerdas laterais grandes, retas e pontiagudas, com uma cerda pequena na base. Um par de microcerdas na margem anterior do segmento. Duas fileiras transversais de cerdas pontiagudas: anterior com quatro cerdas pequenas, duas centrais menores que as da extremidade; posterior com quatro cerdas, par das extremidades médio, partindo de chalazas, e par central pequeno.

A10: um par de cerdas médias na extremidade.

#### 4.2. Descrição dos instares larvais de *Leucochrysa (Nodita) cf. paraquaria* (Navás, 1929)

**Diagnose larval.** O segundo e terceiro instares de *L. (N.) cf. paraquaria* podem ser identificados pelas manchas dorsais da cabeça: epicraniais estreitas com seção lateral ausente, estendendo-se da base da cabeça até a união com as pós-frontais. Pós-frontais estendendo-se da base das antenas até a união com as epicraniais medianas. Intermandibular estreita, em geral não contínua com a frontal; frontal em forma de 'Y'. Cerdas dos tubérculos laterais torácicos e abdominais longas, microsserrilhadas, com ponta em forma de gancho. Primeiro instar pode ser reconhecido pela cerda anterior do tubérculo lateral torácico menor, serrilhada, transparente, enquanto as demais LS são microsserrilhadas e escuras.

#### **Terceiro instar**

*Corpo.* Comprimento total  $7,43 \pm 0,56$  mm (Tabela 4). Coloração dorsal e ventral creme; manchas da cabeça e das pernas marrom-escuras, ventrais marrom-claras. Cerdas variando de creme a âmbar, mais escuras nos tubérculos laterais do tórax e abdome. Cerdas dos tubérculos longas, microsserrilhadas com ponta em forma de gancho, lisas com ponta em forma de gancho ou lisas pontiagudas. Corpo regularmente coberto por espínulas pontiagudas.

Tabela 4. Dimensões das larvas de *Leucochrysa (Nodita) cf. paraquaria* (n = 10).

Parâmetro	1º instar		2º instar		3º instar	
	$\bar{x} \pm EP$ (mm)	Intervalo de variação	$\bar{x} \pm EP$ (mm)	Intervalo de variação	$\bar{x} \pm EP$ (mm)	Intervalo de variação
Comprimento total	2,42 ± 0,276	1,82 - 2,75	4,86 ± 0,304	4,37 - 4,99	7,43 ± 0,566	6,08 - 8,26
Comprimento da mandíbula	0,44 ± 0,048	0,30 - 0,48	0,77 ± 0,009	0,76 - 0,78	1,26 ± 0,033	1,21 - 1,33
Comprimento da cápsula cefálica	0,33 ± 0,015	0,29 - 0,35	0,48 ± 0,033	0,43 - 0,52	0,63 ± 0,027	0,57 - 0,67
Largura da cápsula cefálica	0,44 ± 0,037	0,34 - 0,48	0,70 ± 0,015	0,69 - 0,72	1,09 ± 0,025	1,04 - 1,12

*Cabeça* (Fig. 9). Comprimento da cápsula cefálica  $0,63 \pm 0,027$  mm; largura da cápsula cefálica  $1,09 \pm 0,025$  mm; comprimento das mandíbulas  $1,26 \pm 0,033$  mm (Tabela 4). Dorso ocre-claro, com manchas marrom-escuras. Manchas epicraniais estreitas, com seção lateral ausente, estendendo-se da base da cabeça até a união com as pós-frontais. Manchas pós-frontais mais escuras do que as demais, estendendo-se da base das antenas até a união com as epicraniais medianas. Mancha intermandibular ocupa todo o espaço entre as mandíbulas, em geral separada da frontal, podendo às vezes encontrar-se marginalmente. Mancha frontal em forma de 'Y'. Mancha genal estreita, da base lateral do cérvix até os olhos, visível em vista dorsal. Tegumento ao redor dos olhos sem manchas; olhos pretos com seis *stemmata*. Mandíbulas e maxilas castanho-escuras, mais longas que a largura da cabeça. Uma cerda lateral na base da maxila. Cerdas dorsais da cabeça, incluindo as cerdas primárias, lisas e pontiagudas. S1-S12 presentes, S1 e S11 longas, demais de tamanho médio. Três pares de poros: basal (Vx) próximo ao cérvix, com três cerdas associadas; intermediário na margem lateral da mancha epicranial, na altura da base da S1; apical na margem posterior dos braços do Y da mancha frontal. Região intermandibular com seis cerdas laterais à base das antenas. Palpos labiais de coloração creme: segmento basal com duas cerdas ventrais, uma muito longa na lateral interna e outra na lateral externa com cerca de 1/3 do tamanho daquela, além de uma microcerda na base ventral; segundo segmento com oito anelações portando nove cerdas, três no anel basal, duas nos anéis intermediários e quatro no anel distal, alargado no ápice; segmento terminal com o mesmo comprimento do último anel do segundo segmento, levemente achatado lateralmente. Antenas mais finas que os palpos labiais. Escapo creme, quase transparente, não manchado, com leve escavação na lateral externa. Pedicelo com anelações estreitando em direção apical, base creme, ápice âmbar-claro. Flagelo mais fino e mais escuro que o pedicelo, com microcerda na base e cerda apical com aproximadamente  $\frac{1}{2}$  do comprimento do flagelo. Espinhos no ápice do pedicelo e do flagelo pequenos. Clípeo transparente, pouco pronunciado. Depressões tentoriais pouco escavadas.

Ventre da cabeça creme-claro, com uma mancha grande marrom-clara na região mesial posterior e outra na região lateral (*cranium*), próxima aos olhos, além da mancha genal marrom-escura. Metade anterior e extremidade posterior

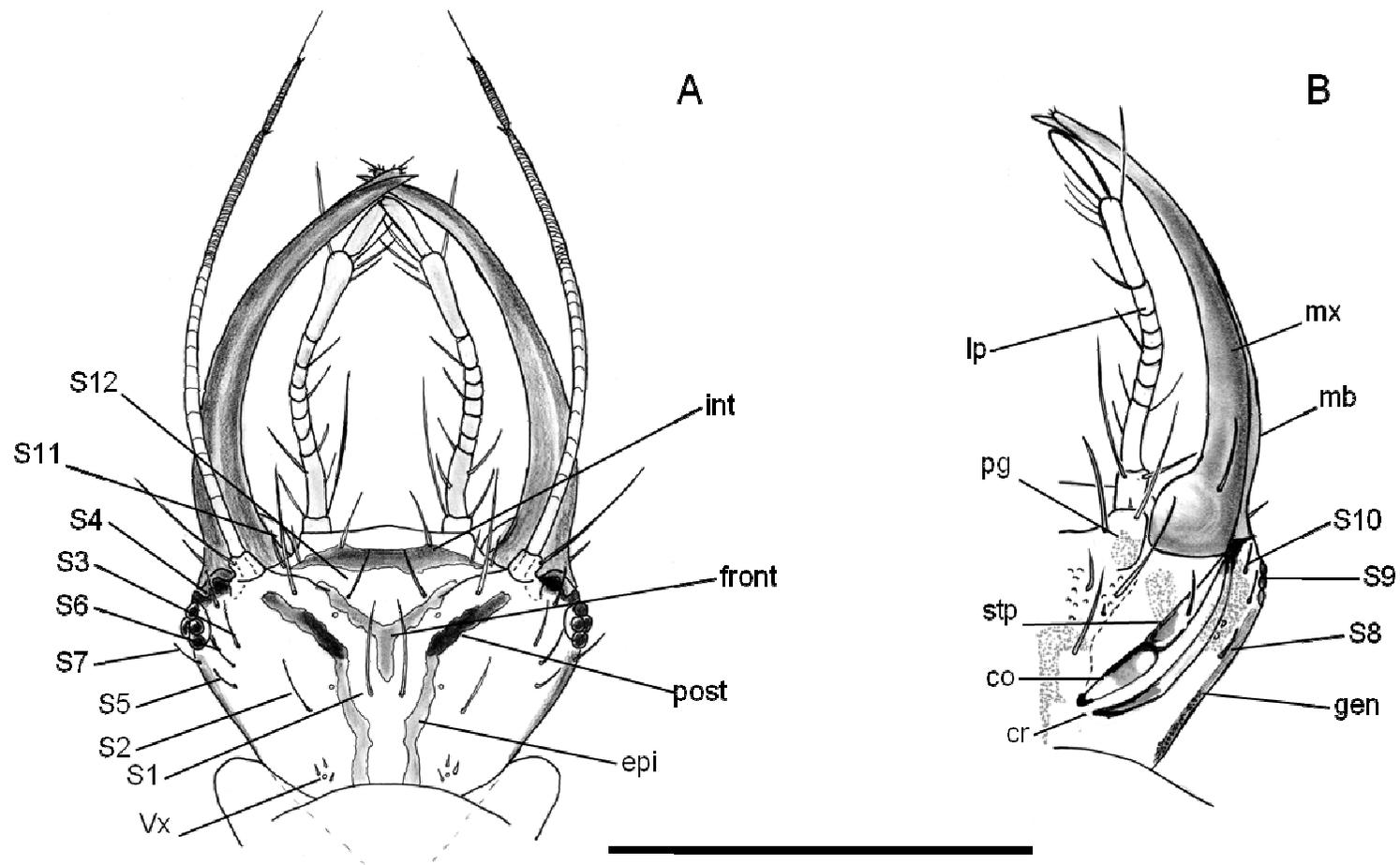


Figura 9. Dorso (A) e ventre (B) da cabeça da larva de *Leucochrysa (Nodita) cf. paraquaria* (terceiro instar). epi = mancha epicranial; front = mancha frontal; int = mancha intermandibular; post = mancha pós-frontal; gen = mancha genal; mx = maxila; mb = mandíbula; cr = margem ventral do crânio; co = cardo; stp = estipe; pg = palpíger; lp = palpo labial; Vx = três cerdas curtas ao redor de um poro; S1-S12 = cerdas primárias (escala 1mm).

do cardo marrom-escuros, assim como a margem ventral do *cranium* e margem lateral interna do estipe. Palpíger com mancha marrom-clara na base, às vezes desbotada. Cardo mais largo que o estipe. Cerdas ventrais da cabeça lisas e pontiagudas, de cor creme-claro. Cerdas primárias S8, S9 e S10 de tamanho subigual, menores que as demais cerdas ventrais. Palpíger com duas cerdas, a maior na lateral externa e a menor na lateral interna. Estipe com uma cerda de tamanho médio. Três pares de cerdas de tamanho variável, médio a longo, abaixo do palpíger. Um par de poros no *cranium*, próximo a sua margem ventral, na altura da cerda S8. Cérvix com 1+1 manchas grandes, marrom-escuros, em linha com a base do cardo e 1+1 manchas pequenas, marrom-escuros, lateralmente, quase em linha com as manchas genais.

*Tórax* (Fig. 10). Coloração creme dorsal e ventralmente, manchas ventrais marrom-claras. Tegumento dorsal coberto por espínulas pontiagudas, ventral sem espínulas. Tubérculos laterais com bases esclerotizadas, apresentando espínulas somente na base. Cerdas dos tubérculos laterais longas e robustas, microscerrilhadas, pontiagudas ou com ponta em forma de gancho, ou médias, lisas ou microscerrilhadas, com ponta em forma de gancho, distribuídas espaçadamente na porção dorsal do tubérculo e em forma de leque no ápice.

Protórax (T1): dorso sem manchas. Um par de manchas látero-ventrais junto às manchas laterais do cérvix; duas manchas ventrais mesiais, entre as coxas. Tubérculos laterais longos, ultrapassando a metade das mandíbulas, quase tão longos quanto a largura do protórax, com cerca de 50 cerdas, ~24 apicais e ~26 laterais. Intumescimento da base do tubérculo ultrapassa a base das coxas. Escleritos transparentes, visíveis apenas no microscópio. Escleritos dorsais (Sc1) alongados, de forma irregular, ocupando boa parte das regiões laterais. Esclerito Sc2 oblongo, ocupando a região mesial posterior do protórax. Cerdas primárias lisas; S1, S3 e S4 com ponta em forma de gancho, S5 pontiaguda, S2 ausente. Duas cerdas associadas ao esclerito Sc1: S1Sc1 similar à S1, S2Sc1 pequena e pontiaguda. Cerdas R1 presentes na margem lateral anterior. Cerca de quatro a seis cerdas entre os escleritos Sc1 e Sc2, todas lisas e pontiagudas. Pernas protorácicas: tarso e tíbia com cerdas escuras; listra marrom-escura na base externa da tíbia; fêmur com mancha externa na metade do comprimento; coxa com uma mancha anterior e duas posteriores; base do fêmur com pequena mancha junto ao trocânter.

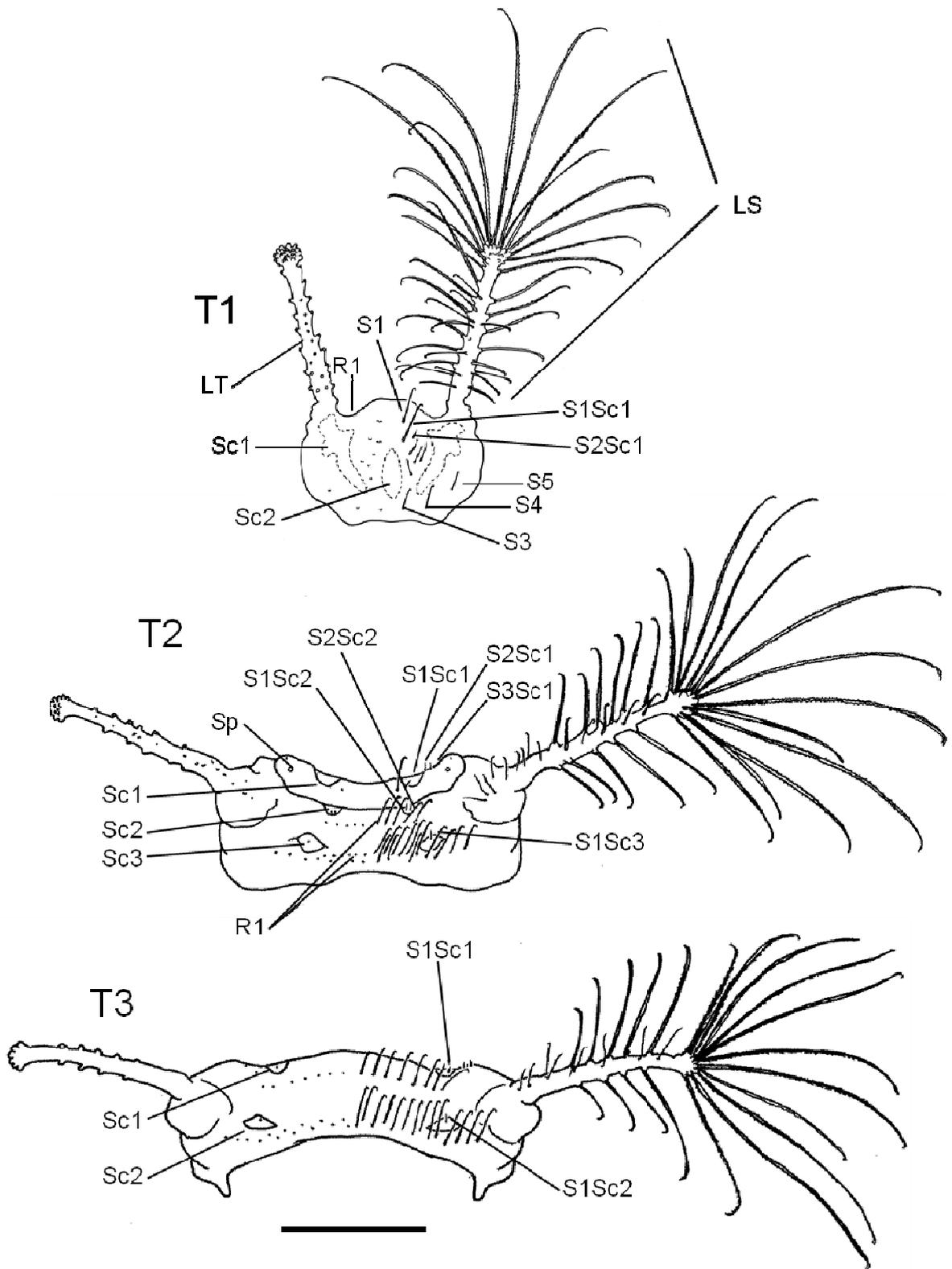


Figura 10. Protórax, mesotórax e metatórax da larva de terceiro instar de *Leucochrysa* (*N.*) cf. *paraquaria*. Tx = segmento torácico; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; Sx = cerda primária; Scx = esclerito; SxScx = cerda associada ao esclerito; Sp = espiráculo; R1 = fileira de cerdas (escala 1mm).

Mesotórax (T2): dorso sem manchas; ventre com quatro a seis manchas mesiais marrom-claras, entre as coxas. Subsegmento anterior com microcerda próxima ao espiráculo. Espiráculo circular, transparente, não elevado. Esclerito Sc1 com três cerdas associadas pequenas, lisas e pontiagudas. Duas cerdas lisas com ponta em forma de gancho entre os escleritos. Subsegmento posterior com tubérculos laterais longos, correspondendo a  $\frac{3}{4}$  da largura do mesotórax, cada um com 18 cerdas apicais (14 longas, quatro médias), 22 laterais (10 longas, 12 médias) e seis cerdas basais pequenas. Esclerito Sc2 com um par de cerdas pequenas associadas pontiagudas, no centro da margem posterior. Fileira (R1) anterior com 10 cerdas, lisas com ponta em forma de gancho. Escleritos Sc3 com uma única cerda pequena próxima à margem anterior. Fileira (R1) posterior com 26 cerdas lisas com ponta em forma de gancho. Pernas com o mesmo padrão das protorácicas, com maior extensão das manchas nos fêmures.

Metatórax (T3): ventre com quatro a seis manchas mesiais, entre as coxas. Tubérculos laterais longos, cada um com 23 cerdas apicais (16 robustas e sete médias), 18 cerdas laterais (10 robustas e oito médias) e seis cerdas basais pequenas; cerdas longas microscerrilhadas com ponta em forma de gancho; cerdas médias lisas ou microscerrilhadas com ponta em forma de gancho. Escleritos Sc1 com S1Sc1 pequena, lisa e pontiaguda, próximo à margem posterior; S2Sc1 ausente. Um par de cerdas pequenas junto à margem anterior do segmento, entre a base do tubérculo e o esclerito Sc1. Fileira (R1) anterior com 14 cerdas lisas com ponta em forma de gancho. Escleritos Sc2 com S1Sc2 na parte interna. Fileira (R1) posterior com 28 cerdas lisas com ponta em forma de gancho. Pernas metatorácicas com mesmo padrão das mesotorácicas.

*Abdome* (Figs. 11 - 13). Dorso e ventre de cor creme; manchas ventrais marrom-claras. Tegumento dorsal coberto por espínulas pontiagudas. Cerdas dos tubérculos laterais longas, microscerrilhadas e com ponta em forma de gancho, ou médias, lisas com ponta em forma de gancho. Cerdas submedianas dos segmentos abdominais lisas com ponta em forma de gancho. Cerdas ventrais lisas e pontiagudas. Espiráculos circulares, transparentes, não elevados, com cerdas associadas em A2-A8. Tubérculo látero-dorsal com base esclerotizada e cerdas de tamanho variado.

A1: tubérculo lateral ausente. Espiráculo transparente, não elevado, sem cerda associada. Tubérculo látero-dorsal com duas cerdas, LDS1 mais longa do

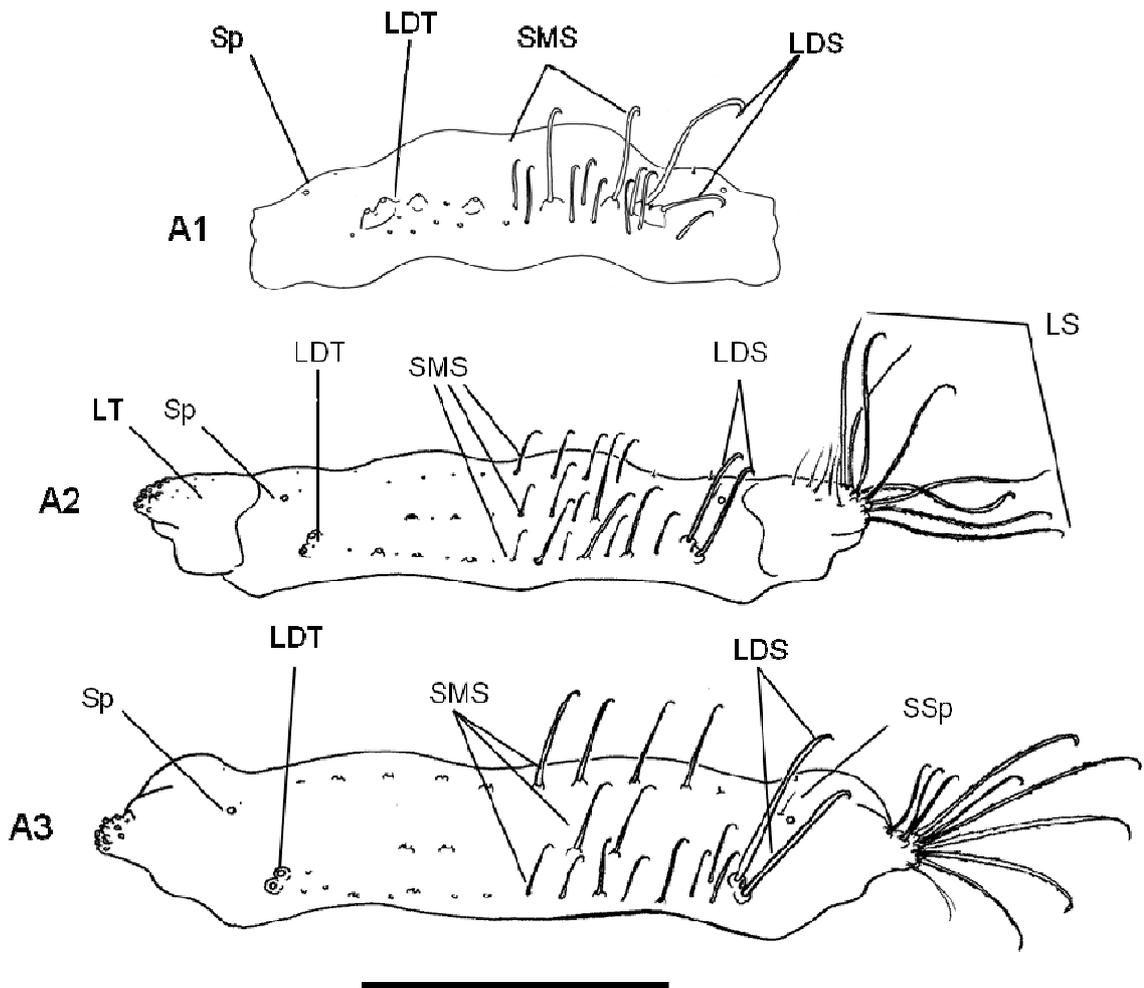


Figura 11. Segmentos abdominais A1-A3 da larva de terceiro instar de *Leucochrysa* (N.) cf. *paraquaria*. Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; Sp = espiráculo; SSp = cerca associada ao espiráculo; SMS = cerdas submedianas (escala 1 mm).

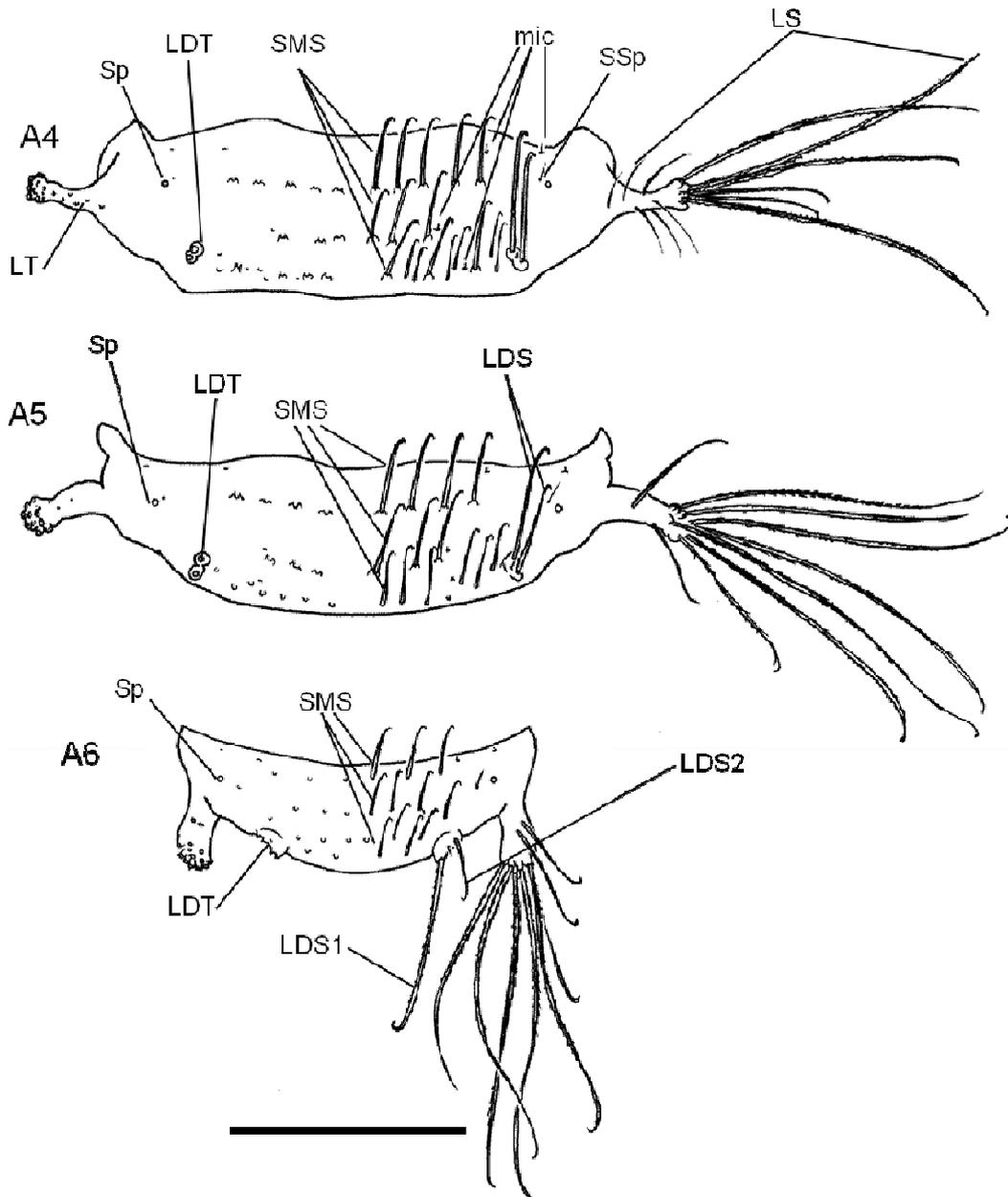


Figura 12. Segmentos abdominais A4-A6 da larva de terceiro instar de *Leucochrysa* (N.) cf. *paraquaria*. Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; mic = microcerda; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo; SMS = cerdas submedianas (escala 1 mm).

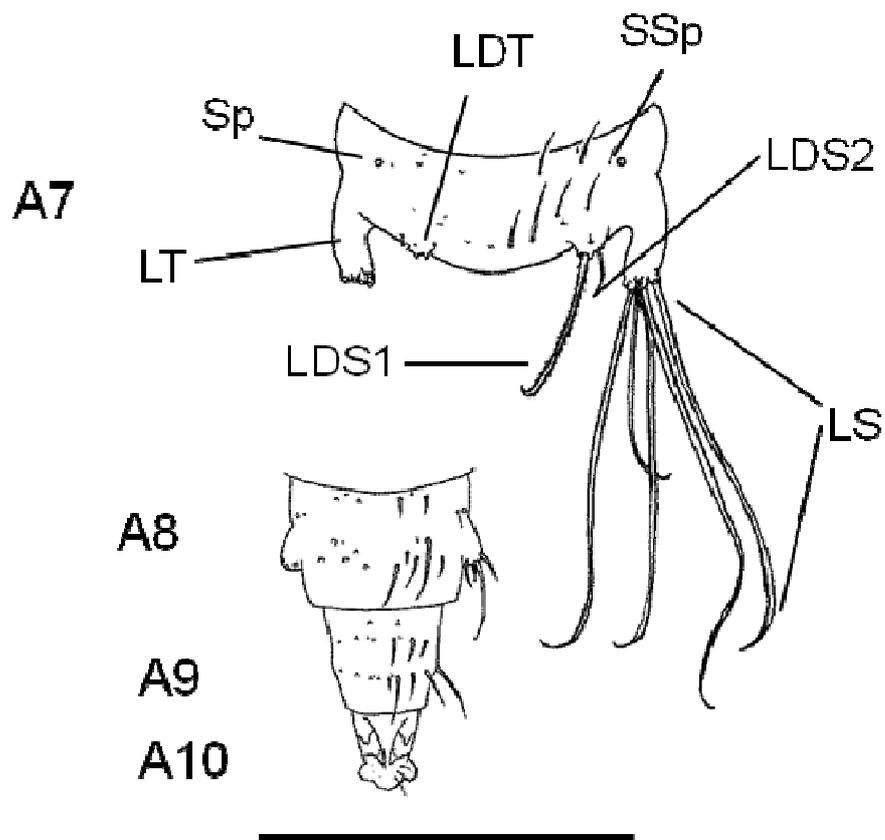


Figura 13. Segmentos abdominais A7-A10 da larva de terceiro instar de *Leucochrysa* (*N.*) cf. *paraquaria*. Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo (escala 1 mm).

que LDS2, de tamanho médio, e uma microcerda entre ambas. Uma fileira transversal de cerdas submedianas com 21-23 cerdas, distribuídas da seguinte forma: quatro cerdas de tamanho grande partindo de chalaza, intercaladas por cinco conjuntos de três cerdas médias entre os tubérculos látero-dorsais, além de um par de cerdas externamente aos tubérculos. Um par (1+1) de microcerdas próximas à margem anterior do segmento, mesiais em relação aos espiráculos.

A2: ventre com duas manchas mesiais castanho-claras. Tubérculos laterais papiliformes, com 14-18 cerdas apicais e laterais, microsserrilhadas com ponta em forma de gancho, e cerca de seis cerdas pequenas, lisas pontiagudas, na base, concentradas na porção dorsal anterior. Tubérculos látero-dorsais com cerda LDS1 um pouco maior que LDS2, ambas lisas com ponta em forma de gancho, intercaladas por uma microcerda. Cerda associada ao espiráculo (SSp) lisa pontiaguda. Dois pares de microcerdas (2+2) na margem anterior do segmento: a primeira alinhada com o espiráculo e a segunda mais próxima à extremidade da fileira anterior de SMS. Fileira anterior de SMS com oito cerdas médias; fileira mediana com oito cerdas de tamanhos diferentes, sendo as das extremidades mais longas, partindo de chalaza, e as mais internas menores. Fileira posterior com 14 cerdas: seis longas, partindo de chalaza, intercaladas por oito médias.

A3: ventre com duas manchas mesiais castanho-claras. Tubérculos laterais papiliformes, com 14-18 cerdas apicais e laterais (oito longas e quatro médias), microsserrilhadas com ponta em forma de gancho, e cerca de seis cerdas pequenas, lisas com ponta em forma de gancho, na base, concentradas na porção dorsal anterior. Cerda associada ao espiráculo pequena e pontiaguda. Dois pares de microcerdas (2+2) na margem anterior do segmento, a primeira alinhada com o espiráculo e a segunda mais próxima à extremidade da fileira anterior de SMS. Fileira anterior com oito cerdas de mesmo tamanho, todas partindo de chalaza; fileira mediana composta por quatro cerdas de mesmo tamanho, partindo de chalaza; fileira posterior com 14 cerdas de tamanho subigual, as maiores partindo de chalaza. Tubérculo látero-dorsal com LDS1 pouco maior que LDS2, ambas lisas com ponta em forma de gancho, e microcerda entre ambas.

A4: tubérculos laterais digitiformes longos, com cerca de seis cerdas longas robustas, microsserrilhadas, com ponta em forma de gancho, seis a 10

cerdas médias, microscerrilhadas, com ponta em forma de gancho, e quatro cerdas pequenas, lisas com ponta em forma de gancho, na base. Cerda associada ao espiráculo pequena e pontiaguda. Dois pares de microcerdas (2+2) na margem anterior do segmento, a primeira alinhada com o espiráculo e a segunda mais próxima do começo da fileira anterior de SMS; um par de microcerdas nas extremidades da fileira mediana de SMS; um par de microcerdas na fileira posterior de SMS, próximas ao terceiro par de cerdas a partir das extremidades. Tubérculo látero-dorsal com LDS1 pouco maior que LDS2, ambas lisas com ponta em forma de gancho, intercaladas por uma microcerda. Fileira transversal anterior com 10 cerdas do mesmo tamanho, todas partindo de chalaza; fileira mediana com seis cerdas, as duas centrais um pouco menores em relação às demais, todas partindo de chalaza; fileira posterior com 16 cerdas, seis maiores partindo de chalaza, intercaladas com pares de cerdas menores.

A5: tubérculos laterais digitiformes, com oito cerdas robustas, longas, microscerrilhadas com ponta em forma de gancho, e nove cerdas médias com ponta em forma de gancho ou pontiagudas. Tubérculo látero-dorsal com LDS1 pouco maior que LDS2 e microcerda intercalada. Cerda associada ao espiráculo pequena e pontiaguda. Dois pares de microcerdas (2+2) na margem anterior do segmento, a primeira alinhada com o espiráculo e a segunda mais próxima do começo da fileira anterior de SMS; um par (1+1) de microcerdas nas extremidades da fileira mediana de SMS; um par de microcerdas junto aos terceiros pares de cerdas da fileira posterior de SMS. Fileira anterior de SMS com oito cerdas de tamanho médio, partindo de chalaza; fileira mediana com seis cerdas médias, partindo de chalaza; fileira posterior com 14 cerdas médias, algumas partindo de chalaza.

A6: tubérculos laterais digitiformes direcionados para a região posterior, com 12 cerdas microscerrilhadas com ponta em forma de gancho: seis longas, robustas, e seis a sete médias. Cerda associada ao espiráculo pequena e pontiaguda. Tubérculo látero-dorsal com cerda LDS1 longa e robusta, microscerrilhada, e LDS2 pequena e lisa, ambas com ponta em forma de gancho e intercaladas por uma microcerda. Dois pares de microcerdas (2+2) na margem anterior do segmento, a primeira alinhada com o espiráculo e a segunda mais próxima do começo da fileira anterior de SMS. Fileira anterior com seis cerdas de

tamanho médio; fileira mediana com seis cerdas médias; fileira posterior com 16 cerdas médias entre os tubérculos látero-dorsais.

A7: tubérculos laterais digitiformes direcionados posteriormente, mais curtos que em A6. Tubérculo lateral com seis cerdas longas, robustas e microsserrilhadas, e de cinco a nove cerdas de comprimento médio. Cerdas associadas ao espiráculo pequena e pontiaguda. Um par de microcerdas anteriores associadas à fileira anterior de SMS. Duas fileiras de SMS, anterior com quatro cerdas e posterior com oito, todas pontiagudas. Microcerda associada à segunda cerda da fileira posterior de SMS. Tubérculo látero-dorsal com LDS1 longa e robusta, microsserrilhada, com ponta em forma de gancho, e LDS2 curta, lisa e pontiaguda, ambas intercaladas por microcerda.

A8: tubérculos laterais pequenos, com quatro cerdas lisas pontiagudas, uma média e três pequenas. Espiráculo com cerda pequena associada. Duas fileiras de SMS: anterior com quatro cerdas pequenas, lisas pontiagudas, com um par de microcerdas associadas; posterior com 10 cerdas, segundo par maior que as demais e com uma microcerda associada.

A9: par de microcerdas junto à margem anterior do segmento, em posição mesial. Duas fileiras de cerdas transversais pequenas, lisas e pontiagudas: primeira fileira com seis cerdas, as centrais maiores e com um par de poros associados; segunda fileira com 10 cerdas de tamanho diferente, o par das extremidades maior e o par central com um par de microcerdas associadas.

A10: dorso com seis cerdas pequenas pontiagudas, concentradas nas laterais do ápice do segmento.

## **Segundo instar**

*Corpo.* Comprimento  $4,86 \pm 0,28$  mm (Tabela 4). Similar ao terceiro instar, com as seguintes exceções.

*Cabeça.*  $0,48 \pm 0,031$  mm de comprimento e  $0,70 \pm 0,014$  mm de largura. Mandíbulas com  $0,77 \pm 0,009$  mm de comprimento (Tabela 4). Segundo segmento do palpo labial com sete anelações e seis cerdas: anelação distal com três cerdas, uma curta e duas longas; demais anelações com três cerdas. Segmento basal do palpo labial com três cerdas, uma curta e duas longas.

*Tórax.* Protórax (T1): tubérculos laterais com 30 cerdas, 15 apicais (10 longas, cinco médias) e 15 laterais, médias.

Mesotórax (T2): tubérculos laterais com 27 cerdas, 15 apicais (10 longas, cinco médias) e 12 laterais, médias. Subsegmento anterior com duas cerdas de comprimento médio, lisas e com ponta em forma de gancho. Subsegmento posterior com fileira (R1) anterior de seis cerdas médias; fileira (R1) posterior com oito cerdas médias.

Metatórax (T3): tubérculos laterais com 27 cerdas, 15 apicais (10 longas, cinco médias) e 12 laterais, médias. Fileira (R1) anterior com seis cerdas; fileira (R1) posterior com nove cerdas de tamanho médio.

*Abdome.* A2-A7 com 9-10 cerdas (cinco longas, escuras, e quatro ou cinco médias, creme). A2-A6 com três fileiras transversais de cerdas submedianas médias com ponta em forma de gancho: anterior com quatro, mediana com quatro e posterior com seis cerdas entre os tubérculos látero-dorsais. A2-A5: tubérculos laterais com oito cerdas, quatro longas e quatro médias.

A1: fileira com dez cerdas submedianas entre tubérculos látero-dorsais, quatro destas partindo de chalaza. LDS2 com metade do comprimento de LDS1.

A6: tubérculos laterais com nove cerdas, cinco longas e quatro médias.

A7: tubérculos laterais com nove cerdas, cinco longas e quatro médias. Dorso com duas fileiras transversais de cerdas submedianas: anterior com quatro cerdas, posterior com duas cerdas, todas pequenas, lisas e pontiagudas.

A8: tubérculos laterais com uma cerda lateral fina e pontiaguda. Dorso com duas fileiras de cerdas submedianas pequenas, lisas e pontiagudas, com quatro cerdas cada.

A9-A10: redução no número de cerdas em relação à L3.

### **Primeiro instar**

*Corpo.* Comprimento total  $2,42 \pm 0,276$  mm (Tabela 4). Coloração dorsal e ventral creme, região mesial ventral com manchas marrom-claras. Corpo coberto por cerdas lisas castanho-claras, com ponta reta na cabeça e microsserrilhadas ou lisas com ponta em forma de gancho no tórax e abdome. Cerda anterior dos tubérculos laterais do tórax serrilhada, com ponta em forma de gancho e de coloração castanho-clara, mais curta que as demais, longas, lisas e de coloração âmbar. Cerdas dos tubérculos laterais abdominais lisas ou serrilhadas, creme em A2-A3 e castanho-escuras em A4-A8.

*Cabeça* (Fig. 14).  $0,30 \pm 0,015$  mm de comprimento e  $0,40 \pm 0,037$  mm de largura; mandíbulas com  $0,40 \pm 0,048$  mm de comprimento (Tabela 4). Manchas dorsais castanho-escuras, idênticas às do segundo e terceiro instares. Doze cerdas primárias da cápsula cefálica presentes: S11 e S1 mais longas, demais médias ou pequenas. Vx com três cerdas pequenas associadas. Segmento basal dos palpos labiais de cor creme, com duas cerdas, uma pequena externa e uma grande interna na parte distal, e uma microcerda, na base. Segundo segmento de cor âmbar, com sete anelações: anelação distal com duas cerdas, uma de tamanho médio, externa, e outra longa, interna; demais anelações sem cerdas. Segmento terminal rombudo com sensilas no terço basal visíveis apenas em microscopia óptica. Antenas longas, de cor creme, ultrapassando o ápice das mandíbulas. Pedicelo com duas microcerdas na parte mediana e uma próxima ao ápice; espinho robusto no ápice do escapo. Flagelo com cerda terminal mais longa que o próprio flagelo, portando espinho apical. Mandíbulas bem esclerotizadas, com ponta aguda, de cor âmbar, com uma única cerda lateral na base. Maxilas com cerdas pequenas apicalmente e uma cerda média na base.

*Tórax* (Fig. 15). Coloração dorsal e ventral creme, com manchas marrom-claras na região mesial do ventre. Tubérculos laterais creme, esclerotizados e alongados. Escleritos transparentes, visíveis apenas em espécimes clareados. Cerdas do corpo lisas ou microscerrilhadas pontiagudas ou com ponta em forma de gancho. Cerda anterior dos tubérculos laterais do tórax mais curta que as demais, serrilhada, com ponta em forma de gancho, de coloração castanho-clara; as demais são longas, lisas, pontiagudas e de coloração âmbar. Pernas com cerdas castanho-claras, sem manchas; garras e empódio castanhos.

Protórax (T1): ápice dos tubérculos laterais com duas cerdas, anterior serrilhada longa, porém mais curta que a posterior, lisa; várias microcerdas ao redor da base das cerdas LS. Escleritos Sc1 e Sc2 transparentes. Cerda S1Sc1 longa, microscerrilhada, com ponta em forma de gancho, partindo de chalaza; cerda S2Sc1 curta, anterior à S1Sc1. Cerda S1 longa e microscerrilhada; S3, S4, S5 médias, lisas, todas com ponta em forma de gancho; S2 ausente. Fileira R1 presente na margem anterior lateral do segmento.

Mesotórax (T2): subsegmento anterior com espiráculos pequenos, circulares, não elevados, transparentes. Tubérculos laterais com três cerdas apicais, a anterior mais curta, serrilhada com ponta em forma de gancho; as

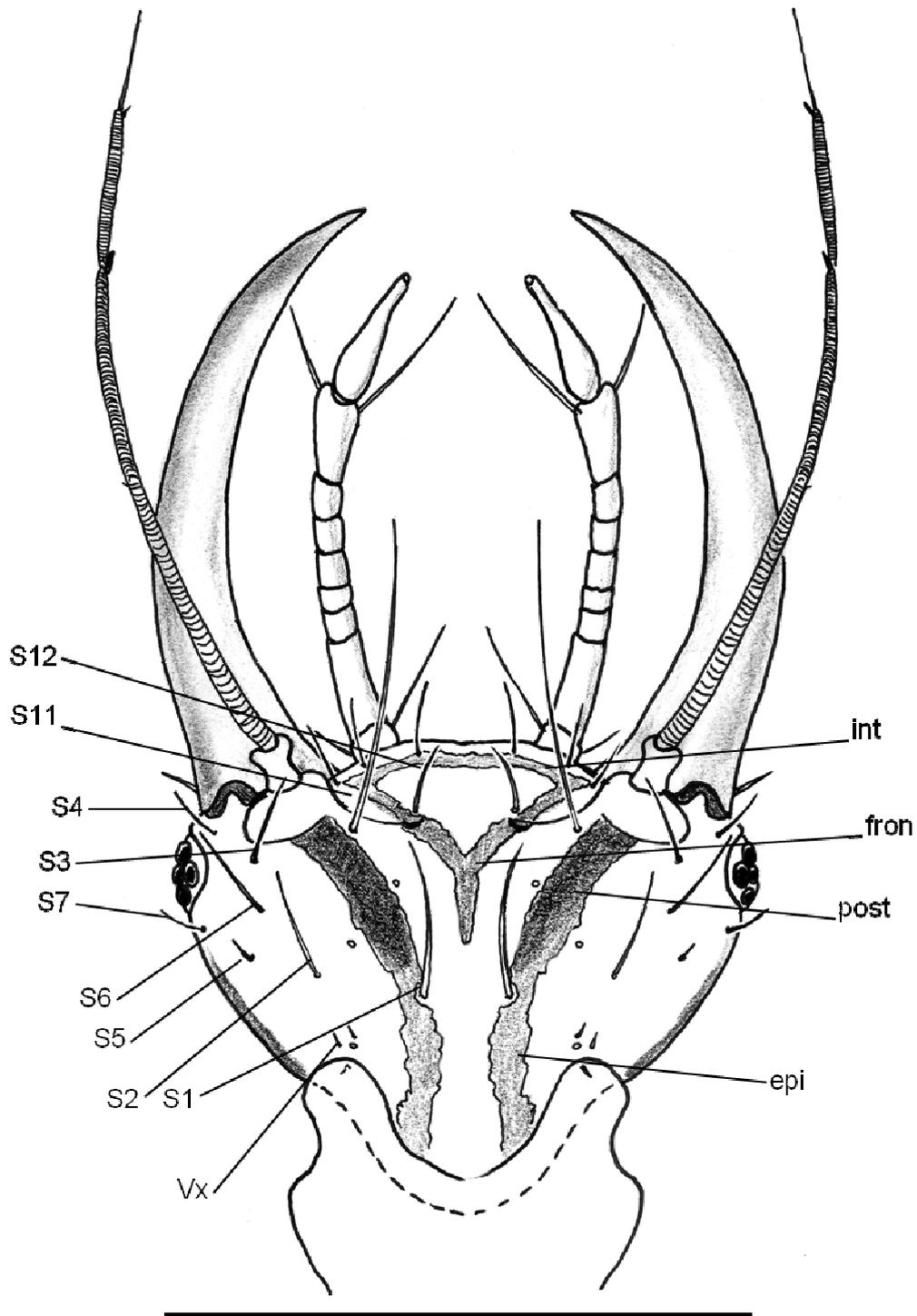


Figura 14. Dorso da cabeça da larva de primeiro instar de *Leucochrysa* (N.) cf. *paraquaria*. epi = mancha epicranial; front = mancha frontal; int = mancha intermandibular; post = mancha pós-frontal; Vx = três cerdas curtas ao redor de um poro; Sx = cerda primária (escala 0,5 mm).

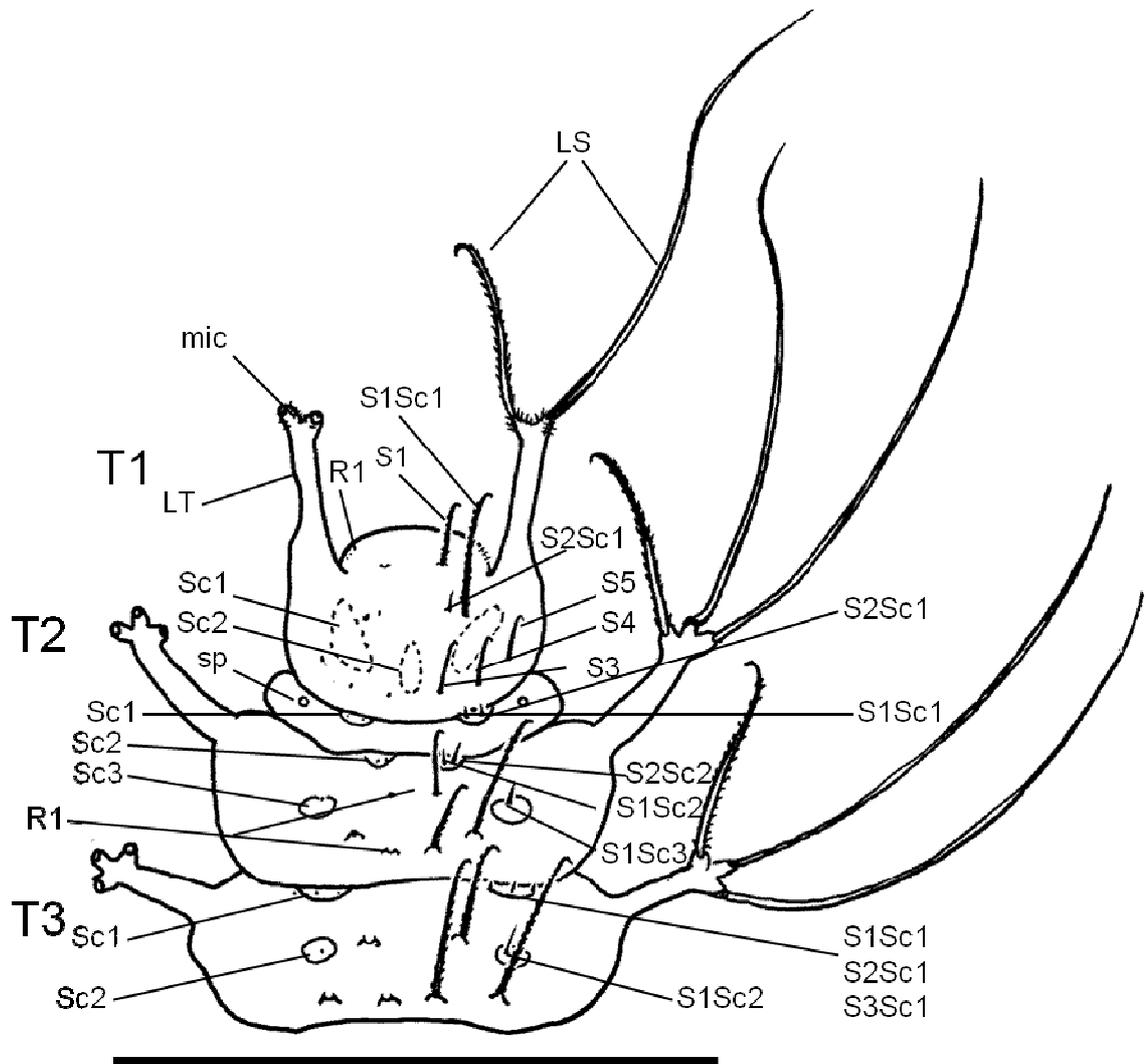


Figura 15. Tórax da larva de primeiro instar de *Leucochrysa (N.) cf. paraquaria*. Tx = segmentos torácicos; LT = tubérculo lateral; LS = cerda do tubérculo lateral; mic = microcerda; R1 = fileira de cerdas; Sx = cerda primária; Scx = esclerito; SxScx = cerda associada ao esclerito; sp = espiráculo (escala 1 mm).

demais longas, lisas e mais escuras que a primeira. Esclerito Sc1 pequeno com dois pares de cerdas pequenas associadas (S1Sc1, S2Sc1), uma em cada extremidade de Sc1. Sc2 pequenos, com dois pares de cerdas associadas, S1Sc2 um pouco maior que S2Sc2. Esclerito Sc3 com cerda pequena associada, S1Sc3. Fileira (R1) anterior a Sc3 com duas cerdas de tamanho médio, microscerrilhadas, com ponta em forma de gancho. Fileira (R1) posterior com quatro cerdas microscerrilhadas, duas centrais médias e duas laterais longas, partindo de chalaza, com ponta em forma de gancho. Cerdas S1 e S2 ausentes.

Metatórax (T3): tubérculos laterais com três cerdas, a anterior mais curta, serrilhada e robusta, as demais longas, lisas e mais escuras que a primeira. Esclerito Sc1 pequeno, com três pares de cerdas associadas (S1Sc1, S2Sc1, S3Sc1) todas pequenas e lisas. Esclerito Sc2 com cerda associada (S1Sc2) pequena. Fileira (R1) anterior com duas cerdas, fileira (R1) posterior com quatro cerdas, todas longas, microscerrilhadas, com ponta em forma de gancho e partindo de chalaza.

*Abdome* (Fig. 16). Coloração dorsal e ventral creme; manchas marrom-claras no ventre junto à região mesial. Tubérculos laterais proeminentes em A2-A7, com duas cerdas longas, microscerrilhadas âmbar ou serrilhadas creme, com ponta em forma de gancho. Espiráculos em A1-A8, circulares, pequenos, não elevados, transparentes, com cerda associada em A2-A8.

A1: uma fileira de quatro cerdas SMS longas, com ponta em forma de gancho, as mesiais menores que as laterais, todas partindo de chalaza. Tubérculo látero-dorsal com LDS1 maior que LDS2, ambas microscerrilhadas com ponta em forma de gancho, intercaladas por uma microcerda.

A2: tubérculos laterais digitiformes, com duas cerdas longas, serrilhadas, ocre-claras. Cerda associada ao espiráculo pequena e lisa. Tubérculos látero-dorsais com LDS1 longa, duas vezes maior que LDS2, ambas microscerrilhadas e com ponta em forma de gancho. Dois pares de microcerdas, o primeiro na margem anterior do segmento, na mesma linha dos LDTs, e o segundo nas extremidades da fileira anterior de cerdas. Duas fileiras de cerdas SMS longas: a anterior com quatro (duas mesiais mais curtas) e posterior com duas, todas partindo de chalaza.

A3: tubérculos laterais digitiformes, com duas cerdas serrilhadas longas, ocre-claras. Tubérculos látero-dorsais com LDS1 bem maior que LDS2, ambas

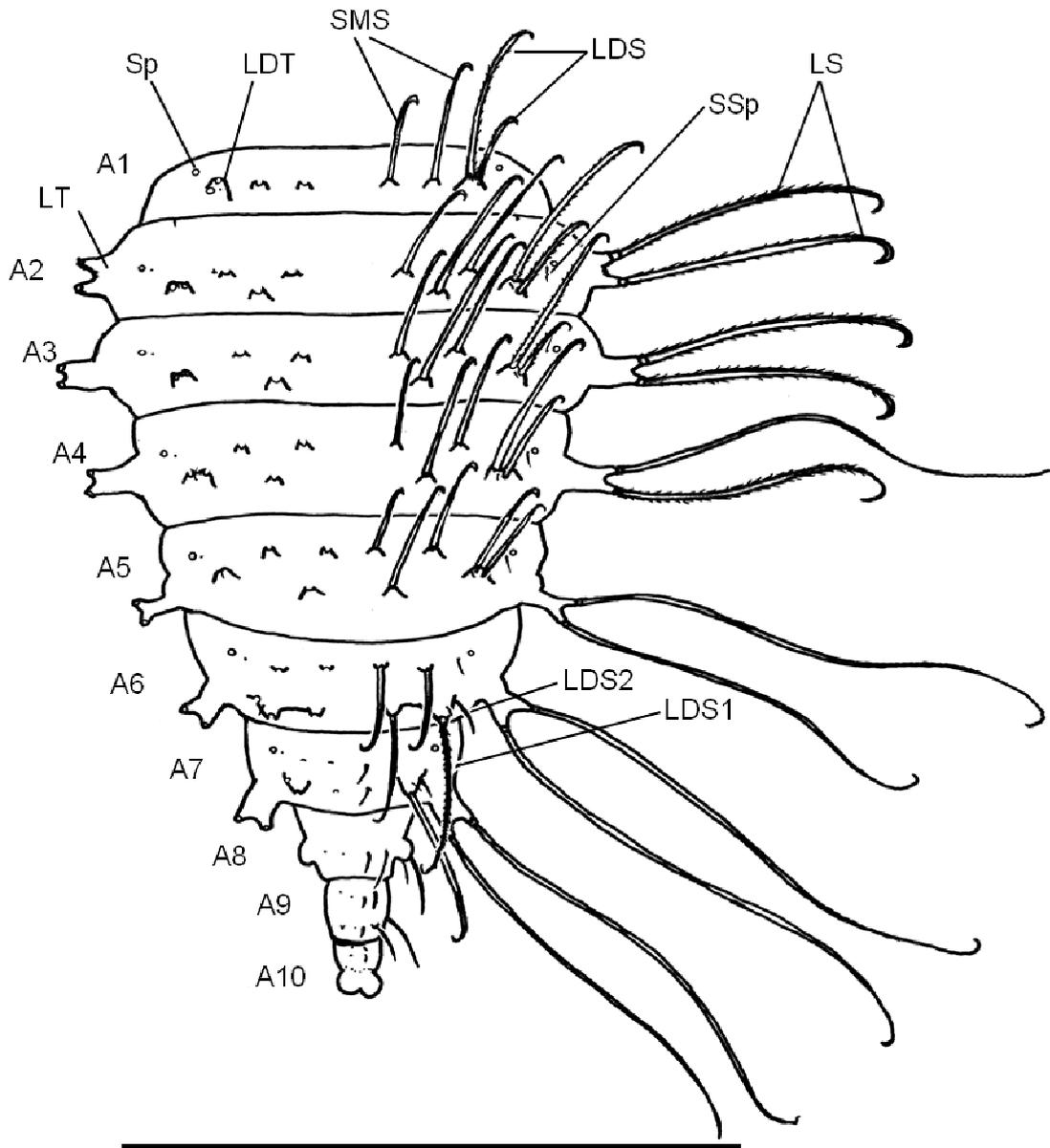


Figura 16. Abdome da larva de primeiro instar de *Leucochrysa* (N.) cf. *paraquaria*. Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; SMS = cerdas submedianas; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo (escala 1mm).

microserrilhadas e com ponta em forma de gancho. Fileira anterior de SMS com quatro cerdas longas, as mesiais menores que as laterais, e a posterior com duas cerdas longas, todas partindo de chalaza.

A4: tubérculos laterais digitiformes, com duas cerdas, a anterior longa, microserrilhada, de cor âmbar, e a posterior um pouco menor, serrilhada, ocre-clara. Cerdas do tubérculo látero-dorsal LDS1 maior que LDS2, ambas lisas e com ponta em forma de gancho. Fileira anterior de SMS com quatro cerdas longas, mesiais menores que laterais, e fileira posterior com duas cerdas longas, todas partindo de chalaza.

A5: tubérculos laterais digitiformes, com duas cerdas longas, microserrilhadas, de cor âmbar. Cerdas do tubérculo látero-dorsal de tamanho subigual, ambas lisas com ponta em forma de gancho. Fileira anterior de SMS com quatro cerdas longas, mesiais menores que laterais; fileira posterior com duas cerdas longas, todas partindo de chalaza.

A6: tubérculos laterais digitiformes, com duas cerdas longas, microserrilhadas, âmbar. LDS1 serrilhada, com ponta em forma de gancho, muito maior que LDS2, pequena, lisa e pontiaguda. Fileira anterior de SMS com quatro cerdas, fileira posterior com duas cerdas, todas longas e partindo de chalaza.

A7: tubérculos laterais digitiformes, com duas cerdas longas, lisas, de cor âmbar. LDS1 lisa com ponta em forma de gancho, muito maior que LDS2, quase atingindo a extremidade do abdome; LDS2 curta, lisa e pontiaguda. Fileira anterior com quatro cerdas, duas mesiais pequenas e duas laterais menores ainda; fileira posterior com duas cerdas pequenas, todas pontiagudas.

A8: tubérculos laterais com duas cerdas, uma muito pequena e outra média, lisas e pontiagudas, castanho-claras. Fileira posterior com quatro cerdas SMS, duas mesiais pequenas e duas laterais um pouco maiores, pontiagudas.

A9: um par de cerdas laterais grandes, lisas e pontiagudas, com uma cerda pequena na base. Um par de microcerdas na margem anterior do segmento. Duas fileiras de cerdas pontiagudas: anterior com quatro pequenas; posterior com quatro, mesiais pequenas e laterais médias, partindo de chalaza.

A10: três fileiras de cerdas lisas e pontiagudas: anterior com duas cerdas pequenas; mediana com duas cerdas um pouco maiores; posterior com duas cerdas pequenas lateralmente no segmento, intercaladas por quatro microcerdas.

#### 4.3. Descrição dos instares larvais de *Leucochrysa (Nodita) cf. postica* Navás, 1913

**Diagnose larval.** O segundo e terceiro instares de *L. (N.) cf. postica* podem ser identificados pelas manchas dorsais da cabeça: mancha pós-frontal, mais escura que as demais, unida às seções mediana (curta) e lateral da mancha epicranial, o conjunto com formato de martelo. Mancha frontal dividida, curta, confluenta com mancha intermandibular. Mancha intermandibular interrompida mesialmente, consistindo de um par de manchas triangulares na margem mesial das mandíbulas. Cerdas longas dos tubérculos laterais torácicos e abdominais lisas pontiagudas ou com ponta em forma de gancho. Grande número de cerdas submedianas no abdome, todas lisas com ponta em forma de gancho. Primeiro instar pode ser reconhecido pelas manchas dorsais da cabeça, diferentes dos demais instares. Mancha epicranial ampla, com seções mediana e lateral ocupando a maior parte da metade posterior da cabeça. Manchas intermandibular, frontal e pós-frontal ausentes.

#### **Terceiro instar**

*Corpo.* Comprimento total  $5,41 \pm 0,36$  mm (Tabela 5). Coloração creme-clara, com manchas da cabeça, ventre e pernas castanhas. Cerdas de cor creme ou âmbar nos tubérculos laterais do tórax e abdome, variando de robustas, longas, lisas e pontiagudas a longas, lisas com ponta em forma de gancho ou pontiagudas. Corpo regularmente coberto por espínulas pontiagudas.

*Cabeça* (Fig. 17). Comprimento da cápsula cefálica  $0,41 \pm 0,03$  mm; largura da cápsula cefálica  $0,91 \pm 0,019$  mm; comprimento das mandíbulas  $0,81 \pm 0,02$  mm (Tabela 5). Dorso creme com manchas castanho-claras, ventre sem manchas. Olhos pretos compostos por oito *stemmata*. Mancha pós-frontal pequena, mais escura que as demais. Seção lateral da mancha epicranial estende-se obliquamente da lateral da cabeça, próximo ao cérvix, até a região lateral da mancha pós-frontal. Seção mediana da mancha epicranial restrita a uma pequena mancha em contato com a região mesial da mancha pós-frontal. Mancha frontal curta, restrita à porção anterior da cabeça, confluenta com a mancha intermandibular. Mancha intermandibular interrompida mesialmente, consistindo de um par de manchas triangulares laterais em continuidade à mancha frontal. Mancha genal ausente. Clípeo com ângulos laterais obtusos, com

Tabela 5. Dimensões das larvas de *Leucochrysa (Nodita) cf. postica* (n = 10).

Parâmetro	1º instar		2º instar		3º instar	
	$\bar{x} \pm EP$ (mm)	Intervalo de variação	$\bar{x} \pm EP$ (mm)	Intervalo de variação	$\bar{x} \pm EP$ (mm)	Intervalo de variação
Comprimento total	2,10 ± 0,198	1,82 - 2,44	3,70 ± 0,223	3,61 - 4,18	5,41 ± 0,363	4,75 - 5,98
Comprimento da mandíbula	0,34 ± 0,006	0,34 - 0,36	0,55 ± 0,010	0,52 - 0,55	0,81 ± 0,021	0,78 - 0,86
Comprimento da cápsula cefálica	0,24 ± 0,013	0,21 - 0,25	0,33 ± 0,033	0,30 - 0,38	0,41 ± 0,032	0,38 - 0,48
Largura da cápsula cefálica	0,40 ± 0,024	0,34 - 0,42	0,62 ± 0,020	0,57 - 0,62	0,91 ± 0,019	0,86 - 0,93

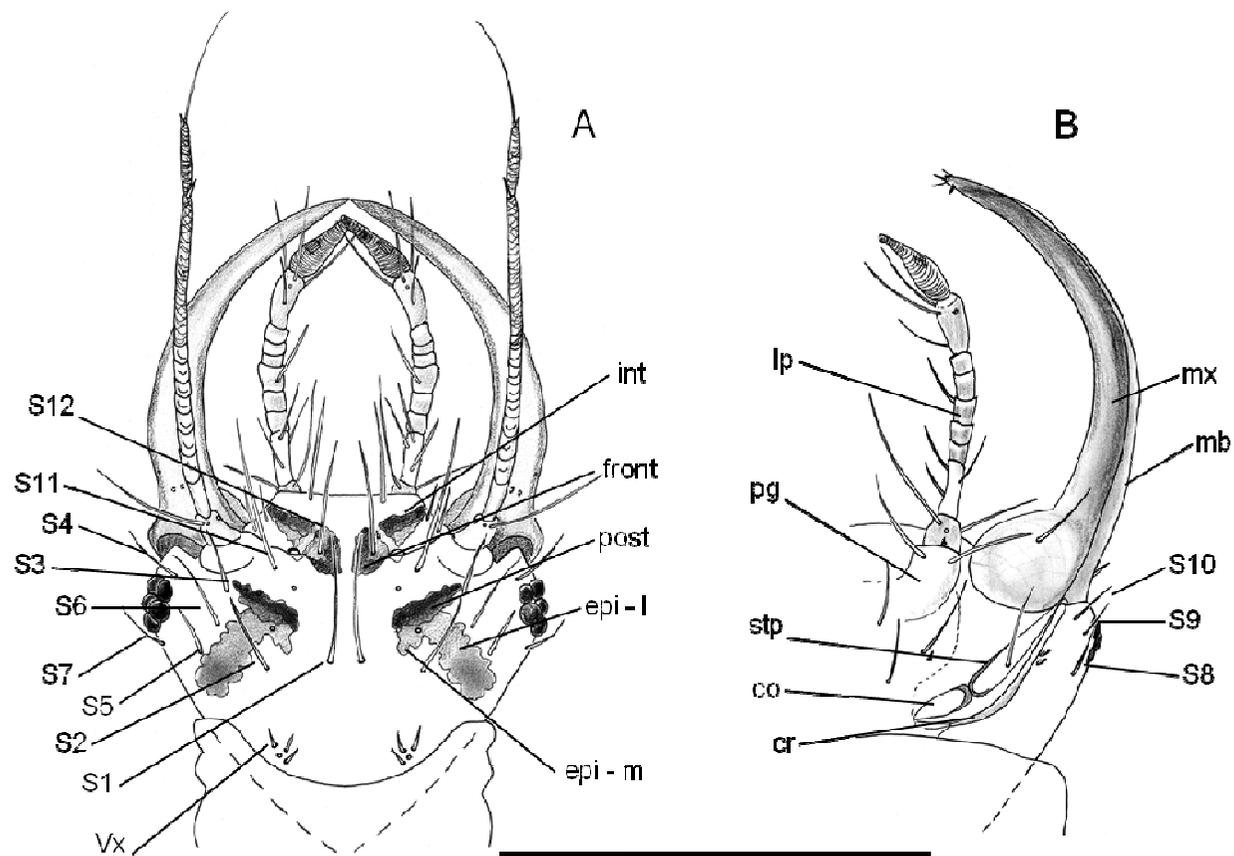


Figura 17. Dorso (A) e ventre (B) da cabeça da larva de terceiro instar de *Leucochrysa (N.) cf. postica*. epi-l= mancha epicranial lateral; epi-m = mancha epicranial mediana; front = mancha frontal; int = mancha intermandibular; post = mancha pós-frontal; mx = maxila; mb = mandíbula; cr = margem ventral do crânio; co = cardo; stp = estipe; pg = palpíger; lp = palpo labial; Vx = três cerdas curtas ao redor de um poro; S1-S12 = cerdas primárias.

três pares de cerdas secundárias. Tegumento ao redor dos olhos sem manchas. Cerdas dorsais, incluindo as primárias, lisas e pontiagudas. S1 e S11 longas; demais primárias médias, sendo S5 a menor. Três pares de poros presentes, o posterior Vx com três cerdas associadas, o mesial bem visível abaixo da mancha pós-frontal e o anterior entre as manchas frontal e pós-frontal. Mandíbulas com base ocre-claro, escurecendo em direção ao ápice. Palpo labial não ultrapassa as mandíbulas. Segmento basal castanho, portando três cerdas, duas longas. Segundo segmento com oito anelações bem esclerotizadas, com oito cerdas: três na anelação basal, uma nas intermediárias e quatro na distal. Segmento terminal com sensilas medianas visíveis. Antenas ultrapassando as mandíbulas, com base ocre-clara. Escapo castanho-claro com cerda apical na lateral externa. Pedicelo com terço apical com anelações estreitas; espinho apical grande. Flagelo com espinho apical grande; cerda apical mais comprida que o próprio flagelo.

Ventre sem manchas. Cerdas ventrais lisas e pontiagudas, creme-claras. Cerdas S8 e S10 de igual tamanho, maiores que S9. Dois poros oblíquos próximos à margem ventral do *cranium*, na altura da S8. Uma cerda na metade do estipe e três pares de cerdas longas e uma microcerda na região mesial, entre o cardo e o palpíger. Porção apical do intumescimento da maxila com uma cerda.

*Tórax* (Fig. 18). Coloração creme dorsal e ventralmente, sem manchas. Tubérculos laterais longos e esclerotizados, portando cerdas longas e robustas, lisas, em geral pontiagudas, castanho-escuras, e cerdas médias, lisas com ponta em forma de gancho ou pontiagudas, de cor creme, concentradas na face dorsal e lateral dos tubérculos.

Protórax (T1): tubérculos laterais direcionados anteriormente, atingindo a base das mandíbulas, grossos, densamente cobertos de cerdas: cerca de 30 apicais e 53 laterais. Cerdas R1 presentes na margem anterior lateral do segmento. Cerdas primárias S1, S3, S4, S5 presentes, lisas pontiagudas; S2 não discernível. Cerda S1Sc1 lisa com ponta em forma de gancho, mais comprida do que as demais cerdas do segmento; S2Sc1 curta, lisa e pontiaguda. Conjunto com cerca de 20 cerdas secundárias distribuídas assimetricamente entre os escleritos Sc1. Dois pares de cerdas secundárias pequenas, lisas e pontiagudas, entre as cerdas S1. Esclerito Sc2 pequeno, elíptico, no terço basal do segmento. Fileira irregular com oito cerdas secundárias abaixo das cerdas S3 e S4. Tíbia escura; fêmur com listra castanho-clara apical; trocânter com ponto escuro.

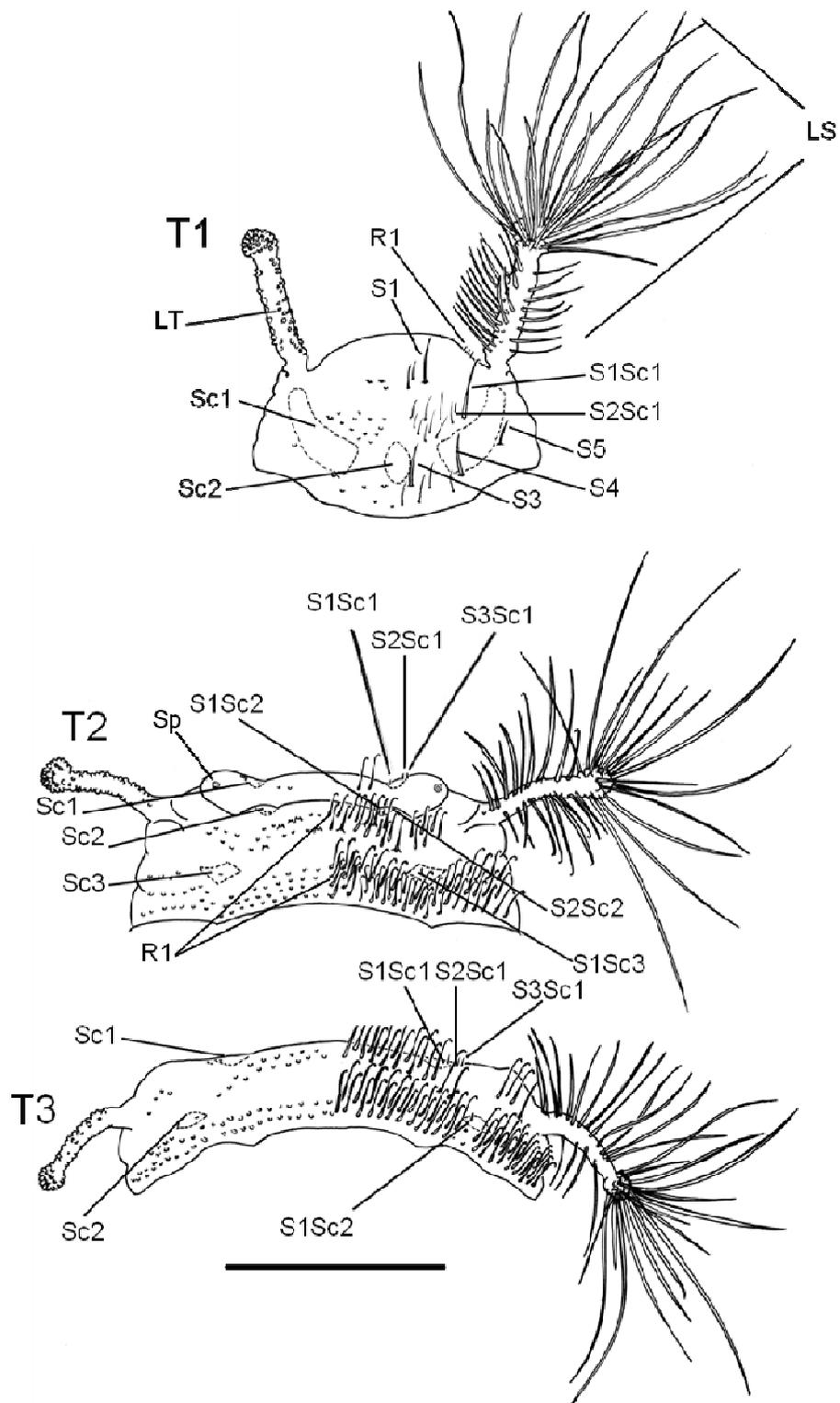


Figura 18. Protórax, mesotórax e metatórax da larva de terceiro instar de *Leucochrysa (N.) cf. postica*. Tx = segmento torácico; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; Sx = cerda primária; Scx = esclerito; SxScx = cerda associada ao esclerito; Sp = espiráculo; R1 = fileira de cerdas (escala 1mm).

Mesotórax (T2): subsegmento anterior com dois pares de cerdas lisas com ponta em forma de gancho próximas aos escleritos Sc1. Sc1 de forma semi-elíptica, com cerdas S1Sc1 e S2Sc1 laterais e S3Sc1 mesial, pequenas, lisas e pontiagudas. Espiráculos circulares não elevados, transparentes. Subsegmento posterior com tubérculos laterais alongados. Cerdas dos tubérculos laterais lisas, com ponta em forma de gancho ou pontiagudas (~34 apicais, ~70 laterais e seis basais). Esclerito Sc2 de forma semi-elíptica, com S1Sc2 e S2Sc2 pequenas, lisas e pontiagudas na margem lateral. Fileira (R1) anterior de cerdas entre os tubérculos laterais, com 42 cerdas lisas de tamanho médio, com ponta em forma de gancho, das quais cerca de quatro pares maiores. Esclerito Sc3 em forma de losango, com S1Sc3 no meio do esclerito. Fileira (R1) posterior com cerca de 100 cerdas lisas com ponta em forma de gancho, distribuídas por toda a região posterior do segmento, abaixo de Sc3.

Metatórax (T3): tubérculo lateral alongado, com cerdas longas, lisas, pontiagudas ou com ponta em forma de gancho: 30 apicais (11 robustas), 50 laterais (10 robustas) e quatro basais. Esclerito anterior (Sc1) semi-elíptico com cerdas associadas S1Sc1, S2Sc1 e S3Sc1 pequenas, lisas e pontiagudas, todas laterais ao esclerito; S1Sc1 menor que as demais. Esclerito Sc2 elíptico, com cerda S1Sc2 pequena, lisa e pontiaguda. Fileira (R1) anterior, entre os tubérculos laterais, com 32 cerdas médias, lisas com ponta em forma de gancho. Fileira (R1) posterior ocupando o terço basal do segmento, abaixo de Sc2, com cerca de 100 cerdas médias, lisas com ponta em forma de gancho.

*Abdome* (Figs. 19 - 21). Coloração dorsal e ventral creme, com exceção do A10, que apresenta manchas castanho-escuras. Tegumento dorsal coberto por espínulas pontiagudas. Cerdas dos tubérculos laterais longas, lisas pontiagudas, castanho-claras a castanho-escuras, ou médias, lisas com ponta em forma de gancho, castanho-claras. Cerdas submedianas lisas com ponta em forma de gancho em A1-A6. Cerdas ventrais pequenas, lisas e pontiagudas. Espiráculos circulares, não elevados, transparentes, em A1-A8, com cerdas associadas em A2-A8. Tubérculos látero-dorsais com base intumescida em A1-A2 e A6-A7; em A3-A5, base pouco intumescida, sendo distinguíveis pela presença da microcerda.

A1: espiráculo circular não elevado, sem cerda associada. Uma fileira transversal de 32 cerdas SMS entre os tubérculos látero-dorsais, formada por uma

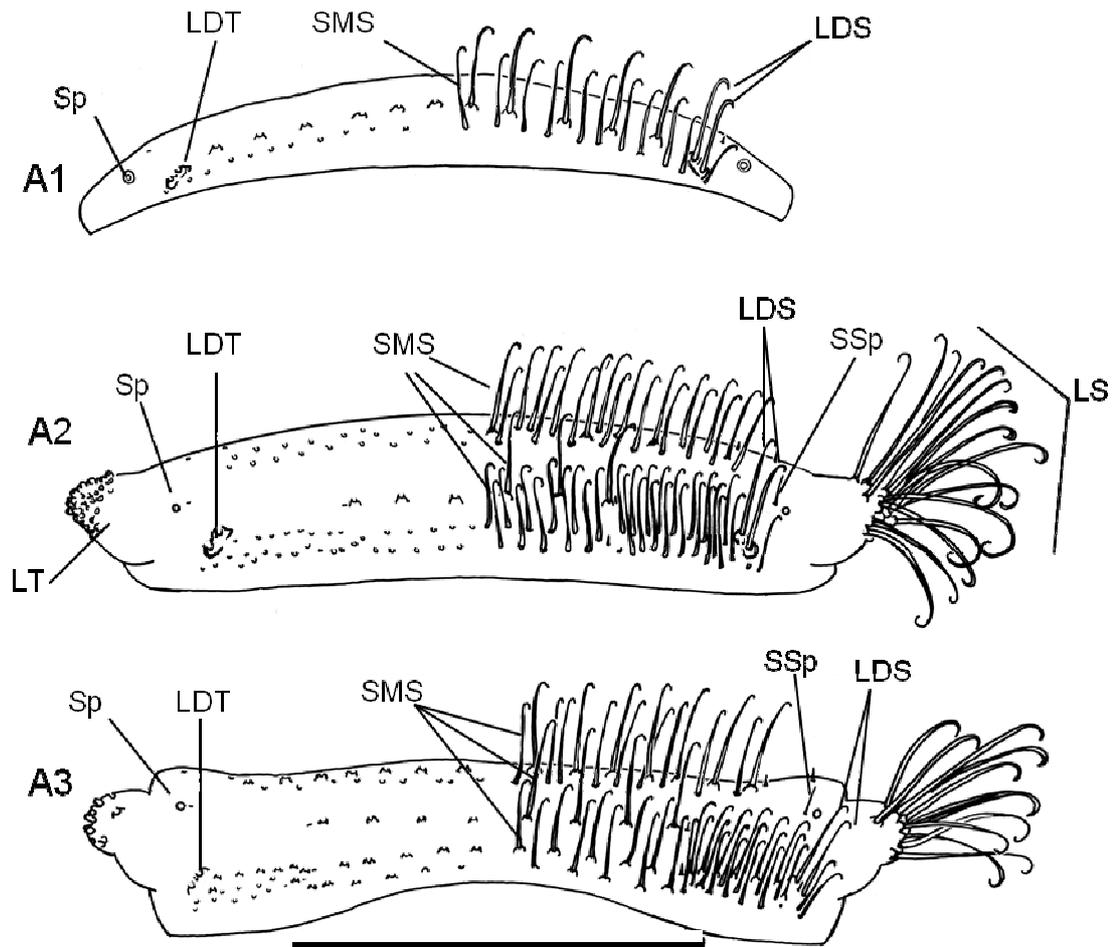


Figura 19. Segmentos abdominais A1-A3 da larva de terceiro instar de *Leucochrysa* (*N.*) *cf. postica*. Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo; SMS = cerdas submedianas (escala 1 mm).

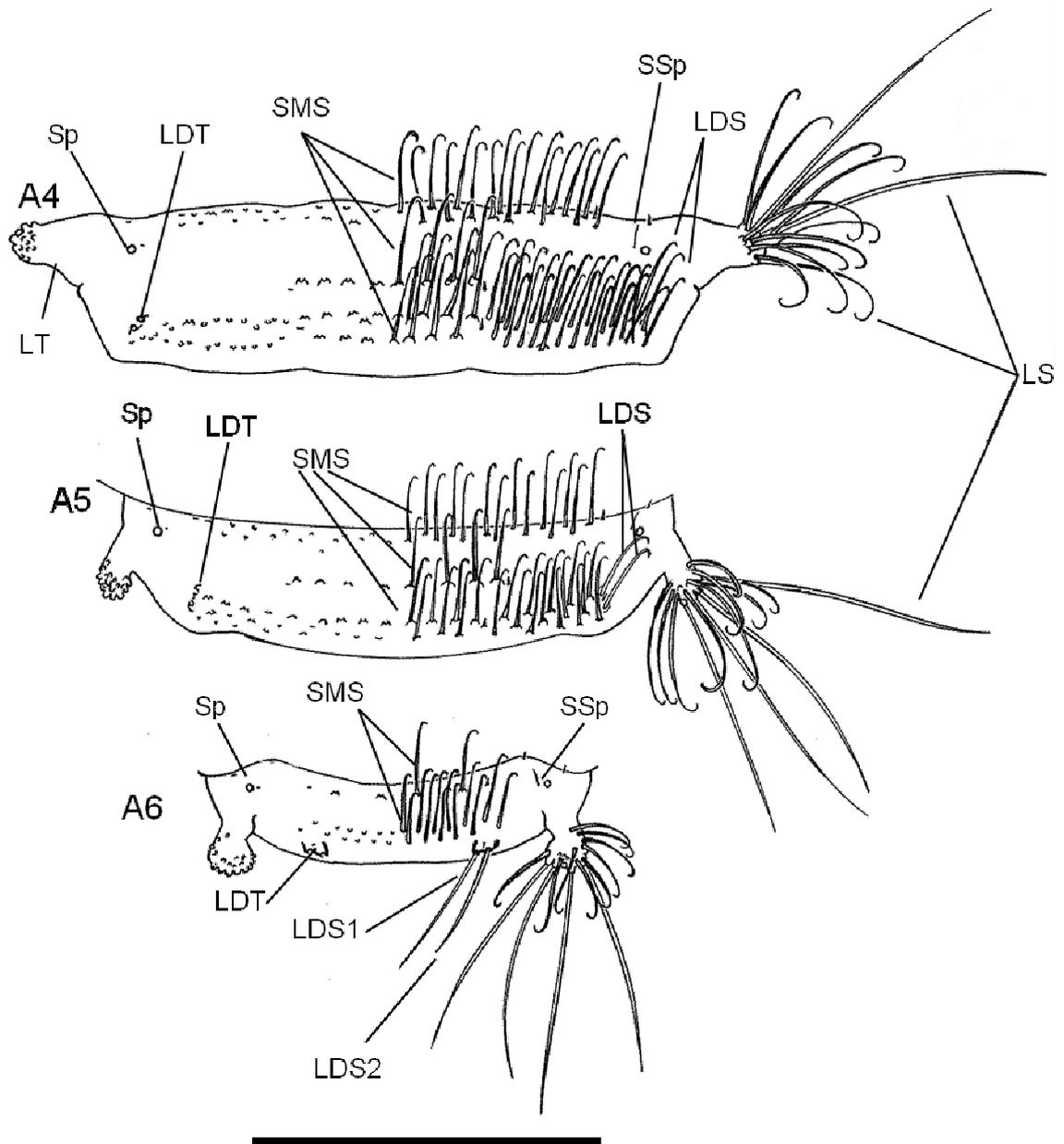


Figura 20. Segmentos abdominais A4-A6 da larva de terceiro instar de *Leucochrysa* (*N.*) cf. *postica*. Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo; SMS = cerdas submedianas (escala 1 mm).

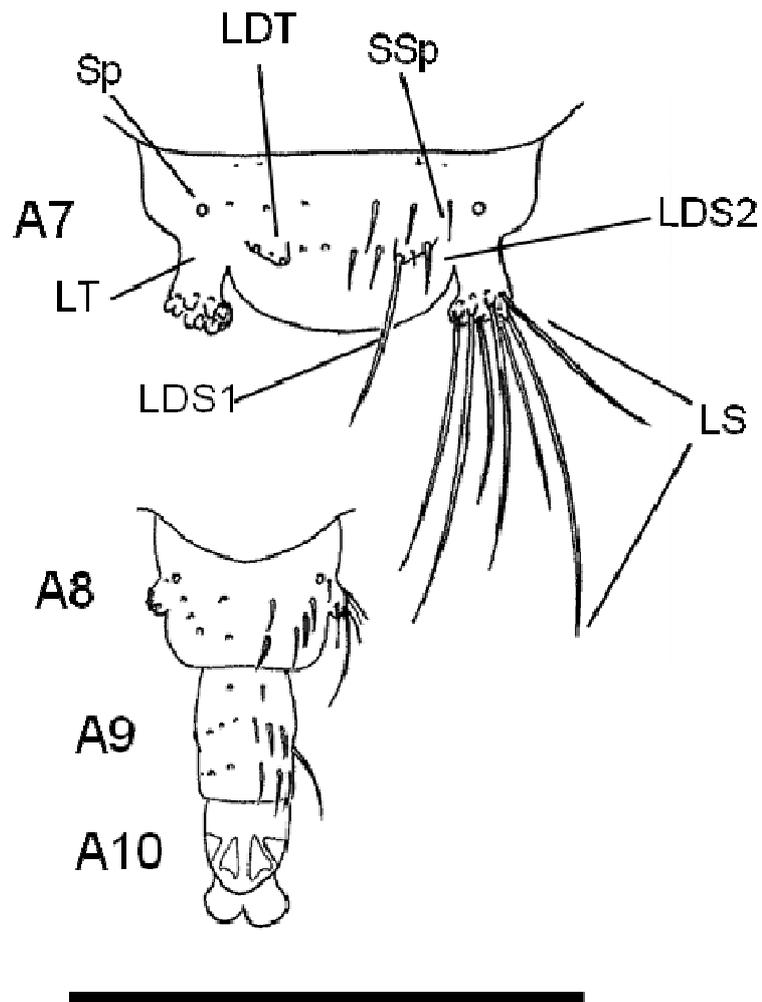


Figura 21. Segmentos abdominais A7-A10 da larva de terceiro instar de *Leucochrysa* (*N.*) cf. *postica*. Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo (escala 1 mm).

fileira anterior com 11 cerdas médias, partindo de chalaza, e uma fileira posterior com 21 cerdas um pouco menores. Tubérculo látero-dorsal com base levemente elevada e duas cerdas de tamanho igual, intercaladas por uma microcerda.

A2: cerda associada ao espiráculo pequena, lisa e pontiaguda. Tubérculos laterais papiliformes, com 36 cerdas médias apicais e laterais, lisas, com ponta em forma de gancho, concentradas na porção dorsal anterior. Dois pares de microcerdas na margem anterior do segmento; a primeira alinhada com o espiráculo e a segunda próxima à extremidade da fileira anterior de cerdas submedianas. Três fileiras de cerdas SMS: anterior com 42 cerdas médias; mediana com seis cerdas longas partindo de chalaza e um par de microcerdas associadas às extremidades; posterior com 66 cerdas e dois pares de microcerdas alinhadas às microcerdas da fileira mediana. Tubérculos látero-dorsais com base intumescida; cerda LDS1 pouco maior que LDS2, ambas lisas com ponta em forma de gancho, intercaladas por uma microcerda.

A3: tubérculos laterais papiliformes, com 30 cerdas médias apicais e laterais, lisas com ponta em forma de gancho, concentradas na porção dorsal anterior. Cerda associada ao espiráculo pequena e pontiaguda. Dois pares de microcerdas na margem anterior do segmento, a primeira alinhada com o espiráculo e a segunda próxima à extremidade da fileira anterior de cerdas submedianas. Três fileiras de cerdas SMS: anterior com 32 cerdas, as mais próximas da margem maiores e partindo de chalaza; mediana com oito cerdas de mesmo tamanho, partindo de chalaza, e uma microcerda em cada extremidade; posterior com cerca de 60 cerdas de tamanho subigual, as maiores partindo de chalaza, e um par de microcerdas alinhadas às da fileira mediana. Tubérculo látero-dorsal com par de cerdas de tamanho subigual, ambas lisas com ponta em forma de gancho, e uma microcerda intercalada.

A4: tubérculos laterais digitiformes, com 34 cerdas lisas com ponta em forma de gancho, algumas mais longas que em A2 e A3, concentradas na porção ântero-dorsal. Cerda associada aos espiráculos pequena, lisa e pontiaguda. Dois pares de microcerdas na margem anterior do segmento, a primeira alinhada com o espiráculo e a segunda próxima à extremidade da fileira anterior de SMS. Três fileiras de cerdas submedianas: anterior com 34; mediana com oito de mesmo tamanho, partindo de chalaza, e uma microcerda em cada extremidade; posterior com 68 de tamanho subigual, algumas na região mesial da fileira partindo de

chalaza, e um par de microcerdas alinhadas com as microcerdas da fileira mediana. Tubérculo látero-dorsal com duas cerdas de tamanho subigual, ambas lisas com ponta em forma de gancho, intercaladas por uma microcerda.

A5: tubérculos laterais digitiformes, dirigido para a região posterior, com 34 cerdas longas apicais e laterais concentradas na porção ântero-dorsal. Cerda associada aos espiráculos lisa e pontiaguda. Dois pares de microcerdas na margem anterior do segmento, a primeira alinhada com o espiráculo e a segunda próxima à extremidade da fileira anterior de SMS. Três fileiras de cerdas submedianas: anterior com 28; mediana com oito de mesmo tamanho, partindo de chalaza, e uma microcerda em cada extremidade; posterior com 50 de tamanho subigual, algumas partindo de chalaza, e um par de microcerdas alinhadas com às da fileira mediana. Tubérculo látero-dorsal com duas cerdas de tamanho subigual, ambas lisas com ponta em forma de gancho, e uma microcerda intercalada.

A6: tubérculos laterais digitiformes dirigidos posteriormente, com cerca de 20 cerdas: seis robustas pontiagudas e 11-14 médias com ponta em forma de gancho. Cerda associada ao espiráculo pequena e pontiaguda. Tubérculo látero-dorsal com cerda LDS1 grande e robusta e LDS2 um pouco menor, ambas lisas pontiagudas, intercaladas por uma microcerda. Dois pares de microcerdas na margem anterior do segmento, a primeira alinhada com o espiráculo e a segunda próxima à extremidade da fileira anterior de SMS. Duas fileiras transversais de cerdas: anterior com quatro médias, partindo de chalaza, e posterior com 24 médias.

A7: tubérculos laterais digitiformes dirigidos posteriormente, mais curtos que em A6, com seis cerdas longas e 10 médias, lisas e pontiagudas. Cerda associada ao espiráculo do mesmo tamanho das SMS. Dois pares de microcerdas na margem anterior. Duas fileiras de SMS, ambas com quatro cerdas pequenas, pontiagudas, a posterior com uma microcerda associada à cerda mesial. Tubérculo látero-dorsal com LDS1 longa e robusta e LDS2 curta, ambas lisas e pontiagudas, intercaladas por uma microcerda.

A8: tubérculos laterais pequenos, com cinco cerdas lisas pontiagudas, uma média e quatro pequenas. Espiráculo com cerda associada. Duas fileiras de cerdas SMS pequenas, lisas e pontiagudas, anterior com quatro e posterior com seis. Microcerda associada à fileira anterior de SMS.

A9: duas microcerdas próximas à margem anterior do segmento. Duas fileiras transversais de cerdas pequenas, lisas e pontiagudas, primeira com seis de tamanho semelhante, segunda com seis de tamanhos diferentes. Um par de cerdas médias lisas e pontiagudas nas laterais do segmento.

A10: dorso e laterais manchados de castanho-claro. Dorso com cerca de oito cerdas pequenas e pontiagudas, concentradas dorso-lateralmente ao final do segmento.

## **Segundo instar**

*Corpo.* Comprimento total  $3,70 \pm 0,22$  mm (Tabela 5). Semelhante ao terceiro instar, com as seguintes exceções.

*Cabeça.* Comprimento da cápsula cefálica  $0,33 \pm 0,03$  mm; largura da cápsula cefálica  $0,62 \pm 0,02$  mm; comprimento da mandíbula  $0,55 \pm 0,01$  mm (Tabela 5). Segmento basal do palpo labial com duas cerdas, a interna maior que a externa. Segundo segmento com seis anelações; anelação apical com quatro cerdas, três longas e uma curta; três cerdas na anelação basal, e uma nas anelações medianas. Metade apical do pedicelo com anelações estreitas.

*Tórax.* Cerdas dos tubérculos laterais lisas de tamanho médio a longo, com ponta em forma de gancho ou pontiagudas.

Protórax (T1): tubérculos laterais alcançam os olhos, com cerca de 25 cerdas apicais e 20 laterais. S1 sem cerdas associadas. Cerca de 10 cerdas secundárias entre os escleritos Sc1 e Sc2. Duas cerdas secundárias entre S3 e S4. Escleritos Sc1 amplos, ocupando a metade lateral do segmento; esclerito Sc2 unindo-se basalmente com os escleritos Sc1.

Mesotórax (T2): subsegmento anterior com duas cerdas lisas com ponta em forma de gancho. Subsegmento posterior: tubérculo lateral com 22 cerdas apicais, 18 laterais e duas basais. Esclerito Sc1 com uma cerda S2Sc1 pequena, os demais são microcerdas (S1Sc1 e S3Sc1). Esclerito Sc2 com duas cerdas pequenas, lateral maior que a mesial. Fileira (R1) anterior com sete cerdas. Esclerito Sc3 com uma cerda pequena. Fileira (R1) posterior com 22 cerdas, algumas partindo de chalaza.

Metatórax (T3): tubérculo lateral com 18 cerdas apicais e 16 laterais. Fileira (R1) anterior com oito cerdas; posterior com 32 cerdas.

*Abdome.* Tubérculos látero-dorsais pouco pronunciados, distintos apenas pela microcerda associada às LDS em A1-A5. Três fileiras transversais de cerdas submedianas com a mesma distribuição em A2-A4: fileira anterior com 12 cerdas; mediana com quatro; posterior com 20.

A1: uma fileira de 14 cerdas submedianas entre os tubérculos látero-dorsais, sete das quais partindo de chalaza.

A2: tubérculo lateral com 11 a 13 cerdas de tamanho médio, lisas com ponta em forma de gancho.

A3: 14 cerdas no tubérculo lateral.

A4: 16 cerdas no tubérculo lateral, quatro longas, mais escuras que as médias.

A5: 12 cerdas no tubérculo lateral, quatro das quais longas. Fileira anterior com nove cerdas submedianas, mediana com quatro e posterior com 20.

A6: 12 cerdas no tubérculo lateral, seis delas robustas. Fileira anterior com nove cerdas submedianas; mediana com quatro e posterior com nove.

A7: 10 cerdas no tubérculo laterais, seis delas longas, todas lisas e pontiagudas. Fileira transversal anterior com quatro cerdas e posterior com duas.

A8: tubérculo lateral pouco pronunciado, com uma cerda longa. Duas fileiras de cerdas submedianas lisas e pontiagudas, anterior com duas e posterior com quatro.

A9: duas fileiras de cerdas transversais lisas e pontiagudas, com quatro cerdas cada.

A10: diversas microcerdas esparsamente distribuídas no dorso.

### **Primeiro instar**

*Corpo.* Comprimento total  $2,10 \pm 0,19$  mm (Tabela 5).

*Cabeça* (Fig. 22). Comprimento da cápsula cefálica  $0,24 \pm 0,01$  mm; largura da cápsula cefálica  $0,40 \pm 0,02$  mm; comprimento da mandíbula  $0,34 \pm 0,006$  mm (Tabela 5). Coloração dorsal e ventral creme. Cerdas primárias S1-S12 presentes, S1 e S11 mais longas, pontiagudas. Cerda proximal do poro Vx menor do que as outras duas. Demais poros da cabeça presentes, porém menos visíveis do que nos demais ínstares. Mancha epicranial aparentemente a única presente no dorso; seção mediana ampla, cobrindo boa parte da metade basal da cabeça, conectada com a seção lateral, que cobre a região em torno dos olhos. Mancha

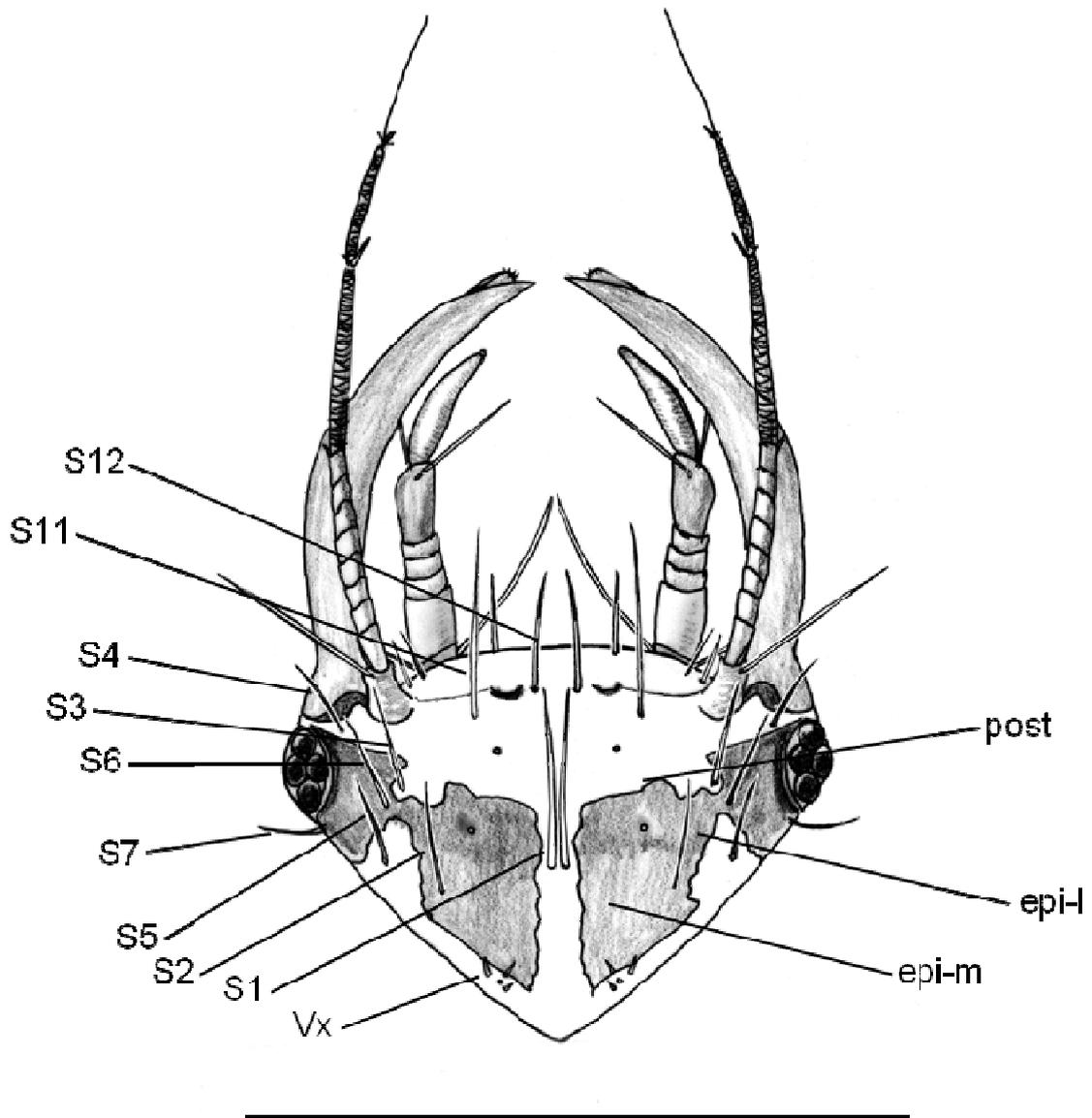


Figura 22. Dorso da cabeça da larva de primeiro instar de *Leucochrysa (N.) cf. postica*. epi - l = mancha epicranial lateral; epi - m = mancha epicranial mediana; post = mancha pós-frontal; Vx = três cerdas curtas ao redor de um poro; Sx = cerda primária (escala 0,5 mm).

pós-frontal pode estar fundida com seção mediana da mancha epicranial, mas sua presença não é evidente. Manchas intermandibular e frontal ausentes. Olhos com seis *stemmata*. Palpo labial mais robusto que as antenas; comprimento não ultrapassa as mandíbulas. Segmento basal com duas cerdas, a interna mais longa, e um poro. Segundo segmento com cinco anelações, a distal com duas cerdas apicais e um poro. Segmento terminal mais fino que os demais, afilado apicalmente; sensilas não evidentes. Base das antenas sem manchas. Escapo mais largo que o resto da antena; pedicelo afinando em direção ao ápice; flagelo mais fino. Espinho apical do pedicelo grande, acompanhado de uma microcerda; duas microcerdas na metade distal do comprimento do pedicelo. Flagelo com três microcerdas no ápice; cerda apical mais comprida que o próprio flagelo. Mandíbulas claras na base, escurecendo em direção apical e afilando suavemente; cerda lateral externa na base. Maxilas com ponta rombuda e com microcerdas e papilas; microcerdas uniformemente distribuídas na lateral externa. Depressões tentoriais pouco pronunciadas, com margem posterior escurecida e reta. Clípeo com seis cerdas, com ângulos levemente arredondados ou obtusos.

*Tórax* (Fig. 23). Protórax (T1): tubérculos laterais digitiformes relativamente curtos, não alcançando os olhos, com duas cerdas apicais longas, lisas e pontiagudas, a anterior mais curta e mais clara, e uma microcerda entre ambas. Três cerdas pequenas na fileira R1. Cerdas S1, S3, S4, S5 presentes, lisas pontiagudas; a primeira maior, partindo de chalaza; S2 ausente. S1Sc1 longa, partindo de chalaza; S2Sc1 pequena. Mancha castanho-clara no meio da tíbia.

Mesotórax (T2): subsegmento anterior sem cerdas; espiráculo circular não elevado, sem cerda associada. Tubérculo lateral digitiforme relativamente curto, com três cerdas apicais longas, lisas e pontiagudas, a anterior mais curta e mais clara. Escleritos Sc1 e Sc2 com duas microcerdas cada; Sc3 com apenas uma. Todas as cerdas associadas aos escleritos lisas e pontiagudas. Fileira transversal anterior com duas cerdas e posterior com quatro, todas longas, lisas e pontiagudas, partindo de chalaza.

Metatórax (T3): tubérculo lateral digitiforme relativamente curto, com três cerdas longas, lisas e pontiagudas, a anterior mais curta. Escleritos Sc1 e Sc2 com uma microcerda associada. Fileira transversal anterior com duas cerdas e posterior com quatro, todas longas, lisas e pontiagudas, partindo de chalaza.

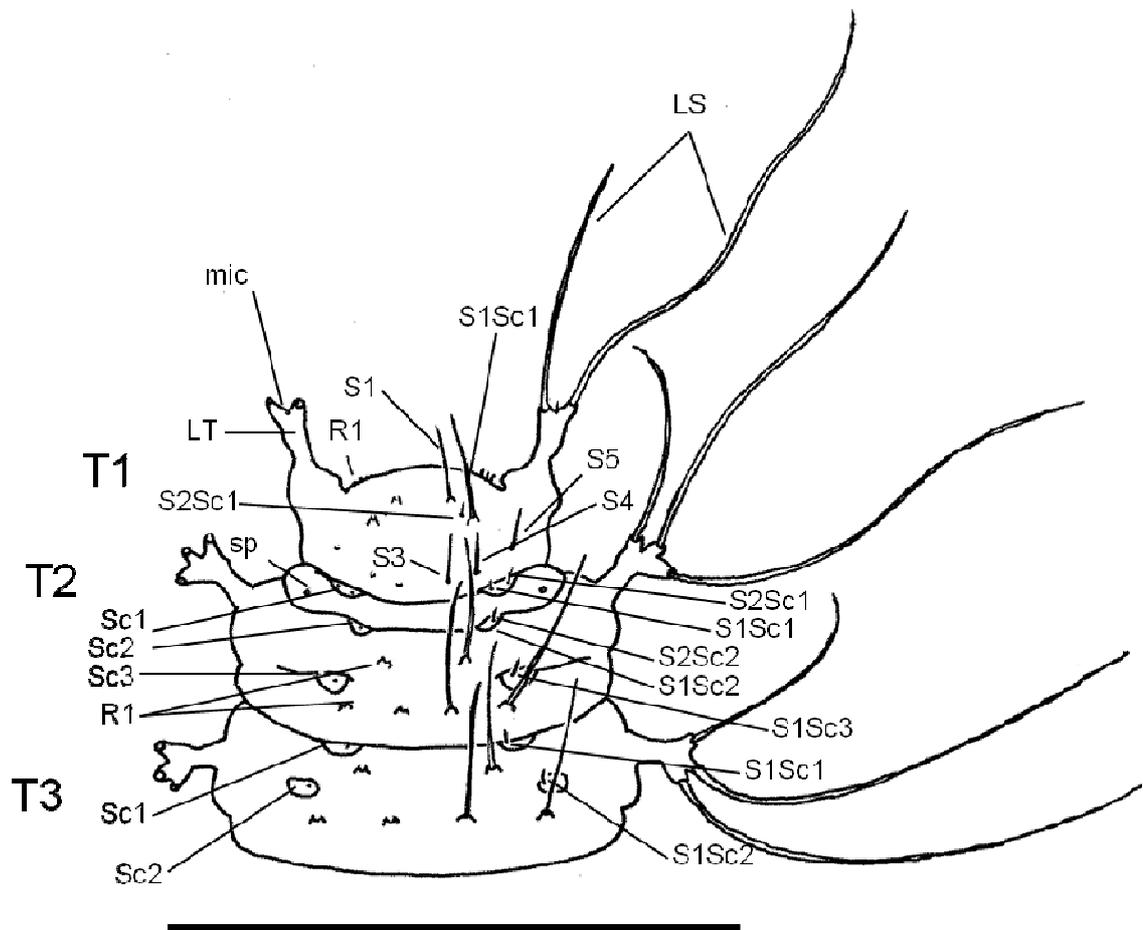


Figura 23. Tórax da larva de primeiro instar de *Leucochrysa (N.) cf. postica*. Tx = segmentos torácicos; LT = tubérculo lateral; LS = cerda do tubérculo lateral; mic = microcerda; R1 = fileira de cerdas; Sx = cerda primária; Scx = esclerito; SxScx = cerda associada ao esclerito; Sp = espiráculo (escala 1 mm)

*Abdome* (Fig. 24). Dorso com manchas castanho-escuras em A2-A8, ao redor dos tubérculos látero-dorsais em A2-A7 e nas laterais em A8. Tubérculos laterais abdominais papiliformes em A2-A7, com cerdas de comprimentos diferentes, a anterior mais curta que as demais. Cerdas submedianas lisas com ponta em forma de gancho em A1-A6, pontiagudas nos demais segmentos. Espiráculos circulares pequenos em A1-A8, com cerda associada em A2-A8.

A1: tubérculo látero-dorsal com duas cerdas de tamanho subigual, lisas com ponta em forma de gancho, e uma microcerda intercalada. Fileira com quatro cerdas submedianas, entre os LDT, partindo de chalaza.

A2-A5: espiráculo circular muito pequeno, menor que em A1, com cerda associada lisa e pontiaguda. Tubérculos laterais digitiformes, com duas cerdas de tamanho subigual, lisas, com ponta em forma de gancho (A2-A4) ou pontiagudas (A5). Tubérculo látero-dorsal com duas cerdas subiguais, lisas com ponta em forma de gancho, intercaladas por uma microcerda. Duas fileiras transversais de cerdas submedianas entre os LDT: anterior com quatro e posterior com duas, todas partindo de chalaza.

A6: tubérculos laterais papiliformes, com duas cerdas longas, lisas pontiagudas. Tubérculo látero-dorsal com base bem desenvolvida, portando uma cerda longa, lisa com ponta em forma de gancho, e outra curta, lisa e pontiaguda, intercaladas por uma microcerda. Cerda associada ao espiráculo pequena, lisa e pontiaguda. Duas fileiras de cerdas submedianas: anterior com quatro e posterior com duas, todas partindo de chalaza.

A7: tubérculos laterais papiliformes direcionados posteriormente, com duas cerdas longas subiguais, lisas e pontiagudas. Tubérculo látero-dorsal com base bem desenvolvida, com uma cerda longa (LDS1), lisa com ponta em forma de gancho, e uma curta (LDS2), lisa e pontiaguda, com uma microcerda entre ambas. Duas cerdas submedianas pequenas entre os LDTs.

A8: tubérculos laterais pouco desenvolvidos, com uma cerda longa, lisa pontiaguda. Uma fileira de quatro cerdas submedianas pequenas na metade posterior do segmento.

A9: três fileiras de cerdas SMS: anterior com duas cerdas pequenas; mediana com quatro pequenas; posterior com quatro, as laterais bem maiores, atingindo A10. Um par de cerdas igualmente longas na lateral do segmento.

A10: oito microcerdas, concentradas na extremidade distal do segmento.

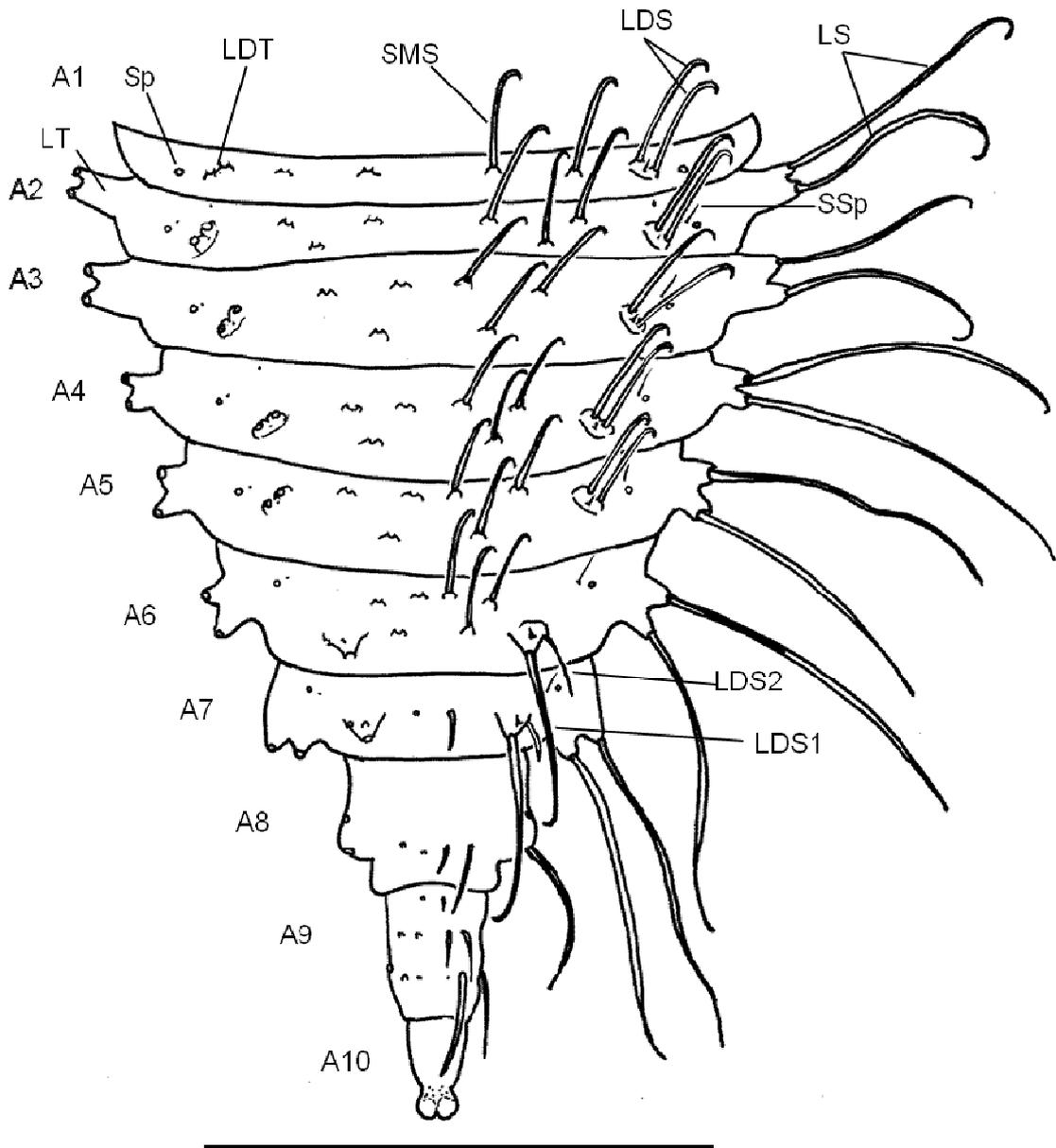


Figura 24. Abdome da larva de primeiro instar de *Leucochrysa (N.) cf. postica*. Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; SMS = cerdas submedianas; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo (escala 1mm).

#### 4.4. Comparação das características morfológicas larvais de *Leucochrysa* spp.

As três espécies de *Leucochrysa* aqui estudadas são tipicamente carregadoras de lixo, apresentando o abdome giboso, tubérculos laterais torácicos longos e tubérculos laterais abdominais papiliformes em A2 e A3 e digitiformes em A4 a A7, todos portando cerdas longas, e cerdas torácicas e abdominais dorsais lisas e/ou serrilhadas, geralmente com ponta em forma de gancho (Díaz-Aranda e Monserrat, 1995; Tsukaguchi, 1995; Mantoanelli *et al.*, 2006, 2011).

Tauber *et al.* (2011b) propuseram as características diagnósticas das larvas de *Leucochrysa*, com base em estudos com quatro espécies de *Leucochrysa* (*Nodita*) Neárticas: *L. (N.) americana* Banks, *L. (N.) explorata* (Hagen), *L. (N.) floridana* Banks e *L. (N.) pavidata* (Hagen) (Tauber, 2004), quatro de *Leucochrysa* (*Nodita*) Neotropicais: *L. (N.) azevedoi*, *L. (N.) digitiformis*, *L. (N.) marquezii* e *L. (N.) rodriguezii* (Mantoanelli *et al.*, 2011), e duas espécies de *Leucochrysa* (*Leucochrysa*) Neotropicais: *L. (L.) varia* (Mantoanelli *et al.*, 2006) e *L. (L.) boxii* (Tauber *et al.*, 2011b). Estas 10 espécies permitiram a definição de 12 características distintivas, para os três instares larvais (exceto onde assinalado), do gênero *Leucochrysa*:

- 1) tubérculos laterais torácicos longos, o protorácico estendendo-se ao menos até a metade da cabeça e os meso e metatorácicos mais longos do que metade da largura do segmento correspondente;
- 2) cerdas muito longas nas superfícies apical e lateral dos tubérculos laterais do tórax, dispostas em forma de leque;
- 3) segmentos anteriores do abdome mais robustos que os do tórax, conferindo um aspecto de corcunda à larva em vista lateral;
- 4) segmentos abdominais A7 a A10 pequenos, curvados ventralmente e parcialmente retraídos para dentro um do outro;
- 5) cerda terminal da antena com ao menos a metade do comprimento do flagelo;
- 6) cerdas primárias S1, S3, S4 e S5 presentes e S2 ausente no protórax;
- 7) mesotórax e metatórax com duas fileiras transversais de cerdas longas, lisas com ponta em forma de gancho (raramente pontiagudas) partindo de chalaza;

8) tubérculos laterais nos segmentos abdominais A2 e A3 papiliformes, com cerdas longas na superfície anterior, dorsal e apical (apenas 2º e 3º instares);

9) tubérculos laterais nos segmentos abdominais A4 a A7 levemente alongados, com cerdas longas partindo principalmente da superfície apical (apenas 2º e 3º instares);

10) segmentos abdominais A1 a A5 com um par de tubérculos látero-dorsais portando duas cerdas longas, lisas, com ponta em forma de gancho, intercaladas por uma microcerda pontiaguda;

11) segmento abdominal A1 com fileira única de cerdas submedianas lisas com ponta em forma de gancho, entre os tubérculos látero-dorsais (1º instar: 4 cerdas; 2º e 3º instares: número de cerdas variável);

12) segmentos abdominais A2 a A5 com três (2º e 3º instares) ou duas (1º instar) fileiras de cerdas submedianas lisas com ponta em forma de gancho, a posterior entre os tubérculos látero-dorsais (1º instar: 4 cerdas na fileira anterior, 2 na fileira posterior; 2º e 3º instares: número de cerdas variável).

As três espécies descritas também apresentam essas 12 características. Considerando-se as agora 13 espécies conhecidas, complementações a algumas dessas características, relacionadas ao número de cerdas, são sugeridas, visando dar melhor noção de sua variação em diferentes regiões das larvas.

Para a característica nº 2, adicionar: “Tubérculos protorácicos com 20 a 50 cerdas, mesotorácicos com 15 a 45, metatorácicos com 13 a 47 (2º instar); tubérculos protorácicos com 22 a 130 cerdas, mesotorácicos com 18 a 130, metatorácicos com 20 a 115 (3º instar)”.

Para a característica nº 7, adicionar: “No mesotórax, fileira anterior com 4 a 14 cerdas, posterior com 6 a 24 (2º instar); fileira anterior com 4 a 42 cerdas, posterior com 6 a 108 (3º instar). No metatórax, fileira anterior com 4 a 8 cerdas, posterior com 4 a 32 (2º instar); fileira anterior com 4 a 32 cerdas, posterior com 8 a 102 (3º instar)”.

Para a característica nº 11, substituir “número de cerdas variável” por: “2º instar: 3 a 18 cerdas; 3º instar: 8 a 50 cerdas”.

Para a característica nº 12, substituir “número de cerdas variável” por: “2º instar: 2 a 14 cerdas na fileira anterior, 4 a 6 na mediana, 2 a 24 na posterior; 3º instar: 6 a 52 cerdas na fileira anterior, 4 a 14 na mediana, 6 a 96 cerdas na posterior”.

Também se propõe aqui a inclusão de uma 13<sup>a</sup> característica para a diagnose das larvas de *Leucochrysa*, conforme segue:

13) par de cerdas dos tubérculos látero-dorsais nos segmentos abdominais A6 e A7 de tamanho distinto: uma cerda longa e outra mais curta, geralmente menor que metade do comprimento da primeira.

Nas quatro espécies Neárticas descritas por Tauber (2004), as primeiras espécies do gênero a serem descritas, tubérculos látero-dorsais são descritos para A6, mas não para A7. Porém, nos trechos das descrições das características de A7, como por exemplo: “...*mesal area with two long, robust, thorny, hooked SMS arising from large chalazae, two to six small, pointed SMS between larger setae.*” [*L. (N.) americana*, p. 1147] e “...*Dorsum with two to four small, pointed SMS between larger setae.*” [*L. (N.) explorata*, p. 1151], é possível identificar a presença de tubérculos látero-dorsais pouco pronunciados (= *chalazae*) e suas cerdas longas (= *two long, robust ... SMS*), com cerdas submedianas entre eles (= *two to six small, pointed SMS between larger setae*); estas “*larger setae*” foram interpretadas como as cerdas longas dos dois tubérculos látero-dorsais de A7.

Além dos novos intervalos nos números de cerdas e a nova característica proposta, outro conjunto de características presentes nas larvas das espécies aqui estudadas foi também investigado nas larvas das outras seis espécies neotropicais já descritas. Estas características, presentes em todas essas espécies, não foram documentadas na literatura citada acima, e são a seguir apresentadas:

a) presença de três pares de poros dorsais na cabeça. Destes, somente o poro Vx (posterior), com três cerdas pequenas associadas, é citado nas descrições anteriores. Os outros dois pares, um mediano, abaixo da mancha pós-frontal, e outro anterior, acima da mancha pós-frontal, foram encontrados em todas as espécies estudadas. Estes poros são idênticos ao Vx, sendo mais visíveis em microscopia óptica, embora nas três espécies descritas também sejam visíveis ao microscópio estereoscópico;

b) presença de microcerda entre ou na base das cerdas dos tubérculos laterais da larva de 1<sup>o</sup> instar;

c) cerdas nos tubérculos laterais abdominais mais longas em A4-A7 do que em A2 e A3;

d) microcerdas associadas às fileiras de cerdas submedianas em A2-A6, com o seguinte padrão: dois pares (2+2) na margem anterior do segmento, um alinhado com os espiráculos e o outro próximo à extremidade da fileira anterior de SMS; um par associado à fileira mediana de SMS, em sua extremidade; um par associado à fileira posterior de SMS, alinhado ao da fileira mediana (apenas 2º e 3º instares).

Como não foi possível averiguar a presença dessas quatro características nas larvas das quatro espécies neárticas descritas na literatura, sua inclusão na lista de características diagnósticas do gênero *Leucochrysa* é prematura, havendo a necessidade de sua confirmação também para estas espécies para tal proposição ser concretizada.

Em resumo, as 12 características listadas em Tauber *et al.* (2011b) foram corroboradas por mais três espécies. Estas três espécies trouxeram também informações adicionais para o rol de características larvais que suportam as relações filogenéticas do gênero. Além disso, as atuais 13 características distintivas das larvas de *Leucochrysa* constituem suporte robusto o suficiente para a diferenciação de *Leucochrysa* dos demais gêneros neotropicais.

#### 4.5. Chaves para a identificação de larvas de *Leucochrysa* neotropicais

Nas chaves abaixo, as três espécies aqui descritas foram adicionadas às demais espécies neotropicais previamente descritas (Mantoanelli *et al.*, 2006, 2011; Tauber *et al.*, 2011b). Estas chaves foram confeccionadas com base em Tauber *et al.* (2011b) e ampliam a capacidade de identificar a diversidade de *Leucochrysa* spp. que ocorrem na região da Mata Atlântica.

##### 5.5.1. Chave para o semaforonte B (2º e 3º instares):

- |  |                         |
|--|-------------------------|
| 1. Mancha epicranial com apenas uma seção (mesial); seção lateral ausente .....  | 2                       |
| 1'. Mancha epicranial com duas seções (mesial e lateral) .....   | 4                       |
| 2. Tubérculos laterais torácicos com cerdas lisas, todas com ponta em forma de gancho .....                                      | <i>rodriguezi</i> Navás |
| 2'. Tubérculos laterais torácicos com cerdas serrilhadas ou micro-serrilhadas, pontiagudas ou com ponta em forma de gancho ..... | 3                       |
| 3. Dorso do tórax e abdome com manchas pequenas castanho-claras .....  |                         |
| .....  | <i>azevedoi</i> Navás   |

- 3'. Dorso do tórax e abdome sem manchas.....  
 ..... *paraquaria* Navás
4. Espiráculos torácicos pequenos, redondos, não elevados acima da superfície do tegumento ..... 5
- 4'. Espiráculos torácicos grandes, elevados acima da superfície do tegumento, com câmara bulbosa ..... 8
5. Protórax com cerdas secundárias abaixo ou entre as cerdas S3 e S4 ..... 6
- 5'. Protórax sem cerdas secundárias abaixo ou entre as cerdas S3 e S4 ..... 7
6. Manchas intermandibular e frontal completas; mancha epicranial com seção mesial completa ..... *cruentata* (Schneider)
- 6'. Manchas intermandibular e frontal incompletas; mancha epicranial com seção mesial reduzida ..... *postica* Navás
7. Protórax com cerdas dorsais lisas com ponta em forma de gancho; mesotórax e metatórax sem manchas ..... *digitiformis* Tauber & Albuquerque
- 7'. Protórax com cerdas dorsais lisas pontiagudas; mesotórax e metatórax com manchas marrom-escuras ..... *marquezi* Navás
8. Tubérculos laterais torácicos com menos de 25 (2º instar) ou 30 (3º instar) cerdas (LS); mesotórax e metatórax sem manchas ..... *varia* (Schneider)
- 8'. Tubérculos laterais torácicos com mais de 35 (2º instar) ou 70 (3º instar) cerdas (LS); mesotórax e metatórax com manchas ..... *boxi* Navás

#### 5.5.2. Chave para o semaforonte A (1º instar):

1. Mancha epicranial com apenas uma seção (mesial); seção lateral ausente ..... 2
- 1'. Mancha epicranial com duas seções (mesial e lateral) ..... 4
2. Cerdas dos tubérculos laterais torácicos lisas e pontiagudas .....  
 ..... *rodriguezi* Navás
- 2'. Cerdas dos tubérculos laterais torácicos serrilhadas ou microserrilhadas ..... 3
3. Dorso do tórax e abdome com manchas pequenas castanho-claras; S1, S1Sc1 e cerdas das fileiras (R1) anterior e posterior do mesotórax e metatórax lisas ..... *azevedoi* Navás
- 3'. Dorso do tórax e abdome sem manchas; S1, S1Sc1 e cerdas das fileiras (R1) anterior e posterior do mesotórax e metatórax serrilhadas  
 .....*paraquaria* Navás

4. Espiráculos torácicos pequenos, não elevados acima da superfície do tegumento ..... 5
- 4'. Espiráculos torácicos grandes, elevados acima da superfície do tegumento, com câmara bulbosa ..... 8
5. Tórax com manchas no dorso ..... 6
- 5'. Tórax sem manchas no dorso ..... 7
6. Cerdas dorsais no meso e metatórax com ponta em forma de gancho; segmentos abdominais com manchas marrons .....  
..... *digitiformis* Tauber & Albuquerque
- 6'. Cerdas dorsais no meso e metatórax pontiagudas; segmentos abdominais sem manchas ..... *marquezi* Navás
7. Manchas intermandibular e frontal presentes, manchas epicraniais mediana e lateral presentes ..... *cruentata* (Schneider)
- 7'. Manchas intermandibular e frontal ausentes; manchas epicraniais mediana e lateral unidas estendendo-se até a margem dos olhos ..... *postica* Navás
8. Cerdas dos tubérculos laterais (LS) do meso e metatórax de tamanho semelhante, pontiagudas; cerdas dorsais do meso e metatórax pontiagudas ..... *varia* (Schneider)
- 8'. Cerdas dos tubérculos laterais (LS) do meso e metatórax mais curta e com ponta em forma de gancho; cerdas dorsais do meso e metatórax com ponta em forma de gancho ..... *boxi* Navás

#### 4.6. Análise cladística da tribo Leucochrysinini

##### 4.6.1. Lista de caracteres analisados

Foram incluídos caracteres de larvas e de adultos. Os primeiros abrangeram a maior variação morfológica possível nesse estágio. Muitos desses caracteres foram observados em espécimes larvais, enquanto outros foram obtidos de informações na literatura (Tabela 1). Oito dos caracteres analisados e listados abaixo são oriundos da lista de características diagnósticas das larvas de *Leucochrysa* compilada por Tauber (2004) e ampliada por Mantoanelli *et al.* (2006) e Tauber *et al.* (2011b). Todos os caracteres de adultos analisados foram extraídos de Brooks e Barnard (1990), que listam as características apomórficas e plesiomórficas desse estágio em Chrysopidae. Destes últimos, os considerados plesiomórficos foram codificados como 0 (zero) e os apomórficos como 1 (um).

#### 4.6.1.1. Cabeça da larva

##### **Caráter 1. Mandíbulas - comprimento em relação à largura da cabeça:**

- (0) mandíbulas mais curtas que a largura da cabeça (Figs. 25, 26);
- (1) mandíbulas mais compridas que a largura da cabeça (Figs. 27-29).

Esta característica havia sido proposta para separar o subgênero *Leucochrysa* (*Leucochrysa*) de *Leucochrysa* (*Nodita*), mas, segundo Tauber *et al.* (2011b), o comprimento das mandíbulas pode ser correlacionado com o tamanho corporal. Por essa razão, é esperado que espécies grandes apresentem mandíbulas maiores. Neste trabalho, os autores sugerem o exame de mais espécies de ambos os subgêneros para confirmar a validade desta característica.

##### **Caráter 2. Antenas - comprimento em relação ao comprimento das mandíbulas:**

- (0) mais de duas vezes o comprimento da mandíbula (Fig. 25);
- (1) menos de duas vezes o comprimento da mandíbula (Figs. 26-29).

Antenas mais compridas que mandíbulas são características de *Hemerobius* e *Vieira*. Nos demais táxons, a antena pode ser maior que a mandíbula, mas o comprimento da primeira nunca ultrapassa 1 1/2 o comprimento da segunda.

##### **Caráter 3. Antenas - flagelo, forma da cerda subapical:**

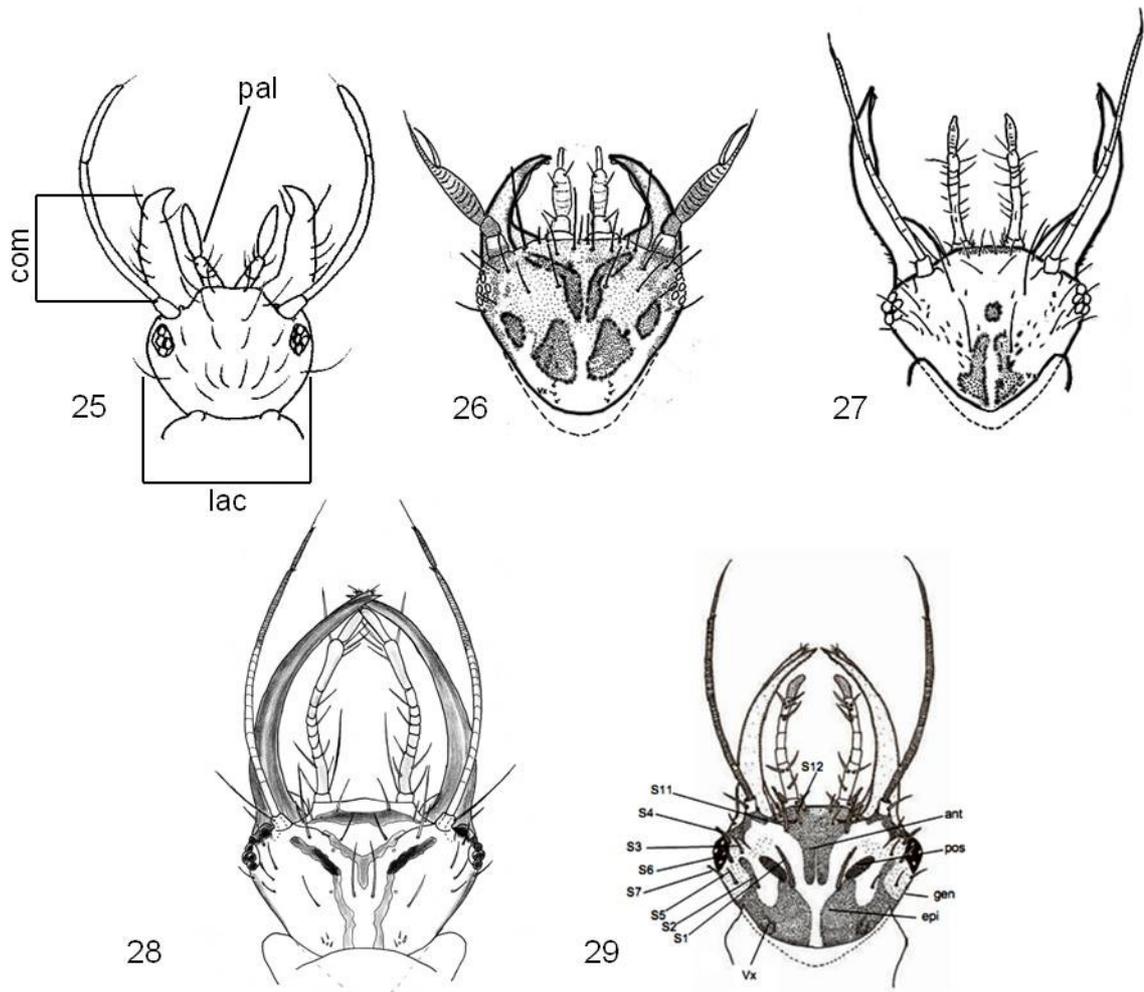
- (0) cerda subapical ausente (Fig. 30);
- (1) cerda subapical não modificada (Fig. 31);
- (2) cerda subapical robusta, em forma de esporão (Fig. 32).

O estado 2 foi encontrado apenas em *Vieira*; porém, na análise, esse caráter se mostrou ambíguo, não sendo possível estabelecer uma hipótese de homologia sem assumir algum tipo de otimização.

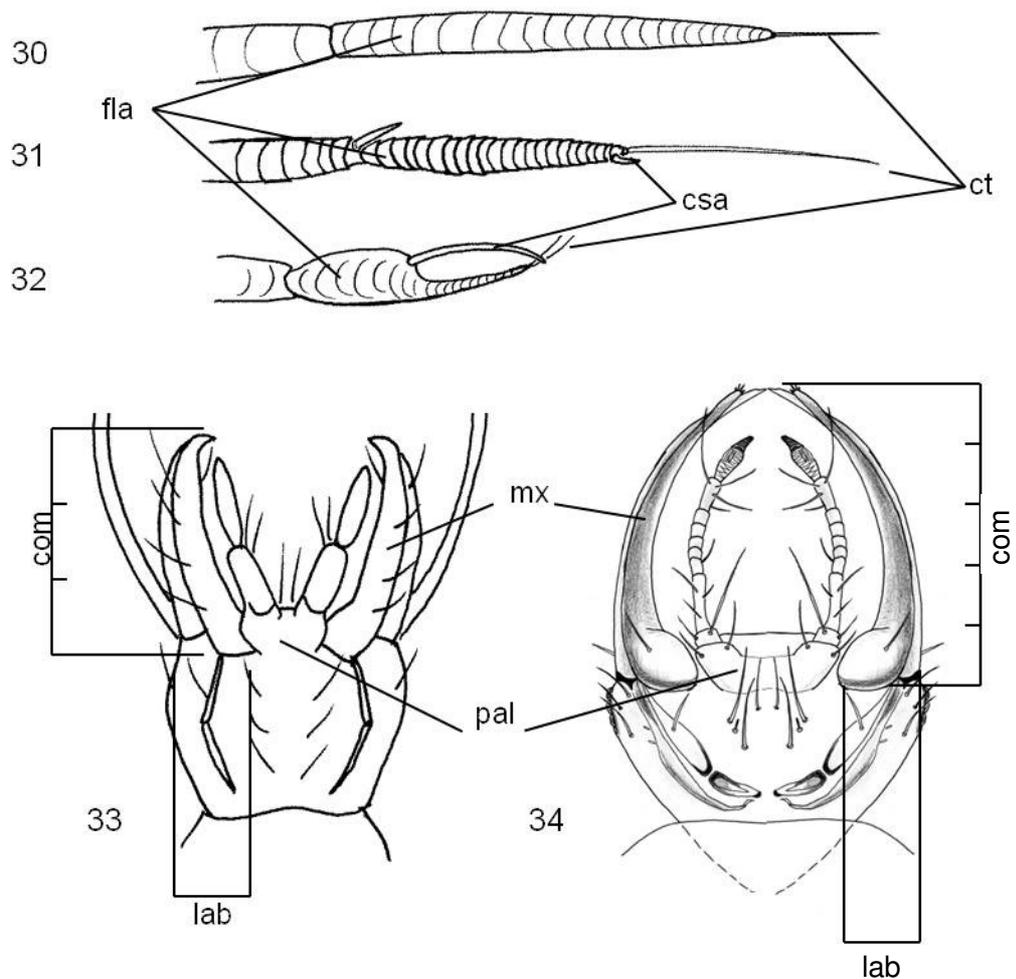
##### **Caráter 4. Antenas - comprimento da cerda terminal em relação ao flagelo:**

- (0) menor que a metade do comprimento do flagelo (Fig. 30);
- (1) com pelo menos a metade do comprimento do flagelo (Fig. 31).

Destacado por Mantoanelli *et al.* (2006) como diagnóstico para *Leucochrysa* spp. com distribuição neotropical, o estado 1 é compartilhado com



Figuras 25-29. Cabeça de larvas de Neuroptera, vista dorsal: 25. *Hemerobius humulinus* (L3); 26. *Vieira elegans* (L1) (adaptado de Tauber *et al.*, 2006); 27. *Plesiochrysa brasiliensis* (L3) (adaptado de Tauber *et al.*, 2001); 28. *Leucochrysa* (N.) cf. *paraquaria* (L3). 29. *Chrysopodes lineafrons* (L3) (adaptado de Silva, 2006). ant = mancha anterior; com = comprimento da mandíbula; epi = mancha epicranial; gen = mancha genal; lac = largura da cabeça; pal = palpíger; pos = mancha pós-frontal; Vx = três cerdas curtas ao redor de um poro; S1-S7, S11, S12 = cerdas primárias.



Figuras 30-34. Cabeça de larvas de Neuroptera: 30. Flagelo de *Hemerobius humulinus* (L3); 31. Flagelo de *Leucochrysa (Nodita) cf. cruentata* (L3); 32. Flagelo de *Vieira elegans* (L1); 33. Vista ventral de *H. humulinus* (L3); 34. Vista ventral de *L. (N.) cf. cruentata* (L3). com = comprimento da mandíbula; csa = cerda subapical; ct = cerda terminal; fla = flagelo; lab = largura basal da mandíbula; mx = maxila; pal = palpíger.

*Gonzaga* (Tauber *et al.*, 2008a) e se apresenta levemente distinto em *Santocellus* (Tauber *et al.*, 2008c). Porém, esta variação não difere tanto para ser considerado como um estado diferente.

**Caráter 5. Palpos labiais - distância entre os palpígeres:**

(0) palpígeres muito próximos (Figs. 25, 26, 33);

(1) palpígeres separados por distância no mínimo superior a sua própria largura (Fig. 34).

O estado 0 pode ser observado em *Vieira*, cujos palpos são muito próximos (Fig. 26).

**Caráter 6. Mandíbulas e maxilas - largura basal em relação ao comprimento:**

(0) robustas basalmente; largura basal com cerca de 1/3 do comprimento (Fig. 33);

(1) estreitas basalmente; largura basal com menos de 1/5 do comprimento (Fig. 34).

Mandíbulas + maxilas curtas e robustas são características de *Hemerobius* e *Vieira*.

**Caráter 7. Maxilas - cerdas na parte ventral:**

(0) com mais de três cerdas (Fig. 33);

(1) com menos de três cerdas (Fig. 34).

As maxilas de Chrysopidae podem apresentar microcerdas ou até cerdas pequenas, como em *Plesiochrysa* (Fig. 27). Já em Hemerobiidae as cerdas são mais conspícuas nas maxilas e mandíbulas, característica destacada em várias descrições de larvas (Miller e Lambdin, 1984; Miller e Cave, 1987; Krakauer e Tauber, 1996; Tauber e Krakauer, 1997).

**Caráter 8. Mandíbulas - comprimento em relação ao comprimento da cápsula cefálica:**

(0) menor (Fig. 25);

(1) maior (Fig. 28).

Mandíbulas com comprimento menor que o da cápsula cefálica é característico de *Vieira* e *Hemerobius*. O estado encontrado nesses dois táxons é

o mesmo registrado para as descrições de Hemerobiidae consultadas (Miller e Lambdin, 1984; Miller e Cave, 1987; Krakauer e Tauber, 1996; Tauber e Krakauer, 1997).

**Caráter 9. Cerdas cefálicas - tipo:**

(0) lisas e pontiagudas (Fig. 28);

(1) ornamentadas (Fig. 29).

O tipo de cerdas cefálicas pode ser considerado como um caráter diagnóstico para certos gêneros de Chrysopidae (Gepp, 1984). Por exemplo, *Chrysopodes* apresenta cerdas serrilhadas (Fig. 29; Silva, 2006) e *Vieira*, cerdas rugosas (Fig. 26; Tauber *et al.*, 2006).

**Caráter 10. Cerdas secundárias entre as primárias:**

(0) ausentes (Fig. 28);

(1) presentes (Fig. 27).

Cerdas secundárias entre as cerdas primárias dorsais são encontradas em *Plesiochrysa*, *Chrysopodes* e *Ceraeochrysa*. *Hemerobius* foi considerado não aplicável ( - ) devido à precariedade do material estudado e a ausência desta informação para a descrição de uma espécie do mesmo gênero encontrada na literatura (Miller e Lambdin, 1984).

4.6.1.2. Tórax da larva

**Caráter 11. Tubérculos torácicos - forma e comprimento:**

(0) papiliformes, curtos (Fig. 35);

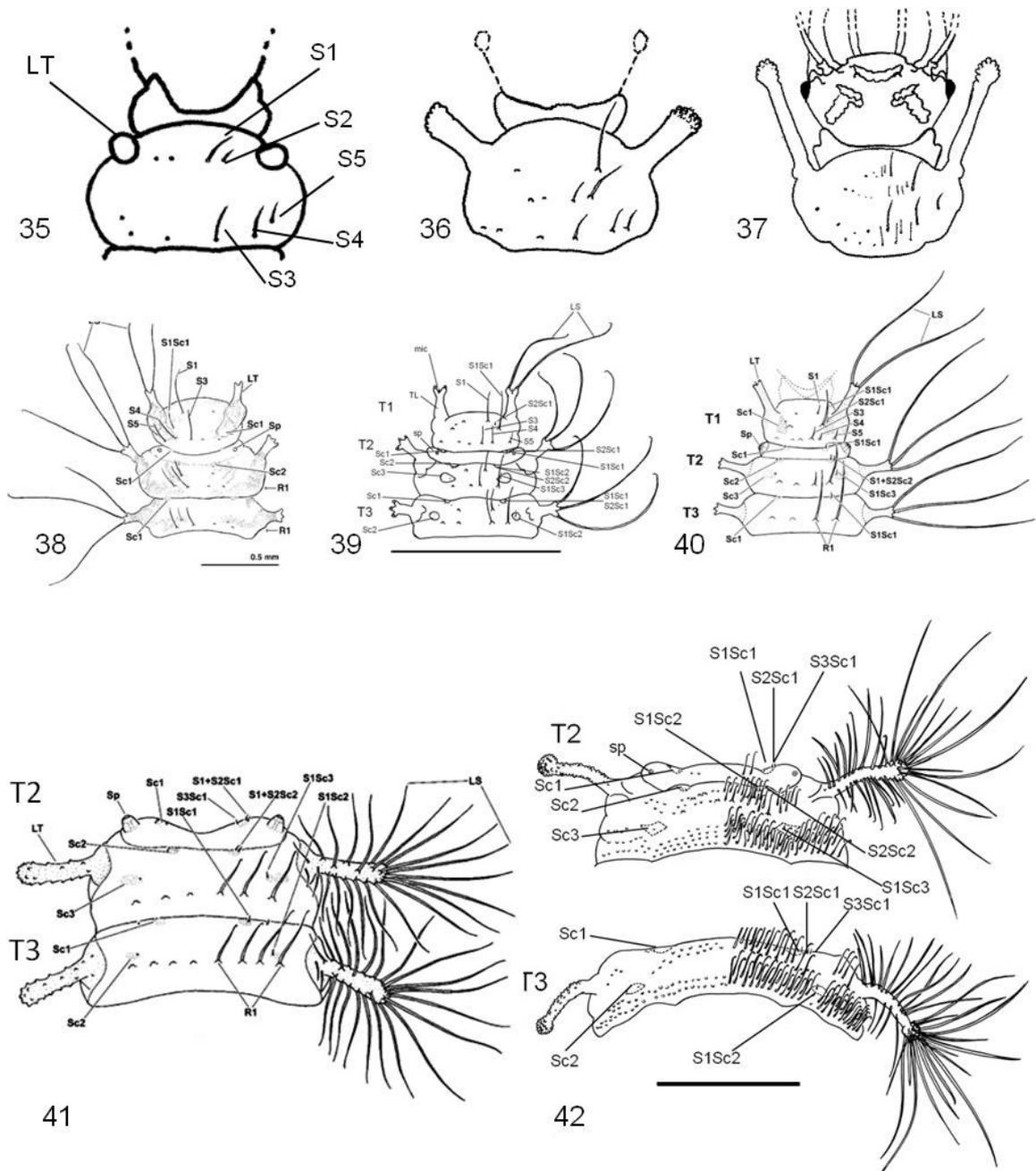
(1) digitiformes curtos, não alcançando a metade da cabeça (Fig. 36);

(2) digitiformes alongados, alcançando a base das mandíbulas (Fig. 37).

Tubérculos alongados até pelo menos a metade da cabeça são características das larvas de *Leucochrysa* apontadas por Tauber (2004), Mantoanelli *et al.* (2006, 2011) e Tauber *et al.* (2011b). *Hemerobius* foi considerado não aplicável ( - ), pois não apresenta tubérculos laterais.

**Caráter 12. Protórax (T1) da larva de 1º instar (L1) - tamanho das cerdas dos tubérculos laterais (LS):**

(0) iguais (Figs. 38, 40);



Figuras 35-42. Tórax de larvas de Chrysopidae: 35. Protórax de *Plesiochrysa brasiliensis* (L3); 36. Protórax de *Ceraeochrysa everes* (L3); 37. Protórax de *Leucochrysa (Nodita) cf. postica* (L3); 38. *Santocellus atlanticis* (L1) (adaptado de Tauber *et al.*, 2008c); 39. *Leucochrysa (Nodita) cf. cruentata* (L1); 40. *Leucochrysa (Leucochrysa) varia* (L1) (adaptado de Mantoanelli *et al.*, 2006); 41. Meso e metatórax de *L. (L.) varia* (L3) (adaptado de Mantoanelli *et al.*, 2006); 42. Meso e metatórax de *L. (N.) cf. postica* (L3). Tx = segmento torácico; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; Sx = cerda primária; Scx = esclerito; SxScx = cerda associada ao esclerito; Sp = espiráculo; R1 = fileira de cerdas.

(1) desiguais, anterior menor (Fig. 39).

*Leucochrysa (Nodita) azevedoi*, *L. (N.) cf. cruentata*, *L. (N.) cf. duarte*, *L. (N.) cf. paraquaria* e *L. (N.) cf. postica* apresentam o estado 1. Esse caráter foi considerado homoplástico nas análises, pois as demais espécies de *Leucochrysa* apresentam o estado 0. *Hemerobius* foi considerado não aplicável ( - ), pois não apresenta tubérculos laterais.

**Caráter 13. Protórax (T1) da larva de 1º instar (L1) - microcerda entre as cerdas dos tubérculos laterais (LS):**

(0) ausente (Fig. 38);

(1) presente (Figs. 39, 40).

A presença de microcerda entre as cerdas dos tubérculos laterais de L1 foi observada em todas as espécies de *Leucochrysa* e *Gonzaga* estudadas, mas não em *Santocellus* (Tauber *et al.*, 2008c). *Hemerobius* foi considerado não aplicável ( - ), pois não apresenta tubérculos laterais.

**Caráter 14. Protórax (T1) da larva de 3º instar (L3) - fileira de cerdas secundárias abaixo ou entre as cerdas primárias S3, S4 e S5:**

(0) ausente (Figs. 35, 36);

(1) presente (Figs. 2, 18, 37).

Cerdas secundárias abaixo das primárias S3 a S5 no protórax são encontradas apenas em *Leucochrysa (Leucochrysa) boxi*, *L. (N.) cf. cruentata* e *L. (N.) cf. postica*. *Hemerobius* foi considerado não aplicável ( - ) pela ausência de uma hipótese de homologia na quetotaxia do corpo das larvas de Hemerobiidae. Tauber e Krakauer (1997) sugerem semelhança entre o número e comprimento das cerdas corporais; porém, esta informação não é suficiente para o estabelecimento de uma hipótese de homologia.

**Caráter 15. Protórax (T1) da larva de 3º instar (L3) - cerda S2:**

(0) ausente (Fig. 37);

(1) presente (Figs. 35, 36).

Protórax com cerdas primárias S1, S3, S4 e S5 presentes e S2 ausente (em todos os instares) é uma das características distintivas de *Leucochrysa* (Tauber, 2004; Mantoanelli *et al.*, 2006, 2011), mas se mostrou ambíguo na análise. *Hemerobius* foi considerado não aplicável ( - ).

**Caráter 16. Mesotórax (T2) da larva de 1º instar (L1) - número de fileiras de cerdas:**

(0) uma (Fig. 40);

(1) duas (Fig. 39).

Mesotórax com duas fileiras de cerdas dorsais é uma das características distintivas de *Leucochrysa*, com exceção de *L. (L.) varia*, que é a única espécie do gênero a apresentar uma fileira de cerdas dorsais no mesotórax (Mantoanelli *et al.*, 2006; Tauber *et al.*, 2011b). *Hemerobius* foi considerado não aplicável (-).

**Caráter 17. Mesotórax (T2) da larva de 3º instar (L3) - subsegmento anterior, cerdas secundárias entre os espiráculos:**

(0) ausentes (Fig. 41);

(1) presentes (Fig. 42).

Apenas três táxons analisados não apresentam cerdas entre os espiráculos mesotorácicos: *Ceraeochrysa*, *Chrysopodes* e *L. (N.) varia*.

**Caráter 18. Mesotórax (T2) - forma dos espiráculos:**

(0) rente à superfície do tegumento, não elevado (Fig. 42);

(1) elevado (Fig. 41).

A única característica larval que sustenta a divisão atual de *Leucochrysa* em dois subgêneros é a forma dos espiráculos, elevados em forma de tubérculo e com peritrema bem esclerotizado em *Leucochrysa (Leucochrysa)*. Além das duas espécies do subgênero *Leucochrysa*, esta característica também está presente em *Chrysopodes* e *Santocellus*.

**Caráter 19. Mesotórax (T2) - coloração dos espiráculos:**

(0) escuros;

(1) translúcidos.

**Caráter 20. Metatórax (T3) da larva de 1º instar (L1) - número de fileiras de cerdas:**

(0) uma (Fig. 40);

(1) duas (Fig. 39).

Metatórax com duas fileiras de cerdas dorsais é uma das características distintivas de *Leucochrysa*, com exceção de *L. (L.) varia*, que é a única espécie do

gênero a apresentar uma única fileira de cerdas dorsais neste segmento (Mantoanelli *et al.*, 2006; Tauber *et al.*, 2011b). *Hemerobius* foi considerado não aplicável (-).

**Caráter 21. Metatórax (T3) da larva de 3º instar (L3) - número de fileiras de cerdas:**

(0) uma (Fig. 41);

(1) duas (Fig. 42).

**Caráter 22. Tubérculos laterais da larva de 3º instar (L3) - número total de cerdas:**

(0) até 120;

(1) de 121 a 240;

(2) mais de 240.

O número de cerdas dos tubérculos laterais foi calculado pela soma do número médio de cerdas dos três tubérculos laterais do lado direito. Estas médias foram discretizadas em três intervalos, sem sobreposição de valores. *Hemerobius* foi considerado não aplicável (-).

**Caráter 23. Cerdas - distribuição no dorso do tórax:**

(0) esparsamente;

(1) densamente.

As larvas de terceiro instar de *Leucochrysa*, *Gonzaga* e *Santocellus* apresentam uma quantidade maior de cerdas no dorso do tórax em comparação com os demais gêneros; porém, esta característica se mostrou ambígua na análise.

**Caráter 24. Cerdas dorsais da larva de 1º instar (L1) - ponta das cerdas em geral:**

(0) pontiaguda (Fig. 39);

(1) forma de gancho (Fig. 41);

(2) forma de ganchos múltiplos.

Cerdas dorsais com ponta em forma de gancho é uma característica comum em larvas carregadoras de lixo (New, 1984). As larvas com cerdas secundárias dorsais pontiagudas no primeiro instar apresentam cerdas com ponta

em forma de gancho no terceiro instar. O estado 2, ponta com ganchos múltiplos, é característica exclusiva de *Vieira* entre os táxons estudados.

**Caráter 25. Tubérculos laterais - tipo de cerdas (LS):**

- (0) lisa;
- (1) serrilhada.

Cerdas serrilhadas nos tubérculos laterais são encontradas em *Chrysopodes*, *Ceraeochrysa*, *L. (N.) azevedoi* e *Vieira*. As cerdas microsserrilhadas presentes em *L. (N.) cf. paraquaria* foram consideradas como serrilhadas. Segundo Mantoanelli *et al.* (2011), as cerdas de *L. (N.) digitiformis* e *L. (N.) rodriguezii* são lisas, mas estas duas espécies foram consideradas microsserrilhadas após exame das larvas em microscópio.

**Caráter 26. Tubérculos laterais - forma do arranjo de cerdas apicais:**

- (0) sem forma definida;
- (1) em forma de leque.

Tubérculos torácicos com cerdas muito longas, estendendo-se em forma de leque a partir de suas superfícies apical e lateral, é uma característica diagnóstica de *Leucochrysa* (Tauber, 2004; Mantoanelli *et al.*, 2006; Tauber *et al.*, 2011), mas foi considerada ambígua na análise. *Hemerobius* foi considerado não aplicável (-).

**Caráter 27. Tegumento - cobertura dorsal:**

- (0) enrugado ou liso;
- (1) espínulas pouco desenvolvidas, visíveis apenas ao microscópio;
- (2) espínulas bem desenvolvidas, visíveis ao microscópio estereoscópico.

**Caráter 28. Tegumento - coloração das espínulas:**

- (0) transparentes;
- (1) escuras.

**Caráter 29. Pernas - presença de manchas na coxa:**

- (0) sem manchas;
- (1) com manchas.

**Caráter 30. Tórax - manchas ventrais:**

- (0) ausentes;
- (1) presentes.

## 4.6.1.3. Abdome da larva

**Caráter 31. Abdome - forma:**

- (0) não giboso (sem corcunda) (Fig. 43);
- (1) giboso (com corcunda) (Fig. 44);
- (2) muito giboso, com aumento abrupto na altura ao início (Fig. 45).

A característica diagnóstica de *Leucochrysa* referente aos segmentos anteriores do abdome mais robustos que os do tórax, conferindo um aspecto de corcunda em vista lateral (estado 1) (Tauber, 2004; Mantoanelli *et al.*, 2006; Tauber *et al.*, 2011) foi considerada ambígua na análise.

**Caráter 32. Tubérculos látero-dorsais (LDT) - número de cerdas dos tubérculos látero-dorsais (LDS) nos segmentos A1-A5:**

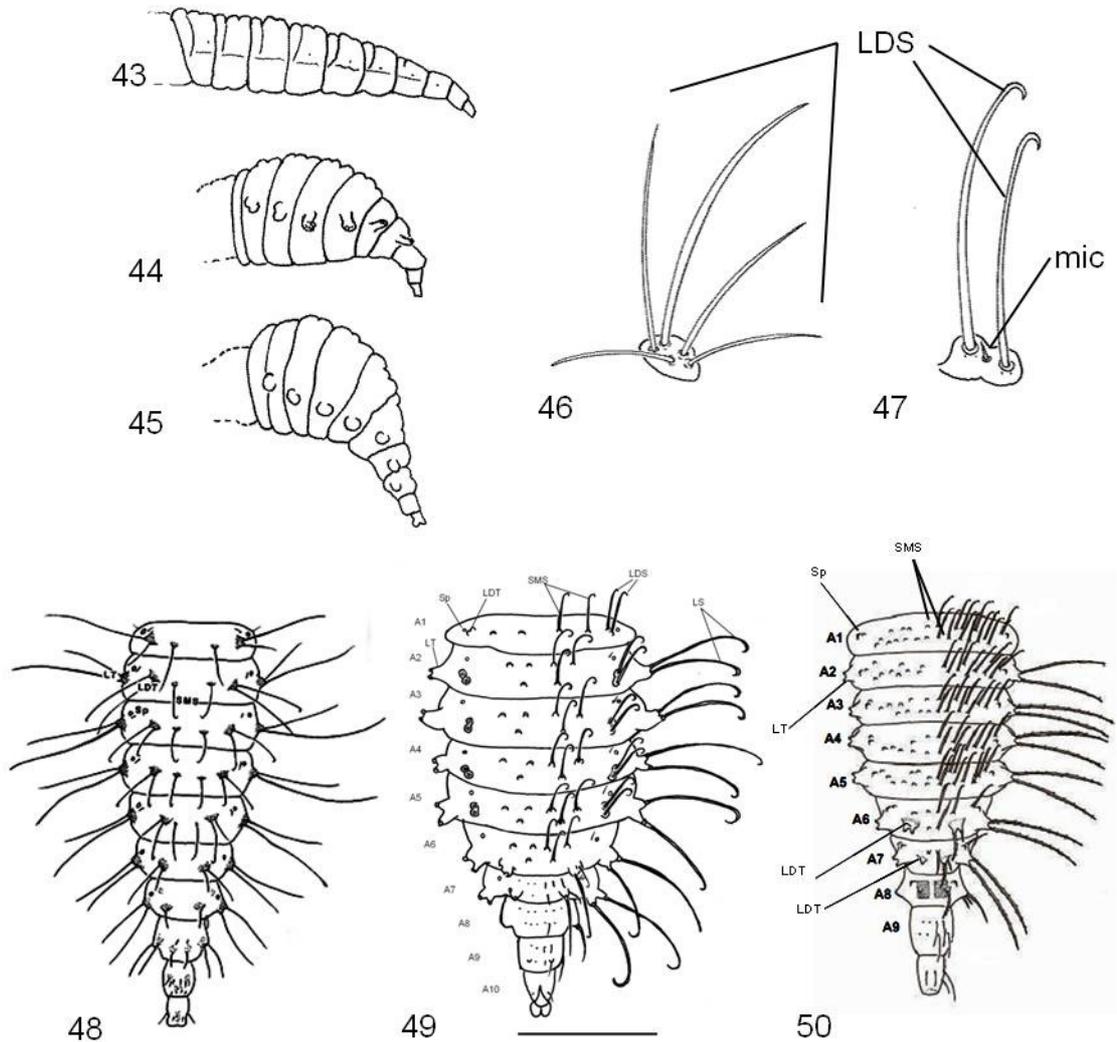
- (0) LDTs ausentes em A1-A5;
- (1) mais de duas (Fig. 46);
- (2) duas (Fig. 47).

Segmentos abdominais A1-A5 com um par de tubérculos látero-dorsais, cada um com duas cerdas longas, lisas, com ponta em forma de gancho, intercaladas por uma microcerda, distingue as espécies de *Leucochrysa* (Tauber, 2004; Mantoanelli *et al.*, 2006; Tauber *et al.*, 2011). Na análise, esta característica diagnóstica foi desdobrada em dois caracteres (32 e 33), devido às diferenças na distribuição dos dois atributos. Em *Ceraeochrysa*, o tubérculo látero-dorsal pode ser observado em A1 e a partir de A6-A7, enquanto em *Chrysopodes* apenas a partir de A6; por essa razão, a ambos foi atribuído o estado (0). *Plesiochrysa* apresenta de quatro a seis cerdas nos tubérculos látero-dorsais.

**Caráter 33. Tubérculos látero-dorsais - microcerda associada com LDS nos segmentos A1-A5:**

- (0) ausente (Fig. 46);
- (1) presente (Fig. 47).

*Leucochrysa* e *Gonzaga* apresentam uma microcerda entre as cerdas dos



Figuras 43-50. Abdomes de larvas de Neuroptera: 43. Vista lateral de *Hemerobius humulinus*; 44. Vista lateral de *Leucochrysa (Nodita) cf. paraquaria*; 45. Vista lateral de *Ceraeochrysa everes*; 46. Tubérculo látero-dorsal de *Plesiochrysa brasiliensis*; 47. Tubérculo látero-dorsal de *Leucochrysa (Nodita) cf. postica*; 48. Vista dorsal de *P. brasiliensis* (L1) (adaptado de Tauber *et al.*, 2001); 49. Vista dorsal de *L. (N.) cf. postica* (L1); 50. Vista dorsal de *Chrysopodes lineafrons* (L1) (adaptado de Silva, 2006). Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; mic = microcerda; SMS = cerdas submedianas; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo.

tubérculos látero-dorsais. *Hemerobius* não apresenta tubérculos látero-dorsais, por essa razão foi codificado como não aplicável ( - ).

**Caráter 34. Segmentos abdominais (A2-A5) da larva de 1º instar (L1) - número de cerdas submedianas (SMS):**

- (0) duas (Fig. 48);
- (1) seis (Fig. 49);
- (2) mais de seis (Fig. 50).

Todos os táxons de Leucochrysinini apresentam seis cerdas submedianas, organizadas em duas fileiras transversais, nos segmentos A2-A5; esta característica também está presente em *Ceraeochrysa*.

**Caráter 35. Tubérculos laterais (LT) do abdome - forma:**

- (0) pouco desenvolvidos, curtos (Fig. 51);
- (1) bem desenvolvidos, longos (Fig. 52).

Tubérculos laterais abdominais alongados são características presentes em todos os Leucochrysinini analisados.

**Caráter 36. Segmento abdominal A1 da larva de 3º instar (L3) - número de fileiras de cerdas submedianas (SMS):**

- (0) uma (Fig. 52);
- (1) duas (Fig. 51).

Uma fileira de cerdas submedianas no segmento abdominal A1 da larva de terceiro instar é exclusiva de *Leucochrysa* dentre os grupos estudados.

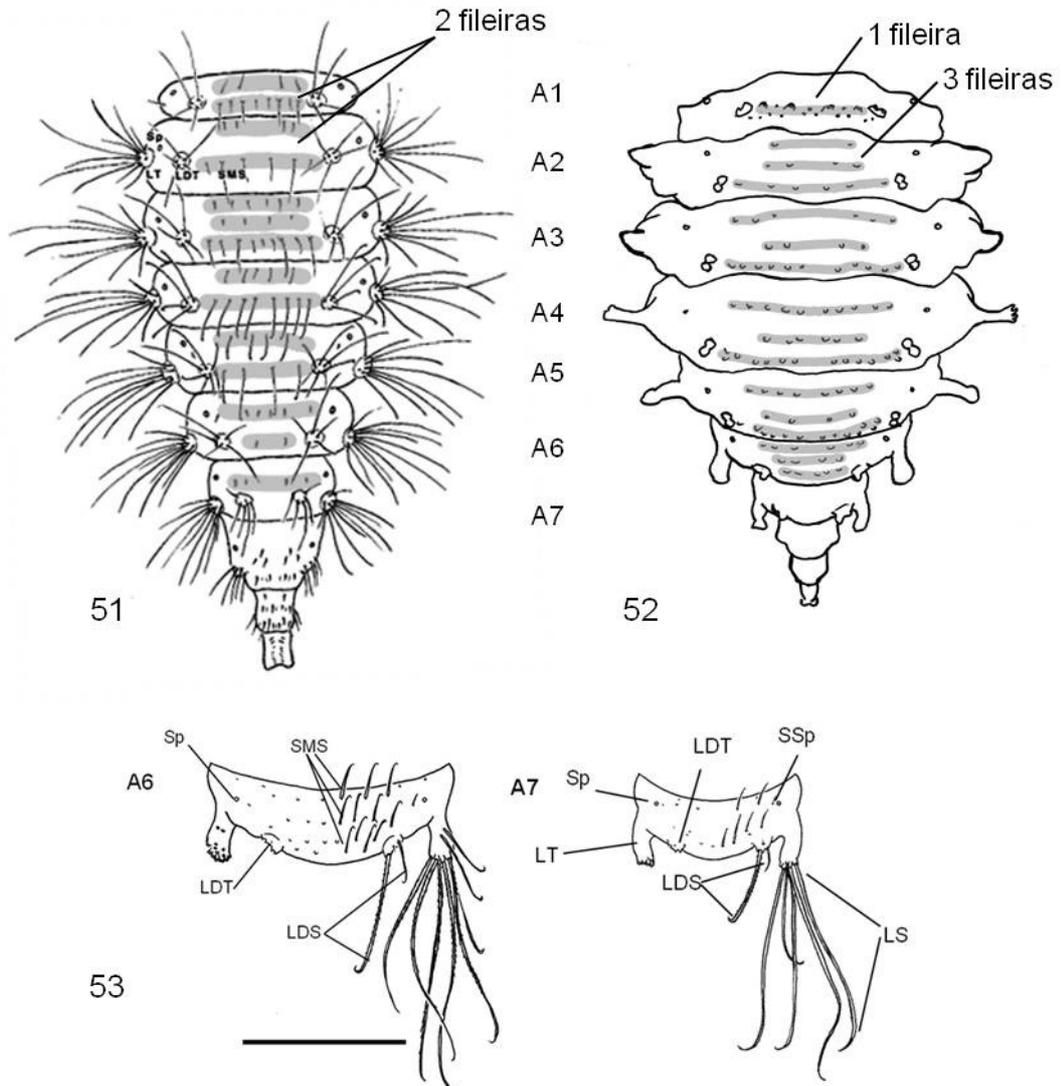
**Caráter 37. Segmento abdominal A2 da larva de 3º instar (L3) - número de fileiras de cerdas submedianas (SMS):**

- (0) duas (Fig. 51);
- (1) três (Fig. 52).

**Caráter 38. Segmento abdominal A4 - forma do tubérculo lateral:**

- (0) papiliforme (Fig. 51);
- (1) digitiforme (Fig. 52).

De todos os Leucochrysinini analisados, *Santocellus* é o único com o segmento abdominal A4 papiliforme.



Figuras 51-53. Abdomes de larvas de Chrysopidae: 51. Vista dorsal de *Plesiochrysa brasiliensis* (L3) (adaptado de Tauber *et al.*, 2001); 52. Vista dorsal de *Leucochrysa (Nodita) cf. paraquaria* (L3); 53. Vista dorsal dos segmentos A6 e A7 de *L. (N.) cf. paraquaria* (L3). Ax = segmento abdominal; LT = tubérculo lateral; LS = cerdas do tubérculo lateral; LDT = tubérculo látero-dorsal; LDS = cerdas do tubérculo látero-dorsal; Sp = espiráculo; SSp = cerda associada ao espiráculo.

**Caráter 39. Segmentos abdominais A6 e A7 - forma das cerdas dos tubérculos látero-dorsais (LDS):**

(0) similar: cerdas com mesma espessura e tipo de ponta (Fig. 51)

(1) diferenciada: uma cerda longa, robusta, com ponta em forma de gancho, e outra curta, pontiaguda (Fig. 53).

Todos os *Leucochrysinini* estudados possuem um par de cerdas de tamanho diferente nos tubérculos látero-dorsais dos segmentos A6 e A7.

**Caráter 40. Segmentos abdominais A7-A10 - forma:**

(0) não retraídos (Figs. 43, 45);

(1) retraídos ventralmente (Fig. 44).

Segmentos abdominais A7 a A10 pequenos, curvados ventralmente e parcialmente retraídos para dentro um do outro é uma das características diagnósticas de *Leucochrysa* (Tauber 2004; Mantoanelli *et al.* 2006). Esta condição é encontrada em todas as espécies de *Leucochrysinini* e é visivelmente diferente da de *Chrysopinini*, que não apresenta retração nos segmentos terminais do abdome.

**Caráter 41. Abdome - cobertura dorsal com cerdas longas:**

(0) esparsamente coberto;

(1) densamente coberto.

**Caráter 42. Abdome - manchas ventrais:**

(0) ausentes;

(1) presentes.

4.6.1.4. Cabeça do adulto

**Caráter 43. Cabeça - coloração das manchas:**

(0) castanho-escuras;

(1) vermelhas.

**Caráter 44. Antenas - forma do escapo:**

(0) quadrada;

(1) alongada.

**Caráter 45. Antenas - comprimento em relação ao comprimento da asa anterior:**

- (0) não ultrapassa a extremidade distal da asa anterior;
- (1) ultrapassa a extremidade distal da asa anterior.

4.6.1.5. Tórax do adulto

**Caráter 46. Asa anterior - estigma:**

- (0) ausente;
- (1) presente (Figs. 54, 55).

**Caráter 47. Asa anterior - forma da célula intramediana (im):**

- (0) retangular (Fig. 54);
- (1) triangular (Fig. 55).

**Caráter 48. Asa anterior - forma das nervuras transversais gradiformes internas (ig):**

- (0) não estendidas basalmente (Fig. 55);
- (1) estendidas basalmente (Fig. 54).

**Caráter 49. Asa anterior - comprimento da célula intramediana (im):**

- (0) longa (Fig. 54);
- (1) curta (Fig. 55).

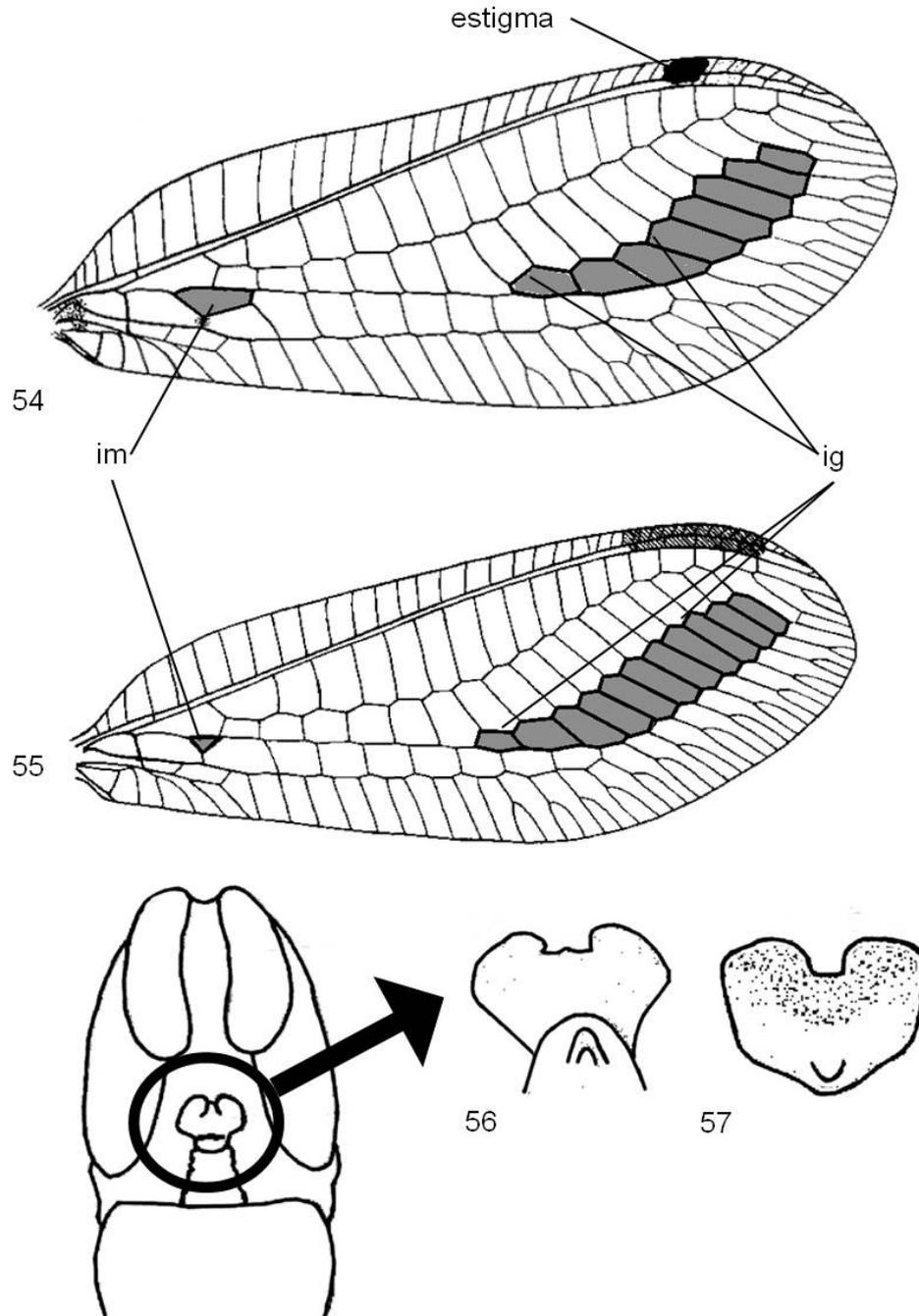
4.6.1.6. Abdome do macho

**Caráter 50. Genitália - forma do *arcessus*:**

- (0) curto e largo;
- (1) longo e estreito.

**Caráter 51. Genitália - *gonosetae*:**

- (0) ausentes;
- (1) presentes.



Figuras 54-57. Adultos de *Leucochrysa*: 54. Asa anterior de *Leucochrysa* (*Leucochrysa*); 55. Asa anterior de *Leucochrysa* (*Nodita*); 56. Genitália da fêmea, *subgenitale* de *Leucochrysa* (*Leucochrysa*); 57. Genitália da fêmea, *subgenitale* de *Leucochrysa* (*Nodita*). ig = nervuras transversais gradiformes internas; im = célula intramediana. Imagens adaptadas de Brooks e Barnard (1990).

**Caráter 52. Genitália - *gonarcus*:**

- (0) sem *gonocornua*;
- (1) com *gonocornua*.

## 4.6.1.7. Abdome da fêmea

**Caráter 53. Genitália - forma da *subgenitale*:**

- (0) pouco estendida e curvada para baixo na base (Fig. 57);
- (1) muito estendida e curvada para cima na base (Fig. 56).

## 4.6.2. Análise cladística

A análise de 17 táxons terminais e 53 caracteres informativos sob pesos iguais resultou em oito árvores igualmente parcimoniosas de 113 passos com índices de consistência (IC) = 53 e de retenção (IR) = 68 (Fig. 58). As pesagens implícitas utilizando os coeficientes de declividade K (0,5; 3; 6; 9; 12) resultaram, cada uma, em três árvores cada, e geraram duas topologias distintas: o consenso de K (0,5-3) (Fig. 59) e o consenso de K (6-12) (Fig. 60). O consenso de K (0,5-3) foi incongruente com as árvores do conjunto inicial de oito árvores mais parcimoniosas; já o consenso de K (6-12) obteve os mesmos índices (passos, IR e IC), e a topologia dos três índices de concavidade foi congruente com três das árvores iniciais.

Os cladogramas foram enraizados em *Hemerobius humulinus*, e em todas as árvores obtidas o gênero *Vieira* foi o grupo irmão dos demais táxons do grupo interno. Este resultado suporta a transferência de *Vieira* para a tribo Belonopterygini (Tauber, 2007), visto que este gênero não compartilha nem as características distintivas das larvas de Chrysopini [*Plesiochrysa* + (*Chrysopodes* + *Ceraeochrysa*)] nem as de Leucochrysinini [*Santocellus* + (*Gonzaga* + *Leucochrysa*)]. Porém, as informações existentes deste gênero se restringem à larva de primeiro instar de *Vieira elegans*. Portanto, este resultado pode ter sido afetado pela falta de dados dos demais instares (Crisp e Cook, 2005). Os três táxons do grupo externo [*Plesiochrysa* + (*Chrysopodes* + *Ceraeochrysa*)] foram definidos por três sinapomorfias não ambíguas (10<sup>1</sup>, 28<sup>1</sup> e 50<sup>1</sup>), resultado semelhante ao obtido com dados moleculares por Winterton e Freitas (2006).

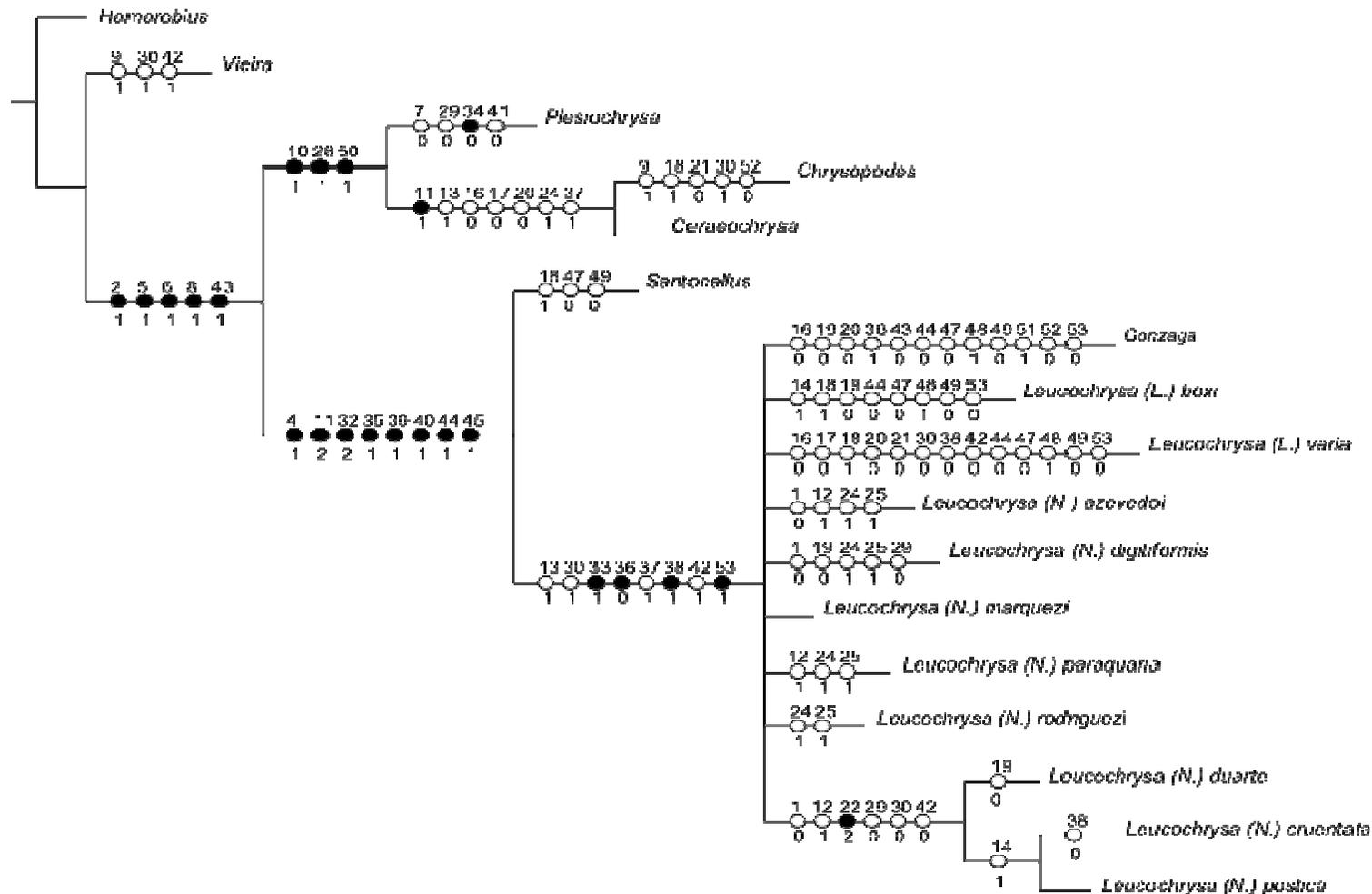


Figura 58. Cladograma de consenso das oito árvores com pesos iguais. Número de passos = 113; índice de consistência = 53; índice de retenção = 68. Círculos pretos = sinapomorfias; círculos brancos = homoplasias.

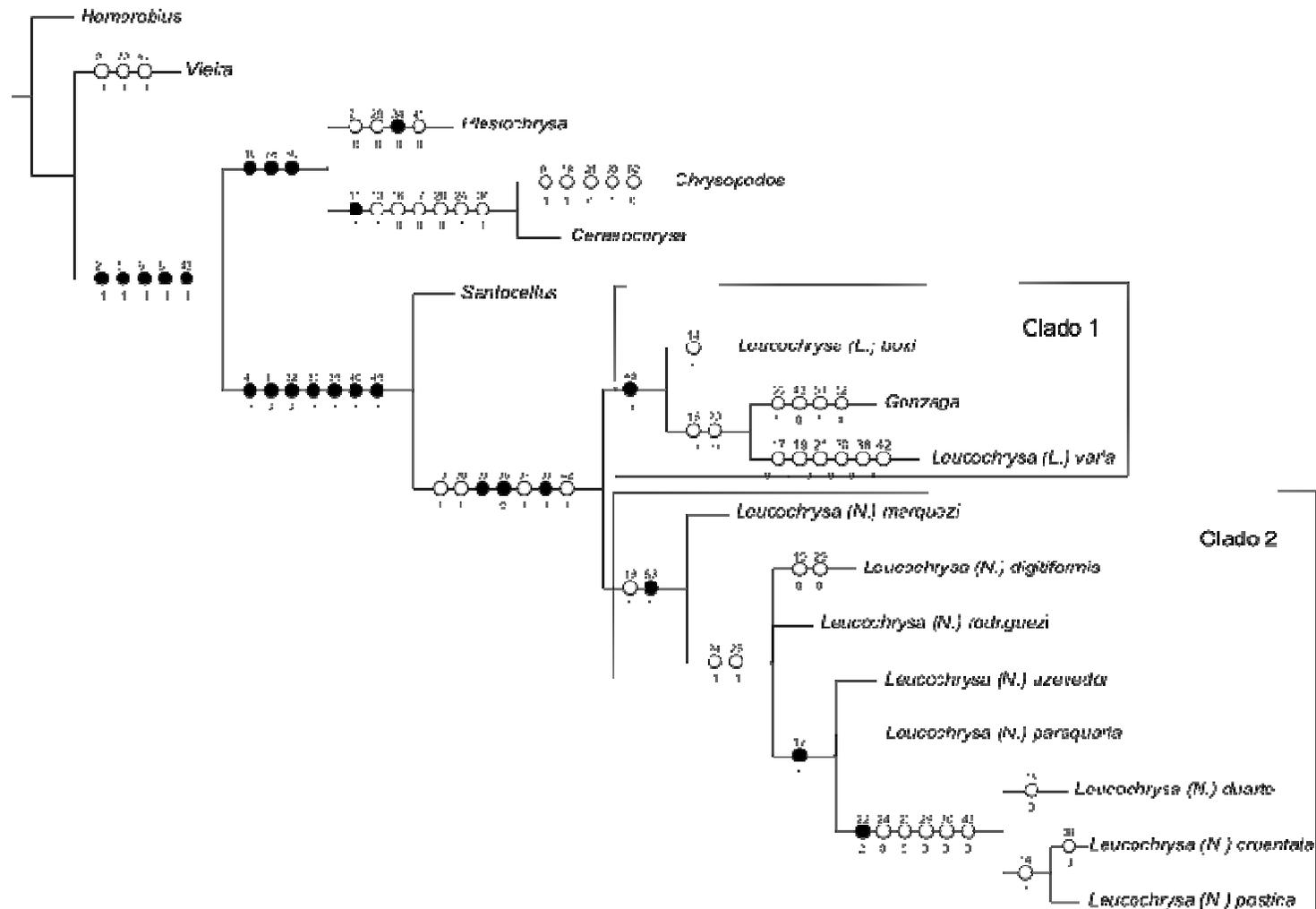


Figura 59. Cladograma de consenso pesagem implícita com K (0,5-3). Círculos pretos = sinapomorfias; círculos brancos = homoplasias.

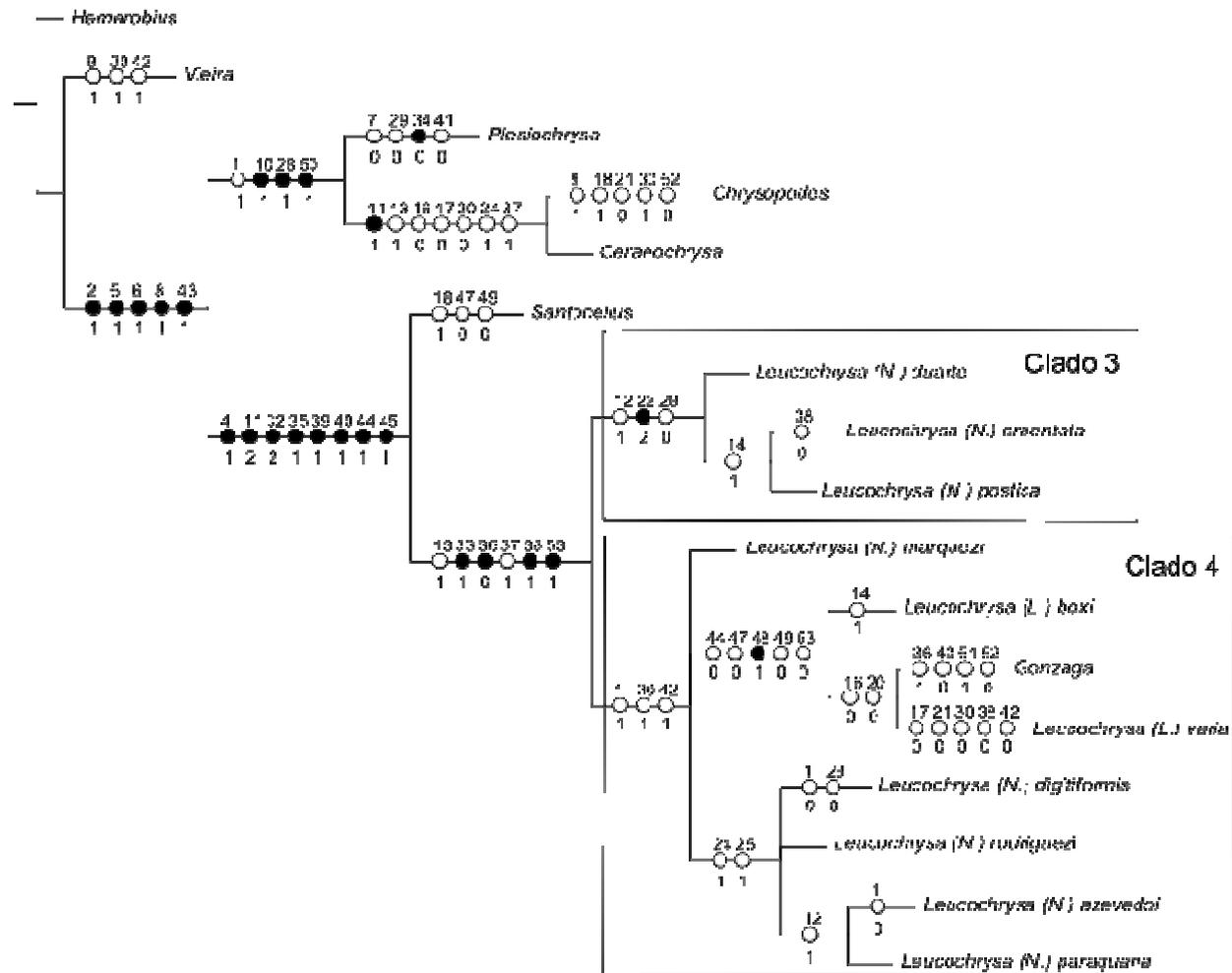


Figura 60. Cladograma de consenso pesagem implícita com K (6-12). Círculos pretos = sinapomorfias; círculos brancos = homoplasias.

A monofilia do clado Leucochrysinini foi corroborada por todas as árvores obtidas nos dois esquemas de pesagem, e apresentou suporte de Bremer igual a 7 para o clado no esquema tradicional (pesos iguais) (Fig. 61).

O clado Leucochrysinini foi definido por oito sinapomorfias não ambíguas: 1) cerda terminal com pelo menos a metade do comprimento do flagelo ( $4^1$ ); 2) tubérculos torácicos digitiformes alongados ( $11^2$ ); 3) duas cerdas longas nos tubérculos látero-dorsais nos segmentos A1-A5 ( $32^2$ ); 4) tubérculos laterais do abdome longos ( $35^1$ ); 5) cerdas dos tubérculos látero-dorsais diferenciadas em A6 e A7 ( $39^1$ ); 6) segmentos A7-A10 retraídos ventralmente ( $40^1$ ); 7) adulto com escapo alongado ( $44^1$ ), e 8) antenas ultrapassando a extremidade distal das asas anteriores ( $45^1$ ). Destas sinapomorfias, apenas “escapo alongado” ( $44^1$ ) não se repetiu quando a pesagem implícita foi aplicada com K (0,5-3). Em ambas as árvores, este caráter foi ambíguo, sendo impossível resolver a posição do mesmo aplicando esse coeficiente. Entretanto, nos cladogramas de K (6-12), as mesmas oito sinapomorfias corroboraram o clado Leucochrysinini.

*Santocellus* foi diagnosticado por três caracteres homoplásticos: 1) espiráculos mesotorácicos elevados ( $18^1$ ); 2) célula intramediana retangular ( $47^0$ ), e 3) célula intramediana longa ( $49^0$ ). Embora K (6), K (9) e K (12) apresentem o mesmo resultado do consenso inicial, corroborando com três homoplasias sua relação de grupo irmão dos demais Leucochrysinini, ao se aplicar K (0,5) e K (3), os caracteres  $47^0$  e  $49^0$  se tornam ambíguos. Esta separação como grupo irmão de *Gonzaga* + *Leucochrysa* (*Leucochrysa*) + *Leucochrysa* (*Nodita*) corrobora os argumentos de Tauber *et al.* (2008c) na proposta original do gênero, na qual destacam o conjunto de caracteres dos estágios de larva e adulto que distinguem estes dois gêneros de *Santocellus*. O mesmo problema, porém, que pode ocorrer com *Vieira*, isto é, “grupo irmão com poucas espécies” (Crisp e Cook, 2005), é aplicável a *Santocellus*, representado na filogenia por apenas uma espécie terminal.

A monofilia de *Gonzaga* + *Leucochrysa* (*Leucochrysa*) + *Leucochrysa* (*Nodita*) foi corroborada pelos dois esquemas de pesagem (pesos iguais e pesagem implícita). A árvore de consenso inicial (sob pesos iguais) colapsou sete nós do cladograma na base do clado que incluiu *Leucochrysa* lato senso (os dois subgêneros) e *Gonzaga*. Esta relação [*Gonzaga* + *Leucochrysa* (*Leucochrysa*) + *Leucochrysa* (*Nodita*)] teve suporte de Bremer igual a 3 e foi sustentada por

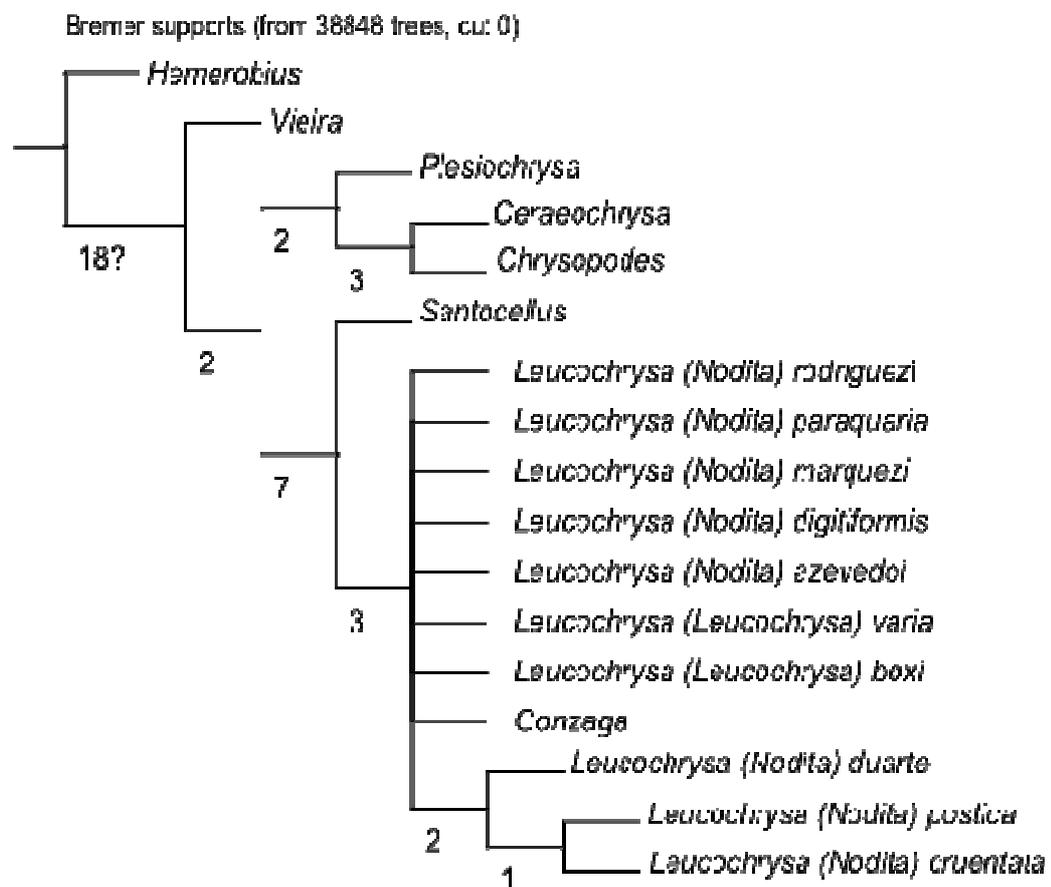


Figura 61. Suporte de Bremer para o cladograma de consenso com pesos iguais.

quatro sinapomorfias: 1) microcerda associada com as cerdas dos tubérculos látero-dorsais (33<sup>1</sup>); 2) uma fileira de cerdas submedianas no segmento A1 da larva de terceiro instar (36<sup>0</sup>); 3) tubérculos laterais digitiformes no segmento A4 (38<sup>1</sup>), e 4) *subgenitale* da fêmea estendida basalmente (53<sup>1</sup>), além de quatro homoplasias: 1) presença de microcerda entre as cerdas do tubérculo lateral torácico no primeiro instar (13<sup>1</sup>); 2) tórax com manchas ventrais (30<sup>1</sup>); 3) presença de três fileiras de cerdas submedianas no segmento A2 (37<sup>1</sup>), e 4) manchas ventrais no abdome (42<sup>1</sup>).

A relação de *Gonzaga* + *Leucochrysa* (*Leucochrysa*) + *Leucochrysa* (*Nodita*) não apresentou resolução, fato que não resolveu a situação da hipótese da sistemática atual, que subdivide *Leucochrysa* em dois subgêneros e confere status de gênero a *Gonzaga* (Brooks e Barnard, 1990). Mesmo com a fraca resolução das espécies, devido ao colapso dos nós internos, houve a confirmação de ancestralidade comum para os dois subgêneros e *Gonzaga*.

Na árvore de consenso estrito (Fig. 58), o clado melhor definido foi *L. (N.) duarte* + [*L. (N.) cruentata* + *L. (N.) postica*], que compartilha uma sinapomorfia: número de cerdas maior que 241 nos tubérculos laterais (22<sup>2</sup>) e cinco homoplasias: 1) largura da cabeça maior que o comprimento das mandíbulas (1<sup>0</sup>); 2) cerdas do tubérculo lateral de tamanho desigual (12<sup>1</sup>); 3) coxas sem manchas (29<sup>0</sup>); 4) tórax sem manchas ventrais (30<sup>0</sup>); 5) abdome sem manchas ventrais (42<sup>0</sup>). Nas análises com pesagem implícita, o caráter 22<sup>2</sup> também foi confirmado como sinapomórfico para estas três espécies. As diferenças residem no conjunto de homoplasias que definem o clado dependendo do K utilizado (Figs. 59 e 60). Porém, mesmo diferindo no número de homoplasias, este clado foi o único ramo interno de *Gonzaga* + *Leucochrysa* (*Leucochrysa*) + *Leucochrysa* (*Nodita*) a apresentar suporte de Bremer (Fig. 61) no consenso das árvores iniciais, com o valor de 2 para a relação *L. (N.) duarte* + [*L. (N.) cruentata* + *L. (N.) postica*] e de 1 para a relação *L. (N.) cruentata* + *L. (N.) postica*. Este conjunto de caracteres compartilhados e o valor de Bremer suportam a proximidade destas três espécies.

Analisando as relações dentro de *Leucochrysa*, sob a resolução da pesagem implícita, duas topologias distintas emergem, e apresentaram como principais semelhanças a conservação dos clados *L. (L.) boxi* + [*Gonzaga* + *L. (L.) varia*] e *L. (N.) duarte* + [*L. (N.) cruentata* + *L. (N.) postica*].

O consenso K (0,5-3) (Fig. 59) compartilhou três sinapomorfias de

*Leucochrysa* lato sensu + *Gonzaga*: 33<sup>1</sup>, 36<sup>0</sup> e 38<sup>1</sup>, e apresentou a formação de dois cladogramas principais, numerados para facilitar a identificação: clado 1 = *L. (L.) boxi* (*Gonzaga* + *L. (L.) varia*); clado 2 = *L. (N.) marquezii* como grupo irmão das demais espécies de *Leucochrysa (Nodita)*.

O clado 1 foi definido pela sinapomorfia “nervuras transversais gradiformes internas estendidas basalmente” (48<sup>1</sup>). Este clado não é definido no consenso das árvores iniciais sem pesagem, mas foi sustentado por uma sinapomorfia não homoplástica sob pesagem K (0,5-3), indicando a relação próxima destes três táxons terminais.

O clado 2 foi definido pela sinapomorfia “*subgenitale* estendida basalmente” (53<sup>1</sup>) e pela homoplasia “espiráculos transparentes” (19<sup>1</sup>). Entretanto, na análise com pesos iguais (Fig. 58), o caráter (53<sup>1</sup>) foi sinapomórfico para *Gonzaga* + *Leucochrysa* sensu lato, demonstrando que a aplicação de diferentes pesos para homoplasias apresenta hipóteses de resoluções mais definidas, ou seja, mais resolvidas. Nos ramos internos subsequentes a *L. (N.) marquezii*, as relações de grupo irmão com as demais espécies não apresentaram resolução entre *L. (N.) digitiformis*, *L. (N.) rodriguezii*, *L. (N.) azevedoi* e *L. (N.) paraquaria*. Contudo, mesmo sem resolução, essas espécies compartilham duas sinapomorfias: 1) cerdas do tubérculo lateral de tamanho desigual (12<sup>1</sup>), que define *L. (N.) azevedoi* ou *L. (N.) paraquaria* como grupo irmão de *L. (N.) duarte* + [*L. (N.) cruentata* + *L. (N.) postica*]; 2) grande número de cerdas do tubérculo lateral (22<sup>2</sup>), que sustenta a relação *L. (N.) duarte* + [*L. (N.) cruentata* + *L. (N.) postica*]. Mais uma vez, o clado terminal é formado pelas mesmas três espécies definidas pela mesma sinapomorfia.

Mesmo com a fraca resolução de alguns ramos internos do clado 2, a organização de espécies nestes dois cladogramas (1 e 2) foi a que mais se aproximou da hipótese atual de classificação de *Leucochrysa* em dois subgêneros, *Leucochrysa* e *Nodita* (Brooks e Barnard, 1990). Além disso, demonstra a duvidosa validade do gênero *Gonzaga* (Tauber *et al.*, 2008a), o qual, segundo esses dados e baseado em uma única espécie (*Gonzaga nigriceps*), seria mais corretamente incluído no subgênero *Leucochrysa*.

O consenso K (6-12) (Fig. 60) apresentou as quatro sinapomorfias para *Leucochrysa* sensu lato + *Gonzaga* (33<sup>1</sup>, 36<sup>0</sup>, 38<sup>1</sup> e 53<sup>1</sup>) encontradas no consenso de pesos iguais (Fig. 58). A relação entre os terminais foi representada por dois

clados definidos como clado 3, formado por *L. (N.) duarte* + [*L. (N.) cruentata* + *L. (N.) postica*], e clado 4, constituído por *L. (N.) marquezii*, *L. (L.) boxi* + (*Gonzaga* + *L. (L.) varia*), *L. (N.) digitiformis* e *L. (N.) rodriguezii* + [*L. (N.) azevedoi* + *L. (N.) paraquaria*].

O clado 3, sustentado pela sinapomorfia 22<sup>2</sup> e pelas homoplasias 12<sup>1</sup> e 29<sup>0</sup>, repetiu a relação próxima entre as espécies demonstrada no ramo terminal do clado 2 (Fig. 59), diferindo apenas por apresentar menos homoplasias. Já o clado 4 foi sustentado por três homoplasias, 1<sup>1</sup>, 30<sup>1</sup> e 42<sup>1</sup>, das quais as duas últimas foram homoplasias também listadas para o consenso inicial.

As relações de ancestralidade entre os ramos internos do clado 4 não foram resolvidas. O táxon *L. (N.) marquezii* não foi definido por nenhuma característica exclusiva e a relação de grupo irmão com os ramos subsequentes não pode ser definida, ou seja, ele pode ser grupo irmão tanto de *L. (L.) boxi* + [*Gonzaga* + *L. (L.) varia*] quanto de *L. (N.) digitiformis* ou *L. (N.) rodriguezii* + [*L. (N.) azevedoi* + *L. (N.) paraquaria*].

O ramo com a melhor sustentação foi *L. (L.) boxi* + [*Gonzaga* + *L. (L.) varia*], devido a uma sinapomorfia (48<sup>1</sup>) e quatro homoplasias (44<sup>0</sup>, 47<sup>0</sup>, 49<sup>0</sup> e 53<sup>0</sup>). A variação no suporte deste clado em relação à pesagem K (0,5-3) ocorreu devido à presença de caracteres homoplásticos. Destes, três homoplasias de caracteres de adulto (44<sup>0</sup>, 47<sup>0</sup>, 49<sup>0</sup>) se mostraram ambíguas nas pesagens K (0,5-3) e o caráter da genitália de fêmea (53<sup>0</sup>) pode ser explicado como uma reversão no consenso K (6-12).

O ramo terminal sustentado pelas homoplasias cerdas com ponta em forma de gancho (24<sup>1</sup>) e cerdas dos tubérculos laterais serrilhadas (25<sup>1</sup>) não foi resolvido entre *L. (N.) digitiformis* e *L. (N.) rodriguezii*. Neste ramo, as espécies (*L. (N.) azevedoi* + *L. (N.) paraquaria*) compartilham o caráter (12<sup>1</sup>) que, neste esquema de pesagem, foi definido como homoplástico.

O resultado encontrado com K (6-12) não definiu a separação dos dois subgêneros de *Leucochrysa* e do gênero *Gonzaga*. Além da incongruência em relação à sistemática atual (Brooks e Barnard, 1990), o consenso K (6-12) sugere a formação de três grupos de espécies dentro de *Leucochrysa* sensu lato, isto é, o clado 3 como grupo irmão do clado 4, e o clado 4 com dois grupos de espécies, um com as espécies de *Gonzaga* e *Leucochrysa* (*Leucochrysa*). A presença de espécies de *Leucochrysa* (*Nodita*) nos dois clados não sustenta a manutenção

dos dois subgêneros. A relação de *L. (N.) marquezii* não resolvida com os demais terminais do clado 4 também não corrobora a separação em dois subgêneros. O táxon *Gonzaga*, corroborando os resultados anteriores de pesos iguais e K (0,5-3), não se sustentou como gênero válido. A relação mais próxima com os táxons de *Leucochrysa* (*Leucochrysa*), mesmo com um número maior de homoplasias compartilhadas, não teve a definição de grupo irmão com os demais táxons.

Os dois esquemas de pesagem, tanto com pesos iguais como com pesagem implícita, resultaram na confirmação da monofilia da tribo Leucochrycini e da monofilia de um clado formado por *Gonzaga* + *Leucochrysa* (*Leucochrysa*) + *Leucochrysa* (*Nodita*). Porém, as relações entre as espécies continuam indefinidas. A hipótese sistemática atual, de dois subgêneros de *Leucochrysa* e do gênero *Gonzaga* (Brooks e Barnard, 1990), não foi resolvida pelos resultados aqui obtidos. A validade deste arranjo sistemático é contestada por vários autores (Brooks e Barnard, 1990; Tauber, 2004; Tauber *et al.*, 2008a, 2011b). Tauber *et al.* (2008a) afirmaram que o conjunto de características de larvas e adultos não confere suporte forte o suficiente para manter *Gonzaga* como um gênero distinto de *Leucochrysa*.

As larvas de *G. nigriceps*, única descrita até o momento, e os dois subgêneros de *Leucochrysa* compartilham o conjunto de características diagnósticas para as larvas de *Leucochrysa* (Tauber, 2004; Mantoanelli *et al.*, 2006; Tauber *et al.*, 2008a, 2011b). Destas características citadas por estes autores, três delas (33<sup>1</sup>, 36<sup>0</sup> e 38<sup>1</sup>) resultaram nas sinapomorfias compartilhadas pelos dois subgêneros de *Leucochrysa* e *Gonzaga*. Das outras características diagnósticas de Mantoanelli *et al.* (2006) testadas na análise, cinco foram sinapomorfias para a tribo (4<sup>1</sup>, 11<sup>2</sup>, 35<sup>1</sup>, 40<sup>1</sup> e 32<sup>2</sup>) e três das consideradas informativas se mostraram ambíguas na análise [cerdas do tubérculo lateral formando leque (26<sup>1</sup>); abdome giboso (31<sup>1</sup>) e ausência da cerda S2 no protórax (15<sup>0</sup>)]. Assim, das 12 características sumarizadas por Tauber *et al.* (2011b), apenas três foram confirmadas como sinapomorfias para *Leucochrysa* sensu lato + *Gonzaga*, enquanto cinco suportam a tribo Leucochrycini. Além destas características larvais apontadas pela literatura, duas apomorfias de adultos de *Leucochrysa* sensu lato apontadas por Brooks e Barnard (1990) foram confirmadas como sinapomorfias para a tribo [escapo alongado (44<sup>1</sup>), antenas ultrapassando as asas anteriores (45<sup>1</sup>)] e outra foi confirmada como sinapomorfia

para *Leucochrysa* sensu lato + *Gonzaga* [subgenitalia estendida basalmente (53<sup>1</sup>)]. As apomorfias apontadas por Brooks e Barnard (1990), contudo, comportaram-se como ambíguas [ex.: presença de estigma na asa anterior (46<sup>1</sup>)] ou até não informativas (ex: ausência de *tignum*, *gonapsis* e parâmeros na genitália do macho) na análise inicial.

Os resultados acima apresentados suportam a utilidade dos caracteres larvais para a definição de hipóteses filogenéticas da tribo Leucochrysinini, demonstrada pelas seis sinapomorfias que sustentam a tribo (4<sup>1</sup>, 11<sup>2</sup>, 32<sup>2</sup>, 35<sup>1</sup>, 39<sup>1</sup> e 40<sup>1</sup>) e nas três que suportam *Gonzaga* + *Leucochrysa* (*Leucochrysa*) + *Leucochrysa* (*Nodita*) (33<sup>1</sup>, 36<sup>0</sup> e 38<sup>1</sup>). Entretanto, os resultados não trouxeram resolução robusta para as relações entre as espécies de *Leucochrysa* (*Nodita*), nem na relação entre as espécies de *Gonzaga* + *Leucochrysa* (*Leucochrysa*) + *Leucochrysa* (*Nodita*). Mesmo assim, as árvores obtidas sugerem relações mais próximas entre alguns grupos de espécies [ex.: *L. (N.) duarte* + *L. (N.) cruentata* + *L. (N.) postica*], demonstrando que as larvas apresentam caracteres úteis também para definição de relações entre espécies. O acréscimo de espécies na análise, conforme larvas de mais espécies dessa tribo forem descritas no futuro, certamente proporcionará melhor resolução nas relações intragenéricas. Além do aumento no número de táxons, uma melhor resolução dos caracteres morfológicos de adultos e larvas será importante para definir as relações dos integrantes de Leucochrysinini.

Mesmo não tendo obtido resolução na maioria das relações intraespecíficas de *Leucochrysa*, deve-se ressaltar que este trabalho é o primeiro a utilizar a metodologia cladística para elucidar relações interespecíficas da tribo e intraespecíficas de *Leucochrysa*, e também é a primeira análise cladística com o uso de caracteres larvais para a família Chrysopidae. Os argumentos contra a divisão dos subgêneros de *Leucochrysa* e a validade do gênero *Gonzaga* (Freitas e Penny, 2001; Tauber, 2004; Tauber *et al.*, 2011b) receberam maior suporte com esses resultados. Todos esses autores concordam que os subgêneros são fracamente definidos e, cautelosamente, recomendam o estudo de mais espécies, principalmente do subgênero *Leucochrysa* e de *Gonzaga*, pois estes táxons contam com descrições completas dos adultos de um número muito reduzido de espécies (duas e uma, respectivamente). Portanto, adotando o mesmo princípio de cautela, concluímos que é necessário aumentar o número de descrições

completas não só dos adultos, mas também das larvas dos gêneros e subgêneros citados, para que se possa efetivar uma mudança sistemática de tal magnitude. Além disso, para aumentar a resolução das relações filogenéticas de Leucochrysinini, faz-se necessária a obtenção de descrições detalhadas dos gêneros monotípicos da tribo (*Cacarula*, *Neula* e *Nuvol*); e das características larvais destes táxons e de *Berchmansus*, as quais são desconhecidas até hoje tanto pela raridade nas coleções como pela ausência de informações.

## 5. RESUMO E CONCLUSÕES

O presente trabalho foi realizado com o objetivo de descrever larvas de três espécies de *Leucochrysa* [*Leucochrysa (Nodita* cf. *cruentata*, L. (N.) cf. *paraquaria* e L. (N.) cf. *postica*] e compará-las com as das espécies pertencentes à tribo Leucochrycini já descritas, visando a definição de caracteres larvais para testar a classificação sistemática atual por meio da análise cladística. Os resultados obtidos permitem as seguintes conclusões:

a) as três espécies descritas apresentam as 12 características diagnósticas de larvas de *Leucochrysa* compiladas por Tauber *et al.* (2011b) com base em 10 espécies descritas previamente;

b) o intervalo de variação do número de cerdas foi ampliado em quatro características diagnósticas para o gênero;

c) a adição de uma 13ª característica diagnóstica para larvas de *Leucochrysa*, referente à diferenciação das cerdas dos tubérculos látero-dorsais abdominais nos segmentos A6 e A7, foi proposta;

d) quatro características diagnósticas inéditas foram identificadas para *Leucochrysa* neotropicais, referentes à presença de três pares de poros dorsais na cabeça; microcerdas nos tubérculos laterais torácicos da larva de 1º instar; comprimento maior das cerdas dos tubérculos laterais abdominais a partir de A4, e microcerdas associadas às fileiras de cerdas no abdome;

e) as hipóteses de relações filogenéticas baseadas principalmente na

morfologia das larvas corroboraram a monofilia de *Leucochrysinini*, sendo suportada por seis sinapomorfias de caracteres larvais;

f) *Santocellus* foi confirmado como grupo irmão de *Leucochrysa* sensu lato + *Gonzaga*, corroborando o status genérico definido por Tauber *et al.* (2008c);

g) a transferência de *Vieira* para a tribo Belonopterygini por Tauber (2007) foi corroborada pela análise;

h) a monofilia de *Leucochrysa* sensu lato + *Gonzaga* foi corroborada por três sinapomorfias de caracteres larvais;

i) a relação entre *Gonzaga* e os subgêneros de *Leucochrysa* não foi resolvida pela análise;

j) a utilização de pesagem implícita acrescentou mais resolução às relações, demonstrando relação mais próxima entre as espécies do subgênero *Leucochrysa* com *Gonzaga*; entretanto, esta relação não sustenta a existência do gênero *Gonzaga* e nem do subgênero *Leucochrysa*, apenas confirma a proximidade entre os táxons *G. nigriceps*, *L. (L.) boxi* e *L. (L.) varia*;

k) a situação sistemática do subgênero *Nodita* não foi sustentada como subgênero separado, pois dependendo do coeficiente de concavidade usado, as espécies do subgênero foram agrupadas em clados separados ou misturadas com o subgênero *Leucochrysa* + *Gonzaga*;

l) o grupo formado por *L. (N.) cf. duarte*, *L. (N.) cf. cruentata* e *L. (N.) cf. postica* foi sustentado apenas por caracteres larvais, demonstrando a utilidade deste conjunto de dados para agrupar espécies próximas;

m) a proximidade entre as espécies do subgênero *Leucochrysa* + *Gonzaga*, foi sustentada apenas por uma sinapomorfia de adulto; a característica larval (espiráculos elevados), que segundo a literatura sustenta o subgênero, foi homoplástica na análise, não suportando essa subdivisão;

n) a utilidade dos caracteres larvais para a sustentação da tribo, do gênero *Santocellus* e do táxon formado por *Leucochrysa* sensu lato + *Gonzaga* foi confirmada, o mesmo não tendo ocorrido para a subdivisão dos subgêneros e a separação de *Gonzaga*;

o) com a monofilia de *Leucochrysa* sensu lato + *Gonzaga* corroborada pela análise, o próximo desafio é melhorar o entendimento destas relações, o que só será possível com o estudo de espécies adicionais, principalmente de *Gonzaga* e do subgênero *Leucochrysa*.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, P.A. (1977) Taxonomy of United States *Leucochrysa* (Neuroptera: Chrysopidae). *Psyche* 84: 92-102.
- Adams, P.A. (1978) Zoogeography of New World Chrysopidae, a progress report. *Folia Entomologica Mexicana* 39-40: 210-211.
- Adams, P.A. (1979) A new species of *Leucochrysa* from Mexico (Neuroptera, Chrysopidae). *Folia Entomologica Mexicana* 41: 95-101.
- Adams, P.A. (1987) Studies in Neotropical Chrysopidae (Neuroptera) III. Notes on *Nodita amazonica* Navás and *N. oenops*, n. sp. *Neuroptera International* 4: 287-294.
- Adams, P.A., Penny, N.D. (1987) Neuroptera of the Amazon basin. Part 11a. Introduction and Chrysopini. *Acta Amazonica* 15: 413-479.
- Adams, P.A., Penny, N.D. (1992) New genera of Nothochrysinæ from South America (Neuroptera: Chrysopidae). *Pan-Pacific Entomologist* 68: 216-221.
- Albuquerque, G.S. (2009) Crisopídeos (Neuroptera: Chrysopidae). In: Panizzi, A.R., Parra, J.R.P. (eds.) *Bioecologia e nutrição de insetos - base para o manejo integrado de pragas*. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, p. 973-1026.
- Albuquerque, G.S., Tauber, C.A., Tauber, M.J. (2001) *Chrysoperla externa* and *Ceraeochrysa* spp.: potential for biological control in the New World tropics and subtropics. In: McEwen, P.K., New, T.R., Whittington, A.E. (eds.) *Lacewings in the crop environment*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 408-423.
- Albuquerque, G.S., Tauber, C.A., Tauber, M.J. (2012) Green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae): predatory lifestyle. In: Panizzi, A.R., Parra, J.R.P. (eds.) *Insect bioecology and nutrition for integrated pest management*. Boca Raton: CRC Press, p. 593-631.
- Alderson, E.M. (1911) Notes on *Chrysopa dorsalis*, Burm. *Entomologist's Monthly Magazine* 47: 49-54.

- Amorim, D.S. (2002) *Fundamentos de sistemática filogenética*. Ribeirão Preto: Holos Editora, 154p.
- Archangelsky, M. (2004) Higher-level phylogeny of Hydrophilinae (Coleoptera: Hydrophilidae) based on larval, pupal and adult characters. *Systematic Entomology* 29: 188-214.
- Archangelsky, M. (2008) Phylogeny of Berosini (Coleoptera: Hydrophilidae, Hydrophilinae) based on larval and adult characters, and evolutionary scenarios related to habitat shift in larvae. *Systematic Entomology* 33: 635-650.
- Arnedo, M.A. (1999) Cladismo: la reconstrucción filogenética basada en parsimonia, evolución y filogenia de Arthropoda. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 57-84.
- Aspöck, U. (2002) Phylogeny of the Neuropterida (Insecta: Holometabola) *Zoologica Scripta* 31: 51-55.
- Aspöck, U., Aspöck, H., (2008) Phylogenetic relevance of the genital sclerites of Neuropterida (Insecta: Holometabola). *Systematic Entomology* 33: 97-127.
- Aspöck, U., Aspöck, H. (2010) Landmarks towards a phylogeny-based classification of the Neuropterida (Insecta: Endopterygota). In: Devetak, D., Lipovšek, S., Arnett, A.E. (eds). *Proceedings of the Tenth International Symposium on Neuropterology*. Maribor: University of Maribor, p. 67-74.
- Aspöck, U., Plant, J.D., Nemeschkal, H.L. (2001) Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). *Systematic Entomology* 26: 73-86.
- Beutel, R.G., Friedrich, F., Aspöck, U. (2010a) The larval head of Nevrothidae and the phylogeny of Neuroptera (Insecta). *Zoological Journal of the Linnean Society* 158: 533-562.
- Beutel, R.G., Zimmermann, D., Krauß, M., Randolph, S., Wipfler, B. (2010b) Head morphology of *Osmylus fulvicephalus* (Osmylidae, Neuroptera) and its phylogenetic implications. *Organisms Diversity and Evolution* 10: 311-329.
- Boros, C.B. (1984) Descriptions of the larvae of six Australian species of *Chrysopa* Leach, s.l. (Neuroptera: Chrysopidae). *Australian Journal of Zoology* 32: 833-849.
- Brauer, F. (1867) Larve von *Hypochrysa nobilis* Heyd. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 17: 27-30.
- Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- Brooks, S.J. (1997) An overview of the current status of Chrysopidae (Neuroptera) systematics. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 44: 267-275.
- Brooks, S.J., Barnard, P.C. (1990) The green lacewings of the world: a generic review (Neuroptera: Chrysopidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Entomology)* 59: 117-286.
- Canard, M. (2001) Natural food and feeding habits of lacewings. In: McEwen, P.K., New, T.R., Whittington, A.E. (2001) *Lacewings in the crop environment*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 116-129.

- Canard, M., Labrique, H. (1989) Bioecologie de la chrysope méditerranéenne *Rexa lordina* Navás (Neuroptera: Chrysopidae) et description de ses stades larvaires. *Neuroptera International* 5: 151-158.
- de Crouzel, I.S., Saini, E. (1979) Llave dilematica para el reconocimiento de los tres estadios larvales de *Chrysopa lanata lanata* (Banks) (Neurop. Chrysopidae). *Acta Zoologica Lilloana* 35: 417-425.
- De Luna, E., Guerrero, J.A., Chew-Taracena, T. (2005) Sistemática biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética. *Hidrobiológica* 15: 351-370.
- de Pinna, M.G.G. (1991) Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- Díaz-Aranda, L.M., Monserrat, V.J. (1988) Estadios larvares de los neurópteros ibéricos. IV: *Mallada granadensis* (Pictet, 1865) (Planipennia: Chrysopidae). *Neuroptera International* 5: 111-119.
- Díaz-Aranda, L.M., Monserrat, V.J. (1990a) Estadios larvares de los neurópteros ibéricos. VI: *Chrysoperla carnea* (Stephens, 1836), *Chrysoperla mediterranea* (Hölzel, 1972) y *Chrysoperla ankylopteryformis* Monserrat y Díaz-Aranda, 1989 (Insecta, Neuroptera: Chrysopidae). *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 16: 675-689.
- Díaz-Aranda, L.M., Monserrat, V.J. (1990b) Estadios larvares de los neurópteros ibéricos. VIII: *Mallada venosus* (Rambur, 1842) (Planipennia: Chrysopidae). *Neuroptera International* 6: 95-105.
- Díaz-Aranda, L.M., Monserrat, V.J. (1991) Estadios larvares de los neurópteros ibéricos. VII: *Mallada picteti* (McLachlan, 1880) (Planipennia: Chrysopidae). *Neuroptera International* 6: 141-147.
- Díaz-Aranda, L.M., Monserrat, V.J. (1992) Descripción de los estadios larvares de *Brinckochrysa nachoi* Monserrat, 1977 (Neuroptera, Chrysopidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie* 9: 207-214.
- Díaz-Aranda, L.M., Monserrat, V.J. (1994) The larval stages of genus *Cunctochrysa* Hölzel, 1970 in Europe (Neuroptera, Chrysopidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 41: 163-171.
- Díaz-Aranda, L.M., Monserrat, V.J. (1995) Aphidophagous predator diagnosis: key to genera of European chrysopid larvae (Neur.: Chrysopidae). *Entomophaga* 40: 169-181.
- Díaz-Aranda, L.M., Monserrat, V.J. (1996) On the larval stages of genus *Suaris* Navás, 1914 in Europe (Neuroptera: Chrysopidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 43: 89-97.
- Di Giulio, A., Fattorini, S., Kaupp, A., Taglianti, A.V., Nagel, P. (2003) Review of competing hypotheses of phylogenetic relationships of Paussinae (Coleoptera: Carabidae) based on larval characters. *Systematic Entomology* 28: 509-537.
- Duelli, P. (2001) Lacewings in field crops. In: McEwen, P.K., New, T.R., Whittington, A.E. (eds.) *Lacewings in the crop environment*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 158-171.
- Eldredge, N., Cracraft, J. (1980) *Phylogenetic patterns and evolutionary process*.

- New York: Columbia University Press, 349 p.
- Farris, J.S. (1982) Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology* 31: 328-334.
- Freitas, S. (1998) Criação massal de predadores: situação atual. *Anais do Simpósio de Controle Biológico*, 6, Rio de Janeiro, p. 139-141.
- Freitas, S. (2001) O uso de crisopídeos no controle biológico de pragas. In: Parra, J.R.P., Botelho, P.S.M., Corrêa-Ferreira, B.S., Bento, J.M.S. (eds). *Controle biológico no Brasil - parasitóides e predadores*. São Paulo: Manole, p. 209-224.
- Freitas, S., Penny, N.D. (2001) The green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) of Brazilian agro-ecosystems. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 52: 245-395.
- Gepp, J. (1983) Schlüssel zur Freilanddiagnose mitteleuropäischer Chrysopidenlarven (Neuroptera, Chrysopidae). *Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark* 113:101-132.
- Gepp, J. (1984) Morphology and anatomy of the preimaginal stages of Chrysopidae: a short survey. In: Canard, M., Séméria, Y. & New, T.R. (eds.), *Biology of Chrysopidae*. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, p. 9-19.
- Gepp, J. (1988) Zur ökologischen differenzierung der präemaginalen stadien baumbewohnender Chrysopiden in Alpenraum (Planipennia: Chrysopidae). *Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematische-Naturwissenschaftliche Klasse* 197: 1-73.
- Goloboff, P.A. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83-91.
- Goloboff, P.A., Carpenter, J.M., Arias, J.S., Esquivel, D.R.M. (2008a) Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics* 24: 758-773.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C. (2008b) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- González Olazo, E.V., Heredia, J.F. (2010) Morfología de los estadios larvales y datos biológicos de *Chrysopodes (Chrysopodes) spinellus* (Neuroptera: Chrysopidae), nueva cita para la Argentina. *Acta Zoologica Lilloana* 54: 87-92.
- González Olazo, E.V., Lanati, S.J., Heredia, J.F. (2009) Morfología y datos biológicos de los estadios preimaginales de *Chrysoperla asoralis* (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Zoologica Lilloana* 53: 21-28.
- Grimaldi, D., Engel, M.S. (2005) *Evolution of the insects*. Hong Kong: Cambridge University Press, 755 p.
- Haring, E., Aspöck, U. (2004) Phylogeny of the Neuropterida: a first molecular approach. *Systematic Entomology* 29: 415-430.
- Haruyama, N., Mochizuki, A., Duelli, P., Naka, H., Nomura, M. (2008) Green lacewing phylogeny, based on three nuclear genes (Chrysopidae, Neuroptera). *Systematic Entomology* 33: 275-288.
- Hennig, W. (1968) *Elementos de una sistemática filogenética*. Buenos Aires: Editorial Universitaria, 353p.

- Killington, F.J. (1937) *A monograph of the British Neuroptera*, v. 2. London: Ray Society, 306 p.
- Kiselyova, T., McHugh, J.V. (2006) A phylogenetic study of Dermestidae (Coleoptera) based on larval morphology. *Systematic Entomology* 31: 469-507.
- Krakauer, A.H., Tauber, A.T. (1996) Larvae of *Micromus*: generic characteristics and a description of *Micromus subanticus* (Neuroptera: Hemerobiidae). *Annals of the Entomological Society of America* 89: 203-211.
- Labrique, H. (1991) Description de la larve de la chrysope méditerranéenne *Mallada picteti* (McLachlan, 1880) (Neuroptera: Chrysopidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)* 7: 427-434.
- Labrique, H., Canard, M. (1989) Description de la larve de *Mallada ibericus* (Navás) (Neuroptera: Chrysopidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 94: 59-68.
- Mantoanelli, E. (2009) Morfologia comparada das larvas de *Leucochrysa* spp. (Neuroptera: Chrysopidae) de agroecossistemas da região Norte Fluminense. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense - UENF, 128p.
- Mantoanelli, E., Albuquerque, G.S., Tauber, C.A., Tauber, M.J. (2006) *Leucochrysa* (*Leucochrysa*) *varia* (Neuroptera: Chrysopidae): larval descriptions, developmental rates, and adult color variation. *Annals of the Entomological Society of America* 99: 7-18.
- Mantoanelli, E., Tauber, C.A., Albuquerque, G.S., Tauber, M.J. (2011) Larvae of four *Leucochrysa* (*Nodita*) species (Neuroptera: Chrysopidae: Leucochrysinini) from Brazil's Atlantic Coast. *Annals of the Entomological Society of America* 104: 1233-1259.
- McEwen, P.K., New, T.R., Whittington, A.E. (2001) *Lacewings in the crop environment*. Cambridge: Cambridge University Press, 546p.
- Miller, G.L., Cave, R.D. (1987) Bionomics of *Micromus posticus* (Walker) (Neuroptera: Hemerobiidae) with descriptions of the immature stages. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 89: 776-789.
- Miller, G.L., Lambdin, P.L. (1984) Redescriptions of the larval stages of *Hemerobius stigma* Stephens (Neuroptera: Hemerobiidae). *Florida Entomologist* 67: 377-382.
- Mirande, J.M. (2009) Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics* 25: 574-613.
- Monserrat, V.J. (1984) Estadíos larvarios de los neurópteros ibéricos. III: *Anisochrysa genei* (Neur., Plan., Chrysopidae). *Neuroptera International* 3: 13-21.
- Monserrat, V.J. (1989) Estadíos larvarios de los neurópteros ibéricos. II: *Mallada subcubitalis* (Planipennia: Chrysopidae). *Neuroptera International* 5: 125-132.
- Monserrat, V.J., Freitas, S. (2005) Contribución al conocimiento de los crisópidos de Coquimbo, Patagonia y Tierra del Fuego (Argentina, Chile) (Insecta, Neuroptera, Chrysopidae). *Graellsia* 61: 163-179.
- Monserrat, V.J., Oswald, J.D., Tauber, C.A., Díaz-Aranda, L.M. (2001) Recognition

- of larval Neuroptera. *In*: McEwen, P.K., New, T.R., Whittington, A.E. (eds.) *Lacewings in the crop environment*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 43-81.
- New, T.R. (1975) The biology of Chrysopidae and Hemerobiidae (Neuroptera), with reference to their usage as biocontrol agents: a review. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 127: 115-140.
- New, T.R. (1981) Some early stages of *Dictyochrysa* Esben-Petersen (Neuroptera, Chrysopidae). *Neuroptera International* 1: 136-140.
- New, T.R. (1983) The egg and first instar of *Italochrysa insignis* (Neuroptera, Chrysopidae). *Australian Entomological Magazine* 10: 29-32.
- New, T.R. (1986) Some early stages of *Calochrysa* Banks (Neuroptera, Chrysopidae). *Australian Entomological Magazine* 13: 11-14.
- New, T.R. (1991) Neuroptera (lacewings). *In*: Division of Entomology/CSIRO (ed.) *The insects of Australia: a textbook for students and research workers*, 2. ed., v. 1. Ithaca: Cornell University Press, p. 525-542.
- New, T.R. (2001) Introduction to the systematics and distribution of Coniopterygidae, Hemerobiidae, and Chrysopidae used in pest management. *In*: McEwen, P.K., New, T.R., Whittington, A.E. (eds.) *Lacewings in the crop environment*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 6-28.
- Nixon, K.C. (2002) WINCLADA, versão 1.00.08. Publicado pelo autor. Ithaca, Nova York.
- Nixon, K.C., Carpenter, J.M. (1993) On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Nixon, K.C., Carpenter, J.M. (2011) On homology. *Cladistics* 27: 1-10.
- Oswald, J.D. (2007) *Neuropterida species of the world*, versão 2.0. Disponível em: <http://lacewing.tamu.edu/Species-Catalogue>. Acesso em: março de 2012.
- Pariser, K. (1919) Beiträge zur biologie und morphologie der einheimischen chrysopiden. *Archiv für Naturgeschichte* 83A: 1-57.
- Patterson, C. (1982) Morphological characters and homology. *In*: Joysey, K.A. Friday, A.E. (eds.) *Problems in phylogenetic reconstruction*. London: Academic Press, p. 21-74.
- Penny, N.D. (1977) Lista de Megaloptera, Neuroptera e Raphidioptera do México, América Central, Ilhas Caraíbas e América do Sul. *Acta Amazonica* 7(suplemento): 1-14.
- Penny, N.D. (1998) New Chrysopinae from Costa Rica (Neuroptera: Chrysopidae). *Journal of Neuropterology* 1: 55-78.
- Penny, N.D. (2001) New species of Chrysopinae (Neuroptera: Chrysopidae) from Costa Rica, with selected taxonomic notes and a neotype designation. *Entomological News* 112: 1-14.
- Penny, N.D. (2002) A guide to the lacewings (Neuroptera) of Costa Rica. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 53: 161-457.
- Penny, N.D., Adams, P.A., Stange, L.A. (1997) Species catalog of the Neuroptera, Megaloptera, and Raphidioptera of America north of Mexico. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 50: 39-114.

- Principi, M.M. (1940) Contributi allo studio dei neurotteri italiani. 1. *Chrysopa septempunctata* Wesm. e *Chrysopa flavifrons* Brauer. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna* 12: 63-144.
- Principi, M.M. (1946) Contributi allo studio dei 'Neurotteri' italiani. 4. *Nothochrysa italica* Rossi. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna* 15: 85-102.
- Principi, M.M. (1947) Contributi allo studio dei neurotteri italiani. 5. Ricerche su *Chrysopa formosa* Brauer e su alcuni suoi parassiti. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna* 16: 134-175.
- Principi, M.M. (1954) Contributi allo studio dei neurotteri italiani. 11. *Chrysopa viridana* Schn. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna* 20: 359-376.
- Principi, M.M. (1956) Contributi allo studio dei neurotteri italiani. 13. Studio morfologico, etologico e sistematico di un gruppo omogeneo di specie del gen. *Chrysopa* Leach (*C. flavifrons* Brauer, *prasina* Burm. e *clathrata* Schn.). *Bollettino dell'Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna* 21: 319-410.
- Principi, M.M., Canard, M. (1984) Feeding habits. In: Canard, M., Séméria, Y., New, T.R. (eds.) *Biology of Chrysopidae*. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, p. 76-92.
- Reguilón, C. (2010) Morfología de los estados inmaduros y ciclo biológico de *Ungla binaria* (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Zoologica Lilloana* 54: 78-86.
- Reguilón, C., González Olazo, E.V., Campero, S.R.N. (2006) Morfología de los estados inmaduros de *Chrysoperla argentina* (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Zoologica Lilloana* 50: 31-39.
- Rousset, A. (1966) Morphologie céphalique des larves de Planipennes (Insectes Névroptéroïdes). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série, Série A, Zoologie* 42: 1-199.
- Sarmiento, R.A, Rodrigues, D.M., Faraji, F., Erasmo, E.A.L., Lemos, F., Teodoro, A.V., Kikuchi, W.T., Santos, G.R., Pallini, A. (2011) Suitability of the predatory mites *Iphiseiodes zuluagai* and *Euseius concordis* in controlling *Polyphagotarsonemus latus* and *Tetranychus bastosi*. *Experimental and Applied Acarology* 53: 203-214.
- Schuh, R.T. (2000) *Biological systematics: principles and applications*. Ithaca: Cornell University Press, 236p.
- Sereno, C.P. (2007) Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics* 23: 565-587.
- Shimer, H. (1865) Description of the imago and larva of a new species of *Chrysopa*. *Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia* 4: 208-212.
- Silva, P.S. (2006) Estudo comparativo da biologia e morfologia das espécies de *Chrysopodes* (Neuroptera, Chrysopidae) da região Norte Fluminense. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense - UENF, 146p.
- Simpson, B.B., Cracraft, J. (1995) Systematics: the science of biodiversity. *BioScience* 45: 670-672.

- Smith, R.C. (1921) A study of the biology of the Chrysopidae. *Annals of the Entomological Society of America* 14: 27-35.
- Smith, R.C. (1922) The biology of the Chrysopidae. *Cornell University Agricultural Experiment Station Memoirs* 58: 1286-1372.
- Souza, B. (1999) Estudos morfológicos do ovo e da larva de *Chrysoperla externa* (Hagen, 1861) (Neuroptera: Chrysopidae) e influência de fatores climáticos sobre a população de adultos em citros. Tese (Doutorado em Agronomia) - Lavras - MG, Universidade Federal de Lavras - UFLA, 141p.
- Straka, J., Bogusch, P. (2007) Phylogeny of the bees of the family Apidae based on larval characters with focus on the origin of cleptoparasitism (Hymenoptera: Apiformes). *Systematic Entomology* 32: 700-711.
- Tauber, C.A. (1969) Taxonomy and biology of the lacewing genus *Meleoma* (Neuroptera: Chrysopidae). *University of California Publications in Entomology* 58: 1-94.
- Tauber, C.A. (1974) Systematics of North American chrysopid larvae: *Chrysopa carnea* group (Neuroptera). *Canadian Entomologist* 106: 1133-1153.
- Tauber, C.A. (1975) Larval characteristics and taxonomic position of the lacewing genus *Suaris*. *Annals of the Entomological Society of America* 68: 696-700.
- Tauber, C.A. (2003) Generic characteristics of *Chrysopodes* (Neuroptera: Chrysopidae), with new larval descriptions and a review of species from the United States and Canada. *Annals of the Entomological Society of America* 96: 472-490.
- Tauber, C.A. (2004) The genus *Leucochrysa* (Neuroptera: Chrysopidae) in the United States: a systematic review. *Annals of the Entomological Society of America* 97: 1129-1158.
- Tauber, C.A. (2006) A new species of *Berchmansus* (Neuroptera: Chrysopidae) and nomenclatural notes on *B. elegans* (Guérin-Ménéville). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 108: 830-841.
- Tauber, C.A. (2007) Review of *Berchmansus* and *Vieira* and description of two new species of *Leucochrysa* (Neuroptera: Chrysopidae). *Annals of the Entomological Society of America* 100: 110-138.
- Tauber, C.A., Adams, P.A. (1990) Systematics of the Neuropteroidea: present status and future needs. In: Kosztarab, M., Schaefer, C.W. (eds.) *Systematics of the North American insects and arachnids: status and needs*. Blacksburg, VA: Virginia Polytechnic Institute and State University, p. 151-164.
- Tauber, C.A., de León, T. (2001) Systematics of green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae): larvae of *Ceraeochrysa* from Mexico. *Annals of the Entomological Society of America* 94: 197-209.
- Tauber, C.A., Krakauer, A.H. (1997) Larval characteristics and generic placement of endemic Hawaiian hemerobiids (Neuroptera). *Pacific Science* 51: 413-423.
- Tauber, C.A., Albuquerque, G.S., Tauber, M.J. (2008a) *Gonzaga nigriceps* (McLachlan) (Neuroptera: Chrysopidae): descriptions of larvae and adults, biological notes, and generic affiliation. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 110: 417-438.

- Tauber, C.A., Albuquerque, G.S., Tauber, M.J. (2008b) A new species of *Leucochrysa* and a redescription of *Leucochrysa (Nodita) clepsydra* Banks (Neuroptera: Chrysopidae). *Zootaxa* 1781: 1-19.
- Tauber, C.A., Albuquerque, G.S., Tauber, M.J. (2011a) Nomenclatorial changes and redescrptions of three of Navás' *Leucochrysa (Nodita)* species (Neuroptera, Chrysopidae). *ZooKeys* 92: 9-33.
- Tauber, C.A., de León, T., López-Arroyo, J.I., Tauber, M.J. (1998) *Ceraeochrysa placita* (Neuroptera: Chrysopidae): generic characteristics of larvae, larval descriptions, and life cycle. *Annals of the Entomological Society of America* 91: 608-618.
- Tauber, C.A., de León, T., Penny, N.D., Tauber, M.J. (2000a) The genus *Ceraeochrysa* (Neuroptera: Chrysopidae) of America North of Mexico: larvae, adults, and comparative biology. *Annals of the Entomological Society of America* 93: 1195-1221.
- Tauber, C.A., Johnson, J.B., Tauber, M.J. (1992) Larval and developmental characteristics of the endemic Hawaiian lacewing, *Anomalochrysa frater* (Neuroptera: Chrysopidae). *Annals of the Entomological Society of America* 85: 200-206.
- Tauber, C.A., Mantoanelli, E., Albuquerque, G.S., Reguilón, C., González Olazo, E., Tauber, M.J. (2011b) A taxonomically significant polymorphism in *Leucochrysa* (Neuroptera: Chrysopidae): nomenclature, larval and adult descriptions, and biological notes. *Zootaxa* 3130: 1-29.
- Tauber, C.A., Tauber, M.J., Albuquerque, G.S. (2001) *Plesiochrysa brasiliensis* (Neuroptera: Chrysopidae): larval stages, biology, and taxonomic relationships. *Annals of the Entomological Society of America* 94: 858-865.
- Tauber, C.A., Tauber, M.J., Albuquerque, G.S. (2006) *Berchmansus elegans* (Neuroptera: Chrysopidae): larval and adult characteristics and new tribal affiliation. *European Journal of Entomology* 103: 221-231.
- Tauber, C.A., Tauber, M.J., Albuquerque, G.S. (2008c) A new genus and species of green lacewings from Brazil (Neuroptera: Chrysopidae: Leucochrysinini). *Annals of the Entomological Society of America* 101: 314-326.
- Tauber, C.A., Tauber, M.J., Albuquerque, G.S. (2009) Neuroptera (lacewings, antlions). In: Resh, V.H., Cardé, R.T. (eds.) *Encyclopedia of insects*. San Diego: Academic Press, p. 785-798.
- Tauber, M.J., Tauber, C.A., Daane, K.M., Hagen, K.S. (2000b). Commercialization of predators: recent lessons from green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae: *Chrysoperla*). *American Entomologist* 46: 26-38.
- Toschi, C.A. (1965) The taxonomy, life histories, and mating behavior of the green lacewings of Strawberry Canyon (Neuroptera, Chrysopidae). *Hilgardia* 36: 391-433.
- Tsukaguchi, S. (1978) Descriptions of the larvae of *Chrysopa* Leach (Neuroptera. Chrysopidae) of Japan. *Kontyû* 46: 99-122.
- Tsukaguchi, S. (1979) Taxonomic notes on *Brinckochrysa kintoki* (Okamoto) (Neuroptera: Chrysopidae). *Kontyû* 47: 358-366.
- Tsukaguchi, S. (1995) *Chrysopidae of Japan (Insecta, Neuroptera)*. S.

- Tsukaguchi, Aioi-cho 6-14-102. Nishinomiya-shi, Hyogo, 662 Japan, 223p.
- van Lenteren, J.C. (2012) The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl* 57: 1-20.
- Verdú, J.R., Galante, E., Lumaret, J.P., Cabrero-Salañudo, F.J. (2004) Phylogenetic analysis of Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) based on larvae. *Systematic Entomology* 29: 509-523.
- Viana, G.G. (2007) Descrição dos instares de *Ceraeochrysa* spp. da região Norte Fluminense e comparação com co-específicos da América do Norte e Central: a morfologia larval é um caráter estável em Chrysopidae (Neuroptera)? Tese (Mestrado em Produção Vegetal) - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense - UENF, 85p.
- Viana, G.G., Albuquerque, G.S. (2009) Polimorfismo no padrão de manchas tegumentares de larvas e adultos de *Ceraeochrysa caligata* (Neuroptera: Chrysopidae) e redescrição dos instares larvais. *Zoologia* 26: 166-174.
- Wiley, E.O., Lieberman, B.S. (2011) *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*, 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 414 p.
- Winterton, S.L., Brooks, S.J. (2002) Phylogeny of the apochrysin green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae: Apochrysinae). *Annals of the Entomological Society of America* 95: 16-28.
- Winterton, S.L., Freitas, S. (2006) Molecular phylogeny of the green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae). *Australian Journal of Entomology* 45: 235-243.
- Winterton, S.L., Hardy, N.B., Wiegmann, B.M. (2010) On wings of lace: phylogeny and Bayesian divergence time estimates of Neuropterida (Insecta) based on morphological and molecular data. *Systematic Entomology* 35: 349-378.
- Withycombe, C.L. (1923) Notes on the biology of some British Neuroptera. *Transactions of the Entomological Society of London* 1922: 501-594.
- Withycombe, C.L. (1924) Further notes on the biology of some British Neuroptera. *The Entomologist* 57: 145-152.
- Withycombe, C.L. (1925) Some aspects of the biology and morphology of the Neuroptera. With special reference to the immature stages and their possible phylogenetic significance. *Transactions of the Entomological Society of London* 1924: 303-411.