

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO**  
**DECANATO DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**Análise filogenética de *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Insecta: Heteroptera:  
Veliidae) das Américas**



Discente: Oséias Martins Magalhães

Orientador: Dr. Felipe Ferraz Figueiredo Moreira

Coorientadora: Dra. Juliana Mourão dos Santos Rodrigues

**Seropédica**

**Agosto, 2023**

## Ficha Catalográfica

M189a      Magalhães, Oséias Martins, 1988-  
                Análise filogenética de Rhagovelia Mayr, 1865  
                (Insecta: Heteroptera: Veliidae) das Américas /  
                Oséias Martins Magalhães. - Rio de Janeiro, 2023.  
                85 f.

                Orientador: Felipe Ferraz Figueiredo Moreira.  
                Coorientador: Juliana Mourão dos Santos Rodrigues.  
                Tese (Doutorado). -- Universidade Federal Rural do  
                Rio de Janeiro, PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA  
                ANIMAL, 2023.

                1. Análise filogenética. 2. Taxonomia. I. Moreira,  
                Felipe Ferraz Figueiredo, 1986-, orient. II.  
                Rodrigues, Juliana Mourão dos Santos, -, coorient.  
                III Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.  
                PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL. IV.  
                Título.

“O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. "This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001.”



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO**  
**DECANATO DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**ANÁLISE FILOGENÉTICA DE *RHAGOVELIA* MAYR, 1865 (INSECTA:  
HETEROPTERA: VELIIDAE) DAS AMÉRICAS**

**OSÉIAS MARTINS MAGALHÃES**

*Sob a Orientação do Professor*

**Dr. Felipe Ferraz Figueiredo Moreira**

*E Coorientação da Professora*

**Dra. Juliana Mourão dos Santos Rodrigues**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação  
em Biologia Animal da Universidade Federal Rural do  
Rio de Janeiro como parte dos requisitos para a  
obtenção do título de **Doutor em Biologia Animal**.

Seropédica

Agosto, 2023



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL



TERMO Nº 1133 / 2023 - PPGBA (12.28.01.00.00.00.42)

Nº do Protocolo: 23083.068329/2023-03

Seropédica-RJ, 10 de outubro de 2023.

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL  
OSÉIAS MARTINS MAGALHÃES

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de  
**Doutor(a) em Ciências**, no Curso de pós-graduação em **BIOLOGIA ANIMAL**,  
área de concentração em **BIODIVERSIDADE ANIMAL**.

TESE APROVADA EM 29/09/2023

(Assinado digitalmente em 11/10/2023 13:13 )  
LEANDRO LOURENCO DUMAS  
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR  
DeptBA (12.28.01.00.00.00.45)  
Matrícula: 1014771

(Assinado digitalmente em 10/10/2023 11:11 )  
CLEBER GALVÃO FERREIRA  
ASSINANTE EXTERNO  
CPF: 925.961.267-53

(Assinado digitalmente em 10/10/2023 11:26 )  
JADER DE OLIVEIRA  
ASSINANTE EXTERNO  
CPF: 382.454.058-41

(Assinado digitalmente em 14/10/2023 08:51 )  
FERNANDA AVELINO CAPISTRANO DA SILVA  
ASSINANTE EXTERNO  
CPF: 100.003.827-01

(Assinado digitalmente em 10/10/2023 11:17 )  
BRUNO CLARKSON MATTOS  
ASSINANTE EXTERNO  
CPF: 116.844.367-96

(Assinado digitalmente em 11/10/2023 11:04 )  
JULIANNA FREIRES BARBOSA  
ASSINANTE EXTERNO  
CPF: 112.057.497-80

(Assinado digitalmente em 20/10/2023 12:32 )  
FELIPE FERRAZ FIGUEIREDO MOREIRA  
ASSINANTE EXTERNO  
CPF: 106.487.357-02

Visualize o documento original em <https://sipac.ufrj.br/public/documentos/index.jsp>  
informando seu número: **1133**, ano: **2023**, tipo: **TERMO**, data de emissão: **10/10/2023** e o  
código de verificação: **f866b516e1**

Trabalho realizado no  
Laboratório de Entomologia, Instituto Oswaldo  
Cruz, Fundação Oswaldo Cruz.

### **NOTA**

Segundo os critérios do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (artigos 8º e 9º), esta tese não constitui publicação e, portanto, quaisquer nomes novos propostos ou atos que afetem a nomenclatura não são válidos.

## AGRADECIMENTO

Em primeiro lugar, eu agradeço a Yeshua Hamashiach (יֵשׁוּעַ הַמַּשִּׁיחַ), o Deus todo poderoso, por tudo que tens me proporcionado nessa caminhada chamada de vida.

À minha esposa Andrezza Santiago Campolino, pela compreensão, dedicação, amor e cuidado.

Ao meu filho Nicolas, um lindo presente que me motiva a continuar.

À minha mãe Terezinha de Matos Martins Novo, por todo o carinho e amor maternal.

Ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal e seus docentes, por propiciar discussões e reflexões produtivas, que foram fundamentais à minha formação.

Ao Instituto Oswaldo Cruz e ao Laboratório de Entomologia, por disponibilizarem toda a infraestrutura necessária para a realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela bolsa de doutorado.

Ao orientador e amigo Dr. Felipe Ferraz Figueiredo Moreira, pela disponibilidade, por todas as discussões, críticas, reflexões e ensinamentos proporcionados ao longo de anos.

À coorientadora e amiga Dr<sup>a</sup>. Juliana Mourão dos Santos Rodrigues, pelo apoio, discussões e ensinamentos proporcionados ao longo do tempo.

À amiga Dr<sup>a</sup>. Isabelle da Rocha Silva Cordeiro, pelo incentivo, por me ensinar a utilizar os programas de análise filogenética, por fotografar alguns exemplares e auxiliar no levantamento de caracteres físicos que não pude obter por questão de saúde.

À amiga Dr<sup>a</sup>. Carla Fernanda Burguez Floriano, por ceder fotos de espécies de *Rhagovelia*.

Aos colegas do Laboratório de Entomologia, pela amizade, longas discussões sobre diversos temas e por proporcionar momentos memoráveis.

Ao meu sogro André Luís de Souza Campolino, pelo apoio ofertado durante esta trajetória.

Ao meu amigo professor Thiago Souto Maior, pelo incentivo e pelas discussões proveitosas desde a faculdade.

Ao meu amigo Ms. Renato dos Santos Gomes, pelo incentivo, alegria contagiante e pela luta contra o racismo e desigualdade social.

Ao meu amigo professor André Alves Castro pelo apoio a toda minha família em momentos difíceis durante essa etapa do doutorado e conselhos relacionados à edificação da fé.

A todos os amigos, familiares, colegas e professores que passaram por minha vida e contribuíram de alguma maneira.

MAGALHÃES, O.M. **Análise filogenética de *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Insecta: Heteroptera: Veliidae) das Américas.** 2023. 77f. Tese (Doutorado em Biologia Animal). Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Seropédica. RJ.

## RESUMO

Membros do gênero *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae: Rhagoveliinae) são comumente encontrados em habitats aquáticos em regiões tropicais, formando a guilda dominante de insetos predadores da fauna neustônica. Somente nas Américas, há cerca de 200 espécies descritas. O gênero é facilmente reconhecível pelo tarsômero distal mediano profundamente fendido e com um leque plumoso. Atualmente, a fauna americana de *Rhagovelia* é subdividida em 18 grupos de espécies que, por sua vez, compõem um grupo e cinco complexos, além de espécies sem posicionamento definido. Apesar do monofiletismo do gênero ser recuperado em todas as análises filogenéticas realizadas até o momento, as relações entre tais agrupamentos supra-específicos e seus monofiletismos nunca foram testados de fato. Com o exame da literatura e de 300 espécimes, representando os grupos taxonômicos definidos em trabalhos anteriores, foram selecionados 10 caracteres já utilizados em publicações, 20 caracteres adaptados da literatura e 16 novos caracteres, totalizando 46 caracteres morfológicos discretos, sendo 38 binários e 8 multiestados. Análises filogenéticas foram realizadas através de busca heurística com o programa TNT 1.6 no taxon limit e por Inferência Bayesiana no programa MrBayes 3.2.2. Foram recuperados os monofiletismos do gênero *Rhagovelia*, do subgênero *Trochopus* Carpenter, 1898 stat. nov., dos complexos *angustipes*, *collaris*, *obesa*, *robusta* e *varipes*, assim como dos grupos *cali*, *elegans*, *hambletoni*, *hirtipes*, *itatiaiana*, *lucida*, *obesa*, *salina*, *secluda*, *tayloriella*, *torquata*, *varipes* e *whitei*. Por outro lado, não foram recuperados os monofiletismos dos grupos: *ainsliei*, *armata*, *bisignata*, *robusta* e *spinigera*. *Rhagovelia gaigei* Drake & Hussey, 1957 e *R. roldani* Polhemus, 1997 não se juntaram a nenhum grupo supra-específico, formando ramos terminais sucessivos e próximos de (complexo *robusta* + *Trochopus*). É sugerida a retomada dos subgêneros *Rhagovelia* s. str. e *Trochopus*, e que haja mudanças de nomes, de grupo *bisignata* para grupo *angustipes*, de grupo *tayloriella* para grupo *collaris* e de grupo *torquata* para grupo *abrupta*.

**Palavras-chave:** filogenia, Gerromorpha, percevejos semiaquáticos, região neártica, região neotropical.

MAGALHÃES, O.M. *Phylogenetic analysis of Rhagovelia Mayr, 1865 (Insecta: Heteroptera: Veliidae) from the Americas* 2023. 77f. Thesis (PhD in Animal Biology). Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Seropédica. RJ.

### ABSTRACT

*Members of the genus Rhagovelia Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae: Rhagoveliinae) are commonly found in tropical aquatic habitats, forming the dominant guild of predatory insects of the neustonic fauna. In the Americas alone, there are about 200 described species. The genus is easily recognizable by the distal tarsomere of the middle leg deeply cleft and bearing a feathery fan. Currently, the American fauna of Rhagovelia is subdivided into 18 species groups, which in turn compose one grade and five complexes, in addition to species without defined position. Despite being recovered as monophyletic in all phylogenetic analyses performed so far, the relationships between such supraspecific groups and their monophyletic conditions have never been truly tested. By examination of the literature and 300 specimens, representing the taxonomic groups defined in previous works, 10 characters already used in publications, 20 characters adapted from the literature and 16 new characters were selected, totaling 46 discrete morphological characters, being 38 binary and 8 multistates. Phylogenetic analyses were performed through heuristic search using TNT 1.6 no taxon limit and by Bayesian Inference using MrBayes 3.2.2. The monophyletic conditions of the following clades have been recovered: genus Rhagovelia, subgenus Trochopus Carpenter, 1898 stat. nov., angustipes, collaris, obesa, robusta and varipes complexes, and cali, elegans, hambletoni, hirtipes, itatiaiana, lucida, obesa, salina, secluda, tayloriella, torquata, varipes and whitei groups. The following groups, however, are not monophyletic: ainsliei, armata, bisignata, robusta and spinigera. Rhagovelia gaigei Drake & Hussey, 1957 and R. roldani Polhemus, 1997 did not cluster with any supraspecific group, forming successive terminal branches close to (robusta complex + Trochopus). Recovering the usage of the subgenera Rhagovelia s. str. and Trochopus is suggested, as well as name changes, from bisignata group to angustipes group, from tayloriella group to collaris group and from torquata group to abrupta group.*

**Key-words:** Gerromorpha, phylogeny, semiaquatic bugs, Nearctic region, Neotropical region.



## LISTA DE FIGURAS

	Página
<b>Figura 1.</b> <i>Rhagovelia</i> , holótipo macho áptero, hábito, vista dorsal. <b>A.</b> <i>R. cauca</i> . <b>B.</b> <i>R. calcaris</i> . <b>C.</b> <i>R. cali</i> . <b>D.</b> <i>R. callida</i> . <b>E.</b> <i>R. palea</i> . <b>F.</b> <i>R. perfidiosa</i> . <b>G.</b> <i>R. roldani</i> . <b>H.</b> <i>R. tijuca</i> . <b>I.</b> <i>R. yanomamo</i> . <b>J.</b> <i>R. zela</i> . ....	3
<b>Figura 2.</b> Interpretação visual das relações filogenéticas propostas por BACON (1956). ....	10
<b>Figura 3.</b> Interpretação visual das relações filogenéticas propostas por MATSUDA (1956). ....	11
<b>Figura 4.</b> Relações filogenéticas encontradas por POLHEMUS (1997) para a fauna americana de <i>Rhagovelia</i> . ....	13
<b>Figura 5.</b> Grupos-externos incluídos na presente análise, hábito, vista dorsal. <b>A.</b> <i>Ocellovelia fusca</i> . <b>B.</b> <i>Perittopus breddini</i> . <b>C.</b> <i>Tetraripis asymmetricus</i> . <b>D.</b> <i>Velia (Plesiovelia) saulii</i> . Escala: 1 mm. ....	29
<b>Figura 6.</b> Estruturas do tórax e abdome, vista ventral. <b>A.</b> <i>Ocellovelia germari</i> (baseada em ANDERSEN 1982). <b>B.</b> <i>Rhagovelia angustipes</i> (baseada em ANDERSEN 1982). (CE, canais evaporativos; Mt, metasterno; II-VII, esternos abdominais). ....	33
<b>Figura 7.</b> <i>Rhagovelia</i> , estruturas do tórax e abdome, vista ventral. <b>A.</b> <i>R. secluda</i> . <b>B.</b> <i>R. abrupta</i> . <b>C.</b> <i>R. cauca</i> . <b>D.</b> <i>R. elegans</i> (abdome). <b>E.</b> <i>R. ainsliei</i> . <b>F.</b> <i>R. varipes</i> . <b>G.</b> <i>R. obesa</i> . <b>H.</b> <i>R. elegans</i> . <b>I.</b> <i>R. plumbea</i> . (CA, carena; CER, cerdas; Cn, canais das suturas; canais DEN, dentículos; DEP, depressão; Ms, mesosterno; Mt, metasterno; PES, proepisterno). ....	35
<b>Figura 8.</b> <i>Rhagovelia</i> , <i>Tetraripis</i> e <i>Angilia</i> , pernas. <b>A, B.</b> Pernas medianas. <b>A.</b> <i>R. triangula</i> . <b>B.</b> <i>R. plumbea</i> . <b>C–F.</b> Pernas posteriores. <b>C.</b> <i>R. triangula</i> . <b>D.</b> <i>R. plumbea</i> . <b>E.</b> <i>R. scitula</i> . <b>F.</b> <i>T. asymmetricus</i> . <b>G.</b> <i>A. albidotincta</i> , fêmea, ápice da tíbia anterior. (FEM, fêmur; GC, <i>grasping comb</i> ; TAR, tarso; TIB, tíbia; TRO, trocânter). ....	36
<b>Figura 9.</b> Tarsos medianos (baseado em ANDERSEN 1982). <b>A.</b> <i>Perittopus</i> sp. <b>B.</b> <i>Tetraripis ravana</i> . <b>C.</b> <i>Rhagovelia angustipes</i> . ....	37
<b>Figura 10.</b> <i>Rhagovelia</i> , forma áptera, tórax, vista dorsal. <b>A.</b> <i>R. angustipes</i> ; <b>B.</b> <i>R. abrupta</i> ; <b>C.</b> <i>R. obesa</i> ; <b>D.</b> <i>R. robusta</i> . (Ms, mesonoto; Mt, metanoto; P, pronoto; 100%, porcentagem relativa de exposição do mesonoto). ....	38

---

<b>Figura 11.</b> <i>Rhagovelia secluda</i> , abdome, vista dorsal. (CA, carena; II-III, mediotergitos). .....	39
<b>Figura 12.</b> Asa anterior. <b>A.</b> <i>Perittopus</i> sp. (baseado em ANDERSEN, 1982). <b>B.</b> <i>Rhagovelia hambletoni</i> . <b>C.</b> <i>R. sbolos</i> . <b>D.</b> <i>R. robusta</i> . <b>E.</b> <i>Ocellovelia germari</i> (baseado em ANDERSEN, 1982). .....	40
<b>Figura 13.</b> <i>Rhagovelia</i> , cabeça e perna anterior. <b>A.</b> <i>R. obesa</i> . <b>B.</b> <i>R. elegans</i> . <b>C.</b> <i>R. agra</i> . <b>D.</b> <i>R. secluda</i> . .....	41
<b>Figura 14.</b> <i>Rhagovelia</i> , pernas posteriores. <b>A.</b> <i>R. obesa</i> . <b>B.</b> <i>R. elegans</i> . (ESP, esporão). .....	42
<b>Figura 15.</b> <i>Rhagovelia</i> , macho, ápice do abdome. <b>A.</b> <i>R. elegans</i> . <b>B.</b> <i>R. plumbea</i> . <b>C.</b> <i>R. armata</i> . .....	43
<b>Figura 16.</b> <i>Rhagovelia</i> , macho, proctiger, vista dorsal. <b>A.</b> <i>Rhagovelia hirtipes</i> (baseado em POLHEMUS 1997). <b>B.</b> <i>R. mangle</i> (baseado em MOREIRA <i>et al.</i> 2010). <b>C.</b> <i>R. varipes</i> (baseado em POLHEMUS 1997). <b>D.</b> <i>R. venezuelana</i> (baseado em POLHEMUS 1997). .....	44
<b>Figura 17.</b> <i>Rhagovelia</i> , fêmea, fêmur mediano. <b>A.</b> <i>R. robusta</i> . <b>B.</b> <i>R. perija</i> . <b>C.</b> <i>R. aiuruoca</i> . <b>D.</b> <i>R. triangula</i> . .....	45
<b>Figura 18.</b> <i>Rhagovelia cali</i> , fêmea, fêmur mediano. (CONS, constrição). .....	45
<b>Figura 19.</b> <i>Rhagovelia armata</i> , fêmea áptera, abdome, vista dorsal. ....	47
<b>Figura 20.</b> <i>Rhagovelia</i> , fêmea macróptera, hábito, vista lateral. <b>A.</b> <i>R. obesa</i> . <b>B.</b> <i>R. collaris</i> . .....	47
<b>Figura 21.</b> Consenso estrito das 49 árvores mais parcimoniosas encontradas com a pesagem igual dos caracteres morfológicos de <i>Rhagovelia</i> (Comprimento = 104 passos; IC = 0,877; IR = 0,852). Números abaixo dos ramos correspondem a valores de Bootstrap/Bremer, respectivamente. A coloração dos táxons é baseada nas últimas classificações propostas (POLHEMUS 1997; MOREIRA <i>et al.</i> 2012; PADILLA-GIL & MOREIRA 2013). .....	48

---

---

<b>Figura 22.</b> Consenso estrito 49 árvores mais parcimoniosas encontradas com a pesagem igual dos caracteres morfológicos de <i>Rhagovelia</i> (Comprimento = 104 passos; IC = 0,877; IR = 0,852). Círculos abertos representam caracteres homoplásticos; círculos pretos representam caracteres apomórficos não-homoplásticos. Números acima dos círculos se referem aos caracteres e números abaixo dos círculos se referem aos estados de caráter. A coloração dos táxons é baseada nas últimas classificações propostas (POLHEMUS 1997; MOREIRA <i>et al.</i> 2012; PADILLA-GIL & MOREIRA 2013). .....	49
<b>Figura 23.</b> Consenso das árvores de <i>Rhagovelia</i> e grupos irmãos pós- <i>burn-in</i> geradas a partir do método de Inferência Bayesiana. Valores correspondem às probabilidades posteriores de clados. ....	56

---

## LISTA DE TABELAS

	Página
<b>Tabela 1.</b> Espécies americanas válidas de <i>Rhagovelia</i> organizadas alfabeticamente, por grupo de espécies e complexo ou grado. Asteriscos indicam as espécies selecionadas para esta análise. ....	21
<b>Tabela 2.</b> Nova classificação proposta para <i>Rhagovelia</i> das Américas. ....	61

## LISTA DE ANEXOS

	Página
<b>Anexo I.</b> Lista de espécies incluídas na matriz de dados morfológicos, com número de espécimes e acrônimo da coleção de depósito. (Hp, holótipo; Pp, parátipo; NT, não tipo; MA, macho áptero; MM, macho macróptero; FA, fêmea áptera; FM, fêmea macróptera ..... 68	68
<b>Anexo II.</b> Matriz de caracteres morfológicos de <i>Rhagovelia</i> das Américas, com 42 táxons e 47 caracteres. (?) não observado; (-) não aplicável. .... 70	70

## ÍNDICE

---

<b>Resumo .....</b>	<b>vii</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>viii</b>
<b>Lista de Figuras .....</b>	<b>ix</b>
<b>Lista de Tabelas .....</b>	<b>xii</b>
<b>Lista de Anexos .....</b>	<b>xiii</b>
<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>1</b>
<b>HISTÓRICO DO GÊNERO <i>Rhagovelia</i> Mayr, 1865 NAS AMÉRICAS .....</b>	<b>4</b>
<b>FILOGENIA DO GÊNERO <i>Rhagovelia</i> Mayr, 1865 NAS AMÉRICAS .....</b>	<b>6</b>
<b>OBJETIVOS .....</b>	<b>28</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b>	
<b>Amostragem taxonômica .....</b>	<b>29</b>
<b>Codificação dos caracteres morfológicos .....</b>	<b>29</b>
<b>Material examinado .....</b>	<b>30</b>
<b>Análise filogenética .....</b>	<b>30</b>
<b>RESULTADOS .....</b>	<b>32</b>
<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>57</b>
<b>CONCLUSÕES .....</b>	<b>60</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>62</b>

---

## INTRODUÇÃO

A ordem Hemiptera é a maior e mais diversa entre os insetos não-holometábolos. Seus representantes recebem vários nomes populares, de acordo com a subordem (*e.g.*, percevejos, cigarras, cigarrinhas, pulgões, moscas-brancas e cochonilhas), e ocorrem em quase todos os tipos de habitats terrestres e aquáticos (SCHUH & SLATER, 1995; COSTA *et al.*, 2006; SCHUH & WEIRAUCH, 2020). Há cerca de 89.000 espécies descritas, distribuídas em quatro subordens (Auchenorrhyncha, Coleorrhyncha, Heteroptera e Sternorrhyncha), compreendendo aproximadamente 10% de todas as espécies conhecidas de insetos (GRAZIA *et al.*, 2012; STORK, 2018). A ordem é monofilética, sustentada pela seguinte sinapomorfia: modificação das mandíbulas e maxilas em estiletos concêntricos com função picadora-sugadora, sem palpos labial e maxilar (GRIMALDI & ENGEL, 2005; MISOF *et al.* 2014). Apesar de possuir fósseis do Triássico e Cretáceo, a ordem pode ter aparecido no início do Permiano (FORERO, 2008).

Indivíduos da subordem Heteroptera são conhecidos popularmente como percevejos, ou ainda por nomes populares específicos para algumas famílias (*e.g.*, fede-fede, maria-fedida e barbeiro) (GRAZIA *et al.*, 2012). O táxon é monofilético e apresenta as seguintes sinapomorfias: 1) aparato glandular de cheiro no metatórax de adultos; 2) aparato glandular dorsal de cheiro no abdome de ninfas; e 3) forte redução do tentório (arcabouço quitinoso interno da cabeça) (SCHUH & SLATER, 1995). Foram descritas cerca de 40.000 espécies, as quais diferem-se daquelas das demais subordens por apresentarem lábio inserido anteriormente na cabeça, uma gula distinta e, em sua maioria, pelas asas anteriores do tipo hemiélitro (WEIRAUCH & SCHUH, 2011). Alguns grupos podem causar danos diretos às culturas alimentares ou atuarem como vetores de doenças para plantas, animais e humanos (GRAZIA *et al.*, 2012).

Das sete infraordens de Heteroptera, Gerromorpha, Leptopodomorpha e Nepomorpha são consideradas aquáticas ou primariamente associadas a ambientes limnéticos ou marinhos (GRAZIA *et al.*, 2012, MOREIRA, 2015). Os membros dessas infraordens são muito importantes em seus ecossistemas e podem ocupar diferentes habitats, como lagoas, lagos de altitude, fontes termais, grandes rios (MERRIT & CUMMINS, 1996), axilas de plantas com água, como as bromeliáceas (NIESER & MELO, 1997), entre outros. Possuem alta capacidade de dispersão, o que os torna precursores na colonização de novos corpos hídricos (BACHMANN, 1998). Em todo o mundo, são conhecidas mais de 4.800 espécies de heterópteros aquáticos e semiaquáticos, incluindo fósseis, distribuídas em 23 famílias e mais

de 340 gêneros. A maior riqueza é observada na região neotropical, com cerca de 1.300 espécies (POLHEMUS & POLHEMUS, 2008).

A infraordem Gerromorpha é representada por insetos semiaquáticos em sua maioria, com tamanho pequeno a médio, raramente chegando a grandes comprimentos. Apresentam antenas mais longas do que a cabeça, inseridas anteriormente aos olhos, sendo claramente visíveis dorsalmente; cabeça com três a quatro pares de tricobótrios próximos à margem interna dos olhos; e asas anteriores, quando presentes, não diferenciadas em porção coriácea proximal e membranosa distal (RIBEIRO *et al.*, 2014). De acordo com ANDERSEN (1982), os habitats ocupados pelo grupo como variam em: terrestre úmido, não necessariamente próximo de corpos d'água livres; aquáticos marginais; superfície de corpos d'água coberta por plantas; superfície livre de corpos d'água estagnados ou correntes; superfície d'água em zonas entremarés; e superfície dos oceanos. Ainda segundo o mesmo autor, o táxon se divide em oito famílias: Gerridae, Hebridae, Hermatobatidae, Hydrometridae, Macroveliidae, Mesoveiidae, Paraphrynoveliidae e Veliidae (ANDERSEN, 1982).

Até pouco tempo atrás, Veliidae representava a maior família de Gerromorpha, com mais de 1.000 espécies descritas (HENRY, 2009), tradicionalmente distribuídas em seis subfamílias, sendo elas: Haloveliinae, Microveliinae, Ocelloveliinae, Perittopinae, Rhagoveliinae e Veliinae (ANDERSEN, 1982). Entretanto, o monofiletismo da família é questionado na literatura desde o século XX e não se sustenta em análises filogenéticas que utilizam dados moleculares (*e.g.*, DAMGAARD, 2008; ARMISÉN *et al.*, 2022). Em tais estudos, diferentes subfamílias de Veliidae aparecem não como um agrupamento único e exclusivo, mas como uma sucessão de ramos ao longo da filogenia de Gerromorpha, dos quais Haloveliinae e Microveliinae são na verdade mais próximos de Gerridae, com quem compartilham importantes sinapomorfias morfológicas. Tal fato levou, finalmente, à transferência dessas duas subfamílias para junto dos demais gerrídeos, enquanto a classificação superior dos velídeos restantes continua altamente artificial e necessitando de uma revisão minuciosa (ARMISÉN *et al.*, 2022).

Membros do gênero *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Veliidae: Rhagoveliinae; Figura 1) são os gerromorfos mais comumente encontrados em habitats lóticos de regiões tropicais, formando a guilda dominante de insetos predadores da fauna neustônica em rios, riachos e córregos neotropicals (POLHEMUS, 1997). Dos representantes da infraordem, o gênero é um dos mais facilmente reconhecíveis, pois as garras e arólios de suas pernas medianas são modificados em forma de leques plumosos, que auxiliam no deslocamento sobre a água (ANDERSEN,



1982; POLHEMUS, 1997; SANTOS *et al.*, 2017). Trata-se, também, de um dos gêneros mais diversos de Gerromorpha, com cerca de 200 espécies descritas somente nas Américas (PADILLA-GIL & MOREIRA, 2013).



**Figura 1.** *Rhagovelia*, holótipo macho áptero, hábito, vista dorsal. **A.** *R. cauca*. **B.** *R. calcaris*. **C.** *R. cali*. **D.** *R. callida*. **E.** *R. palea*. **F.** *R. perfidiosa*. **G.** *R. roldani*. **H.** *R. tijuca*. **I.** *R. yanomamo*. **J.** *R. zela*.

### **Histórico do gênero *Rhagovelia* Mayr, 1865 nas Américas**

A primeira descrição do gênero foi feita por MAYR (1865), que observou que três espécies descritas por BURMEISTER (1835) no gênero *Velia* Latreille, 1804 se diferenciavam do mesmo por características da cabeça e pernas. A partir dessa descrição, *V. armata* Burmeister, 1835, *V. collaris* Burmeister, 1835 e *V. nigricans* Burmeister, 1835 passaram a compor o gênero *Rhagovelia*. UHLER (1871) foi o primeiro a descrever uma espécie de *Rhagovelia* ocorrente nos Estados Unidos, *R. obesa* Uhler, 1871, com base em material de Massachusetts. Pouco tempo depois, WHITE (1879) erigiu o gênero *Neovelina* White, 1879 para a espécie da Amazônia brasileira *N. trailii* White, 1879. Mais tarde, a mesma provou ser apenas mais uma espécie de *Rhagovelia*, levando à sinonimização dos dois gêneros (KIRKALDY, 1901). No mesmo trabalho, Kirkaldy escolheu *R. nigricans* como espécie-tipo do gênero, tendo em vista que não houve designação original.

UHLER (1894) adicionou mais três espécies a *Rhagovelia*: *R. angustipes* Uhler, 1894, *R. elegans* Uhler, 1894, e *R. plumbea* Uhler, 1894. Posteriormente, BREDDIN (1898) descreveu *N. whitei* Breddin, 1898, que mais tarde foi atribuída a *Rhagovelia*, dada a invalidade de *Neovelina* (KIRKALDY, 1901). No mesmo ano, CARPENTER (1898) erigiu o gênero *Trochopus* Carpenter, 1898 para receber a espécie *T. marinus* Carpenter, 1898, e CHAMPION (1898) descreveu a espécie *T. salinus* Champion, 1898 no mesmo gênero, além de nove espécies de *Rhagovelia* do México e América Central. Assim como ocorreu com *Neovelina*, ficou demonstrado que as espécies de *Trochopus* eram representantes de *Rhagovelia* e os dois gêneros foram sinonimizados (KIRKALDY, 1901). Houve certo debate na literatura acerca dessa decisão e *Trochopus* continuou sendo utilizado esporadicamente (e.g., DRAKE & VAN DOESBURG, 1966), mas a sinonímia foi confirmada por POLHEMUS (1997). Mais recentemente, ANDERSEN (2000) sugeriu utilizar *Trochopus* como subgênero de *Rhagovelia*, porém a proposta não foi acatada por outros autores.

Seguindo na primeira metade do século XX, houve a publicação de uma série de descrições e notas a respeito de *Rhagovelia* (e.g., DRAKE & HARRIS, 1927, 1931; GOULD, 1928), até que a diversa fauna do hemisfério ocidental, então com 40 espécies, passasse por sua primeira revisão (GOULD, 1931). Tal trabalho incluiu uma chave de identificação, descrições de espécies previamente conhecidas e inéditas, notas taxonômicas e de distribuição, e ilustrações, especialmente dos parâmeros dos machos, que a partir daí se tornaram importantes na delimitação de espécies. Cabe ressaltar que, à época, espécies que

passariam a compor o gênero *Veloidea* Gould, 1934 ainda eram tratadas como parte de *Rhagovelia* (GOULD, 1931, 1934).

Uma segunda revisão da fauna de *Rhagovelia* das Américas foi publicada por BACON (1956), que, ainda que de maneira meramente intuitiva, propôs a primeira filogenia para o gênero. Com base nela, ele chegou à distinção de nove grupos de espécies, que facilitavam lidar com a grande riqueza do gênero na área de estudo. O trabalho de BACON (1956) baseou-se essencialmente nas formas ápteras de *Rhagovelia*, que costumam ser bem mais comuns do que as macrópteras em campo e em coleções. De forma suplementar, então, MATSUDA (1956) trabalhou com as formas macrópteras de muitas espécies, focando especialmente na venação alar, carenas abdominais dorsais e morfologia pronotal de fêmeas, e tentou refinar as definições de grupos de espécies da fauna americana originalmente sugeridos por BACON (1956). Além disso, o subgênero *Neorhagovelia* Matsuda, 1956 foi proposto nesse estudo suplementar para conter todas aquelas espécies com pronoto das formas ápteras encurtado, pronoto das fêmeas macrópteras nunca com projeção posterior e células distais da asa anterior encurtadas (grupos *abrupta* e *angustipes* de BACON 1956). Tal subgênero acabou sendo invalidado por POLHEMUS (1997) e, apesar da proposição de retomada de seu uso por ANDERSEN (2000), não é utilizado na literatura corrente.

Posteriormente a esse período, há um certo hiato nos estudos acerca de *Rhagovelia* nas Américas, exceto por ocasionais descrições de espécies e notas (*e.g.*, DRAKE & HUSSEY, 1957; POLHEMUS, 1977, 1980). Tal ciclo se encerrou com a publicação de uma monografia volumosa acerca da fauna do gênero no hemisfério ocidental, que incluiu uma análise filogenética formal, a revisão dos grupos de espécies e inúmeras descrições e notas (POLHEMUS, 1997). A partir da primeira década do século XXI há, então, um crescente interesse acerca do grupo nas Américas, com a publicação de dezenas de trabalhos taxonômicos e faunísticos, focando especialmente nas faunas de Brasil, Costa Rica e Colômbia (*e.g.*, MOREIRA *et al.*, 2015; MAGALHÃES *et al.*, 2016; GALINDO-MALAGÓN *et al.*, 2021). Apesar de ligeiramente desatualizado devido à constante descrição de espécies e ampliações de distribuição publicadas, um panorama acerca das espécies das Américas e seus grupos foi provido por PADILLA-GIL & MOREIRA (2013).

### **Filogenia do gênero *Rhagovelia* Mayr, 1865 nas Américas**

Conforme mencionado anteriormente, BACON (1956) foi o primeiro a propor intuitivamente uma filogenia para *Rhagovelia*. Segundo ele, o gênero seria, juntamente com *Veloidea*, um dos mais “especializados” de Veliidae, devido às modificações do tarsômero distal da perna mediana que favoreceriam a ocupação de ambientes de alta correnteza. Tal fenômeno foi recentemente comprovado experimentalmente e associado ao surgimento de dois genes exclusivos de *Rhagovelia* envolvidos nas modificações tarsais (SANTOS *et al.*, 2017). BACON (1956) ainda propôs a divisão de *Rhagovelia* ocorrente nas Américas em nove grupos, determinando quais seriam mais “primitivos” ou mais “especializados”. Abaixo, apresentam-se os grupos definidos por ele, suas características diagnósticas e espécies incluídas.

#### **Grupo *abrupta***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, porém muito mais curto que três vezes o comprimento da porção exposta do mesonoto. Asas se estendendo bem além do ápice do abdome. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Fêmur mediano da fêmea geralmente cilíndrico, sem modificações. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos, quando presente, reto ou levemente curvado, nunca em forma de foice. Dorso do abdome da fêmea áptera afunilando-se de forma aproximadamente uniforme até o ápice. Proctiger de ambos os sexos sem processo pontiagudo posterior.

**Espécies:** *Rhagovelia abrupta* Gould, 1934; *R. itatiaiana* Drake, 1953; *R. lucida* Gould, 1931; *R. mira* Drake & Harris, 1938; *R. torquata* Bacon, 1956; *R. trepida* Bacon, 1956; *R. triangula* Drake, 1953; *R. trista* Gould, 1931; *R. vivata* Bacon, 1956.

#### **Grupo *ainsliei***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, recobrindo completamente o mesonoto. Asas se estendendo até o ápice do abdome. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Fêmur mediano da fêmea achatado dorsoventralmente do quarto basal ao quarto apical. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos, quando presente, reto ou levemente curvado, nunca em forma de foice. Dorso do abdome da fêmea áptera afunilando-se abruptamente após os três primeiros segmentos. Proctiger de ambos os sexos com processo pontiagudo posterior.

**Espécies:** *Rhagovelia ainsliei* Drake & Harris, 1933; *R. becki* Drake & Harris, 1936; *R. gracilis* Bacon, 1956.

### **Grupo *angustipes***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior reta ou levemente côncava, mais curto que o dorso do olho e muito mais curto que três vezes o comprimento da porção exposta do mesonoto. Asas se estendendo bem além do ápice do abdome. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Fêmur mediano da fêmea cilíndrico, sem modificações. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos, quando presente, reto ou levemente curvado, nunca em forma de foice. Dorso do abdome da fêmea áptera afunilando-se de forma aproximadamente uniforme até o ápice. Proctiger de ambos os sexos sem processo pontiagudo posterior.

**Espécies:** *Rhagovelia angustipes* Uhler, 1894; *R. bisignata* Bacon, 1948; *R. callida* Drake & Harris, 1935; *R. calopa* Drake & Harris, 1927; *R. diminuta* Bacon, 1948; *R. evidis* Bacon, 1948; *R. festae* Kirkaldy, 1899; *R. fontanalis* Bacon, 1948; *R. hambletoni* Drake & Harris, 1933; *R. imitatrix* Bacon, 1948; *R. janeira* Drake, 1953; *R. longipes* Gould, 1931; *R. modesta* Bacon, 1956; *R. novana* Drake, 1953; *R. paulana* Drake, 1953; *R. plana* Drake & Harris, 1933; *R. plumbea* Uhler, 1894; *R. rioana* Drake, 1953; *R. salina* Champion, 1898; *R. spinosa* Gould, 1931; *R. tantilla* Drake & Harris, 1933; *R. tenuipes* Champion, 1898; *R. velocis* Drake & Harris, 1935; *R. versuta* Drake & Harris, 1935; *R. viriosa* Bacon, 1956.

### **Grupo *collaris***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, recobrimdo completamente o mesonoto. Asas se estendendo até o ápice do abdome. Tíbia anterior do macho geralmente fortemente dilatada e escavada próximo ao ápice da face interna. Fêmur mediano da fêmea achatado ventralmente no quarto basal. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos, quando presente, reto ou levemente curvado, nunca em forma de foice. Dorso do abdome da fêmea áptera afunilando-se abruptamente após os três primeiros segmentos. Proctiger de ambos os sexos com ou sem processo pontiagudo posterior.

**Espécies:** *Rhagovelia acuminata* Bacon, 1956; *R. armata* (Burmeister, 1835); *R. collaris* (Burmeister, 1835); *R. cuspidis* Drake & Harris, 1933; *R. impensa* Bacon, 1956; *R. planipes* Gould, 1931; *R. scabra* Bacon, 1956; *R. solida* Bacon, 1956; *R. tayloriella* Kirkaldy, 1900.

### **Grupo *crassipes***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, recobrimdo completamente o mesonoto. Asas se estendendo até o ápice do abdome. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna (exceto em *R. crassipes* Champion, 1898). Fêmur mediano da fêmea cilíndrico, sem modificações. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos, quando presente, reto ou levemente curvado, nunca em forma de foice. Dorso do abdome da fêmea áptera afunilando-se de forma aproximadamente uniforme até o ápice. Proctiger de ambos os sexos sem processo pontiagudo posterior.

Distinto do grupo *hirtipes* por não possuir carena mediana no dorso do abdome das fêmeas ápteras (exceto em *R. femoralis* Champion, 1898, cuja fêmea era desconhecida por BACON 1956) e por apresentar tarsômero II da perna mediana distintamente mais curto que o III. Tais caracteres e estados ocorrem de forma independente e variável nos outros grupos de espécies.

**Espécies:** *Rhagovelia amazonensis* Gould, 1931; *R. castanea* Gould, 1931; *R. crassipes* Champion, 1898; *R. femoralis* Champion, 1898; *R. horrida* Bacon, 1956; *R. jubata* Bacon, 1948; *R. nitida* Bacon, 1948; *R. ornata* Bacon, 1948; *R. palea* Bacon, 1956; *R. panda* Drake & Harris, 1935; *R. perfidiosa* Bacon, 1948; *R. relictæ* Gould, 1931; *R. robusta* Gould, 1931; *R. scitula* Bacon, 1956; *R. sinuata* Gould, 1931; *R. varipes* Champion, 1898; *R. whitei* (Breddin, 1898); *R. williamsi* Gould, 1931.

### **Grupo *elegans***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, recobrimdo completamente o mesonoto. Asas se estendendo até o ápice do abdome. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Fêmur mediano da fêmea cilíndrico, sem modificações. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos em forma de foice. Dorso do abdome da fêmea áptera afunilando-se de forma aproximadamente uniforme até o ápice. Proctiger de ambos os sexos com ou sem processo pontiagudo posterior.

**Espécies:** *Rhagovelia costalimai* Drake, 1948; *R. elegans* Uhler, 1894; *R. insularis* Champion, 1898; *R. merga* Bacon, 1956; *R. trinidatis* Drake, 1948; *R. uncinata* Champion, 1898.

### **Grupo *hirtipes***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, recobrimdo completamente o mesonoto. Asas se estendendo até o ápice do abdome. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Fêmur mediano da fêmea cilíndrico, sem modificações. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos, quando presente, reto ou levemente curvado, nunca em forma de foice. Dorso do abdome da fêmea áptera afunilando-se de forma aproximadamente uniforme até o ápice. Proctiger de ambos os sexos sem processo pontiagudo posterior.

Distinto do grupo *crassipes* por possuir carena mediana no dorso do abdome das fêmeas ápteras e por apresentar tarsômero II da perna mediana subigual ao III. Tais caracteres e estados ocorrem de forma independente e variável nos outros grupos de espécies.

**Espécie:** *Rhagovelia hirtipes* Drake & Harris, 1927.

### **Grupo *obesa***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, e três vezes o comprimento da porção exposta do mesonoto, mas deixando uma pequena faixa desse exposta lateral- ou posteriormente. Asas se estendendo até o ápice do abdome. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Fêmur mediano da fêmea achatado dorsoventralmente do quarto basal ao quarto apical. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos, quando presente, reto ou levemente curvado, nunca em forma de foice. Dorso do abdome da fêmea áptera afunilando-se abruptamente após os três primeiros segmentos. Proctiger de ambos os sexos sem processo pontiagudo posterior.

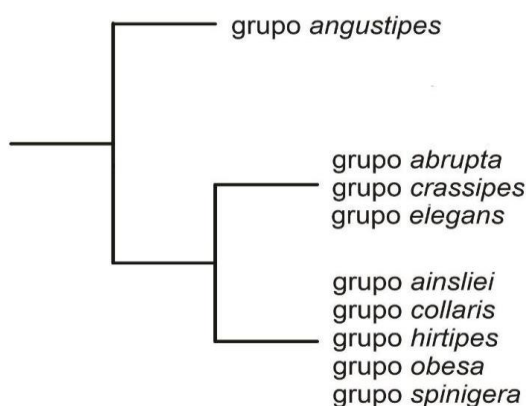
**Espécies:** *Rhagovelia distincta* Champion, 1898; *R. knighti* Drake & Harris, 1927; *R. obesa* Uhler, 1871; *R. oriander* Parshley, 1922; *R. rivale* Torre-Bueno, 1924.

### **Grupo *spinigera***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, recobrimdo completamente o mesonoto. Asas se estendendo até o ápice do abdome. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Fêmur mediano da fêmea constricto transversalmente na metade do comprimento. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos, quando presente, reto ou levemente curvado, nunca em forma de foice. Dorso do abdome da fêmea áptera afunilando-se abruptamente após os três primeiros segmentos. Proctiger de ambos os sexos sem processo pontiagudo posterior.

**Espécies:** *Rhagovelia choreutes* Hussey, 1925; *R. formosa* Bacon, 1956; *R. ignota* Drake & Harris, 1933; *R. spinigera* Champion, 1898.

Ainda segundo BACON (1956), o grupo *angustipes* seria o mais “primitivo” de todos por causa do pronoto não recobrindo o mesonoto, uma condição encontrada em todas as ninfas do gênero, e do dorso largo e uniformemente afilado do abdome da fêmea áptera, assim como ocorre em outros membros da família Veliidae. A partir desse plano, duas linhagens distintas poderiam ser traçadas. Na primeira, o abdome da fêmea áptera permanece como na condição “primitiva”, enquanto há um alongamento posterior do pronoto sobre o mesonoto. Esta linhagem inclui os grupos *abrupta*, *crassipes* e *elegans*. A segunda linhagem é caracterizada pelo dorso do abdome da fêmea áptera abruptamente estreitado após os três primeiros segmentos, além de haver o alongamento posterior do pronoto sobre o mesonoto. Esta linhagem inclui os grupos *ainsliei*, *collaris*, *hirtipes*, *obesa* e *spinigera*. Uma interpretação visual das relações sugeridas por BACON (1956) pode ser vista aqui na Figura 2.



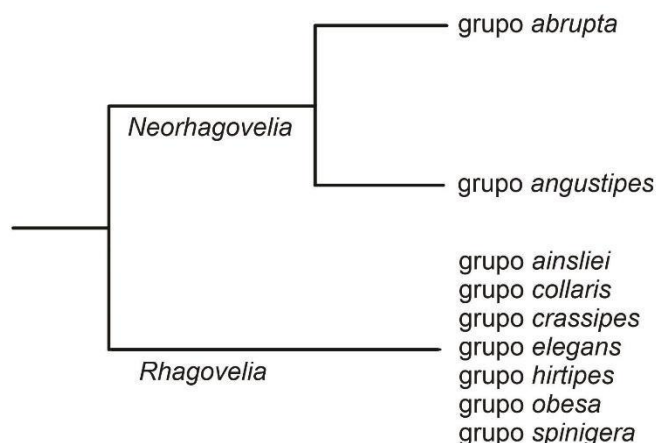
**Figura 2.** Interpretação visual das relações filogenéticas propostas por BACON (1956).

Através do estudo mais detalhado das formas macrópteras de *Rhagovelia*, MATSUDA (1956) chegou a conclusões pouco diferentes de BACON (1956) sobre a filogenia do gênero. Sua proposta culminou em erigir o gênero *Neorhagovelia* para incluir as espécies assinaladas por BACON (1956) aos grupos *abrupta* e *angustipes*. Tal linhagem inclui, dessa maneira, todas as espécies em que o pronoto das formas ápteras tem menos de três vezes o comprimento da porção exposta do mesonoto, o pronoto das fêmeas macrópteras carece de uma projeção posterior, e as células distais (uma ou duas) da asa anterior não se estendem pela metade distal da asa. As espécies do subgênero *Rhagovelia*, por outro lado, tem o



pronoto das formas ápteras sempre mais longo do que três vezes a porção exposta do mesonoto, o pronoto das fêmeas macrópteras na maioria dos casos com uma projeção posterior (com modificações secundárias em determinados grupos), e as células distais (sempre duas) da asa anterior se estendendo pela metade distal da asa.

MATSUDA (1956) apontou, ainda, que cada subgênero possuía uma mistura de condições “primitivas” e “especializadas”. Em *Neorhagovelia*, a venação da asa anterior seria mais “especializada”, enquanto o pronoto curto das formas ápteras, as formas macrópteras com carenas pareadas curtas no dorso do abdome, e as fêmeas macrópteras sem projeção posterior no pronoto seriam condições “primitivas”. O oposto ocorreria no subgênero *Rhagovelia*, onde a venação da asa anterior seria mais “primitiva”, enquanto a presença de pronoto longo nas formas ápteras, de carenas pareadas mais longas no dorso do abdome das formas macrópteras, e de projeção posterior no pronoto de fêmeas macrópteras (exceto no grupo *elegans* e maior parte do grupo *crassipes*) seriam mais “especializadas”. Uma interpretação gráfica das conclusões de MATSUDA (1956) pode ser vista na Figura 3.



**Figura 3.** Interpretação visual das relações filogenéticas propostas por MATSUDA (1956).

Após esses dois trabalhos realizados de forma intuitiva e sem métodos claros de análise, POLHEMUS (1997) forneceu o primeiro estudo filogenético *strictu sensu* para a fauna americana de *Rhagovelia*, incluindo uma matriz de caracteres, utilização de princípio de máxima parcimônia e comparação com grupos externos. Por outro lado, e provavelmente devido ao elevado número de espécies envolvidas e baixo poder computacional à época, o mesmo autor delimitou grupos de espécies *a priori* e os utilizou como terminais em sua análise. Dessa maneira, o monofiletismo do gênero foi testado de fato, mas não o dos grupos de espécies por ele propostos, nem necessariamente as relações entre eles. Outras questões

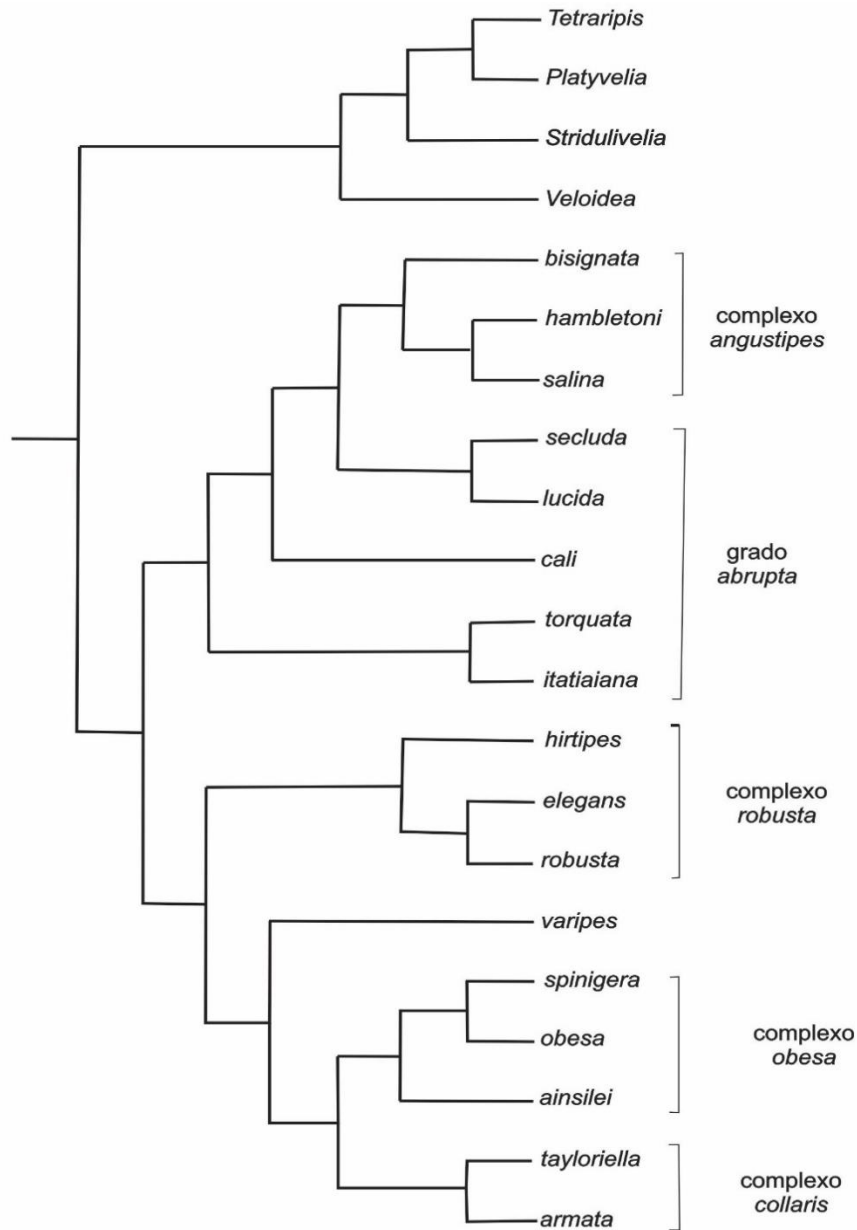
problemáticas de tal análise incluem a polarização *a priori* das séries de transformação de caracteres, a confusão entre caracteres neomórficos e transformacionais na matriz e a forma de interpretação de determinados caracteres e estados.

Suas principais conclusões incluíram: 1) a corroboração de *Rhagovelia* como grupo monofilético, suportado pelo pretarso mediano com leque plumoso em fenda profunda e pelos canais da glândula de cheiro metasternal não se curvando anteriormente; 2) a sinonimização de *Trochopus* com *Rhagovelia*, pois as espécies do primeiro gênero representam apenas uma subdivisão (grupo *salina*) dentro do que ele delimitou como o complexo *angustipes* do segundo gênero; 3) a supressão do subgênero *Neorhagovelia* (e, por consequência, também do subgênero nominotípico, o outro único existente), visto que apenas a fauna americana de *Rhagovelia* foi considerada por MATSUDA (1956) quando o mesmo propôs seu novo subgênero; e 4) um refinamento dos agrupamentos supra-específicos de *Rhagovelia* das Américas com base em um contexto filogenético, culminando na proposição de 18 grupos de espécies organizados em um grado (entidade não-monofilética contendo um ou mais grupos de espécies) e quatro complexos (entidades monofiléticas contendo um ou mais grupos de espécies). O cladograma utilizado por POLHEMUS (1997) em suas discussões é reproduzido aqui na Figura 4.

Depois de um hiato de pouco mais de uma década nos estudos da classificação supra-específica do gênero *Rhagovelia*, em 2012, as espécies *R. scitula* e *R. whitei*, até então integrantes do grupo *robusta* de POLHEMUS (1997), foram realocadas no novo grupo *whitei* por MOREIRA *et al.* (2012). Segundo tais autores, todas as espécies previamente incluídas no complexo *robusta sensu* POLHEMUS (1997) atendiam à sua diagnose, exceto *R. scitula* e *R. whitei*. As mesmas possuem grandes dentículos pretos ao redor da cavidade genital do macho, sendo essa característica uma possível homoplasia em relação ao complexo *collaris*. Nele, a maioria dos grupos de espécies apresenta tais dentículos, com exceção do grupo *tayloriella* (MOREIRA *et al.*, 2012). Embora o grupo *whitei* seja utilizado em trabalhos taxonômicos na atualidade como parte do complexo *robusta*, até o momento não há estudos analisando sua posição filogenética.

Em 2013, a última modificação na classificação supra-específica do gênero *Rhagovelia* foi implementada, com a criação do complexo *varipes* para inclusão do grupo *varipes*, que encontrava-se sem alocação em nível superior (PADILLA-GIL & MOREIRA, 2013). Abaixo, apresentam-se os táxons definidos por POLHEMUS (1997), MOREIRA *et al.* (2012) e

PADILLA-GIL & MOREIRA (2013), suas características diagnósticas e distribuição geográfica.



**Figura 4.** Relações filogenéticas encontradas por POLHEMUS (1997) para a fauna americana de *Rhagovelia*.

### **Grado abrupta**

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, porém distintamente mais curto que três vezes o comprimento da porção exposta do mesonoto. Pronoto das fêmeas macrópteras sem projeção posterior elevada. Tíbia anterior do macho geralmente sem forte dilatação ou escavação na face interna (exceto no grupo *secluda*). Laterotegitos abdominais da fêmea áptera geralmente não agudamente

convergentes adjacente ao ou logo após o mediotergito III. Margens posterolaterais do segmento abdominal VII do macho sem dentículos pretos robustos.

**Grupos incluídos:** *cali*, *itatiaiana*, *lucida*, *secluda*, *torquata*.

### **Grupo *cali***

**Diagnose.** Antenômero III dos machos não alargado, com diâmetro similar aos antenômeros II e IV. Asa anterior com as duas células distais estendendo-se pela metade distal da asa. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Fêmur mediano da fêmea com constrição transversal na metade do comprimento na maioria das espécies. Carenas pareadas no dorso do abdome das formas macrópteras estendendo-se pelo menos até a margem posterior do mediotergito abdominal II. Suturas abdominais ventrais simples e não-modificadas.

**Distribuição geográfica:** Andes da Colômbia e do Equador.

### **Grupo *itatiaiana***

**Diagnose.** Antenômero III dos machos não alargado, com diâmetro similar aos antenômeros II e IV. Asa anterior com as duas células distais estendendo-se pela metade distal da asa. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Fêmur mediano da fêmea cilíndrico, sem modificações. Carenas pareadas no dorso do abdome das formas macrópteras fortemente reduzidas, não-evidentes nos mediotergitos abdominais II e III. Suturas abdominais ventrais simples e não-modificadas.

Distingue-se do grupo *lucida* pela coloração enegrecida com áreas contrastantes alaranjadas no pronoto e laterotergitos abdominais, e pelas fêmeas ápteras sem carena mediana no dorso do abdome.

**Distribuição geográfica:** Grandes Antilhas, Brasil (Sudeste e Sul).

### **Grupo *lucida***

**Diagnose.** Em algumas espécies, antenômero III dos machos dilatado ou pelo menos mais largo que os antenômeros II e IV. Asa anterior com as duas células distais estendendo-se pela metade distal da asa. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Fêmur mediano da fêmea cilíndrico, sem modificações, ou achatado dorsoventralmente na metade distal. Carenas pareadas no dorso do abdome das formas

macrópteras fortemente reduzidas, não-evidentes nos mediotergitos abdominais II e III. Suturas abdominais ventrais simples e não-modificadas.

Distingue-se do grupo *itatiaiana* pela coloração enegrecida, exceto pelo par de pequenas manchas alaranjadas medianamente no pronoto e pelas fêmeas ápteras podendo apresentar carena mediana no dorso do abdome.

**Distribuição geográfica:** Brasil (Sudeste e Sul), Argentina (Nordeste).

### **Grupo *secluda***

**Diagnose.** Antenômero III dos machos alargado e achatado, mais largo que II e IV. Asa anterior com as duas células distais estendendo-se pela metade distal da asa. Tíbia anterior do macho fortemente dilatada e escavada próximo ao ápice da face interna. Fêmur mediano da fêmea achatado ventralmente nos 2/3 distais. Carenas pareadas no dorso do abdome das formas macrópteras estendendo-se pelo menos até a margem posterior do mediotergito abdominal II. Suturas abdominais ventrais simples e não-modificadas.

**Distribuição geográfica:** Ilha de Hispaniola.

### **Grupo *torquata***

**Diagnose.** Antenômero III dos machos não alargado, com diâmetro similar aos antenômeros II e IV. Asa anterior com as duas células distais não se estendendo pela metade distal da asa. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Fêmur mediano da fêmea cilíndrico, sem modificações. Carenas pareadas no dorso do abdome das formas macrópteras estendendo-se pelo menos até a margem posterior do mediotergito abdominal II. Suturas abdominais ventrais modificadas em canais glabros e largos.

**Distribuição geográfica:** Andes da Colômbia (Sul) à Argentina (Noroeste).

### **Complexo *angustipes***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior reta ou levemente côncava, mais curto que o dorso do olho e muito mais curto que três vezes o comprimento da porção exposta do mesonoto (exceto em *R. medinae* Galindo-Malagón, Mondragón-F., Morales & Moreira, 2022). Pronoto das fêmeas macrópteras sem projeção posterior elevada. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Laterotergitos abdominais da fêmea áptera geralmente não agudamente convergentes adjacente ao ou logo após o

mediotergito III. Margens posterolaterais do segmento abdominal VII do macho sem dentículos pretos robustos.

**Grupos incluídos:** *bisignata*, *hambletoni*, *salina*.

#### **Grupo *bisignata***

**Diagnose.** Polimorfismo alar frequente. Asa anterior com quatro células fechadas. Fórmula tarsal 3-3-3.

**Habitat.** Água doce.

**Distribuição geográfica:** México à Argentina.

#### **Grupo *hambletoni***

**Diagnose.** Polimorfismo alar frequente. Asa anterior com três células fechadas. Fórmula tarsal 3-3-3.

**Habitat.** Água doce.

**Distribuição geográfica:** Belize à Argentina.

#### **Grupo *salina***

**Diagnose.** Uniformemente ápteros. Fórmula tarsal 3-2-2 ou 2-2-2.

**Habitat.** Preferencialmente água salobra ou salgada.

**Distribuição geográfica:** Zonas costeiras dos Estados Unidos (Flórida) ao Brasil (Sudeste).

#### **Complexo *collaris***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, recobrindo completamente o mesonoto. Pronoto das fêmeas macrópteras com projeção posterior elevada. Tíbia anterior do macho fortemente dilatada e escavada próximo ao ápice da face interna. Laterotergitos abdominais da fêmea áptera agudamente convergentes adjacente ao ou logo após o mediotergito III na grande maioria das espécies. Margens posterolaterais do segmento abdominal VII do macho geralmente com dentículos pretos robustos (exceto no grupo *tayloriella*).

**Grupos incluídos:** *armata*, *tayloriella*.

### **Grupo *armata***

**Diagnose.** Tíbia posterior distintamente mais longa que o fêmur posterior. Carenas abdominais do dorso do abdome das formas macrópteras paralelas, distintas ao longo do mediotergito III. Margens posterolaterais do segmento abdominal VII do macho com dentículos pretos robustos.

**Distribuição geográfica:** México à América do Sul (Norte e Oeste).

### **Grupo *tayloriella***

**Diagnose.** Tíbia posterior subigual em comprimento ao fêmur posterior. Carenas abdominais do dorso do abdome das formas macrópteras levemente divergentes posteriormente, tornando-se obscuras na metade posterior do mediotergito III. Margens posterolaterais do segmento abdominal VII do macho sem dentículos pretos robustos.

**Distribuição geográfica:** Antilhas.

### **Complexo *obesa***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, recobrindo completamente o mesonoto ou deixando uma pequena porção do mesmo exposto lateral- ou posteriormente. Pronoto das fêmeas macrópteras com projeção posterior elevada. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Laterotergitos abdominais da fêmea áptera agudamente convergentes adjacente ao ou logo após o mediotergito III. Margens posterolaterais do segmento abdominal VII do macho com dentículos pretos robustos.

**Grupos incluídos:** *ainsliei*, *obesa*, *spinigera*.

### **Grupo *ainsliei***

**Diagnose.** Pronoto recobrindo o mesonoto completamente. Fêmur mediano da fêmea achatado e frequentemente côncavo na metade ou terço basal da superfície ventral. Proctiger de ambos os sexos acuminado, terminando em um processo longo em forma de espinho.

**Distribuição geográfica:** Estados Unidos (Centro-Sul) à Nicarágua.

### **Grupo *obesa***

**Diagnose.** Pronoto deixando uma pequena porção do mesonoto exposta lateral- ou posteriormente. Seção central do fêmur mediano da fêmea achatado dorsoventralmente, em

forma de lâmina. Proctiger de ambos os sexos não prolongado nem acuminado, terminando em um ângulo arredondado.

**Distribuição geográfica:** Canadá a Honduras, Brasil (serras do Sudeste).

### **Grupo *spinigera***

**Diagnose.** Pronoto recobrindo o mesonoto completamente. Seção central do fêmur mediano da fêmea constricto transversalmente. Proctiger de ambos os sexos não prolongado nem acuminado, terminando em um ângulo arredondado.

**Distribuição geográfica:** Estados Unidos (Sul) à Costa Rica.

### **Complexo *robusta***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, recobrindo completamente o mesonoto. Pronoto das fêmeas macrópteras sem projeção posterior elevada. Tíbia anterior do macho sem forte dilatação ou escavação na face interna. Laterotergitos abdominais da fêmea áptera não agudamente convergentes adjacente ao ou logo após o mediotergito III. Margens posterolaterais do segmento abdominal VII do macho geralmente sem dentículos pretos robustos (exceto no grupo *whitei*).

**Grupos incluídos:** *elegans*, *hirtipes*, *robusta*, *whitei*.

### **Grupo *elegans***

**Diagnose.** Trocânter posterior do macho desarmado ou com pequenos espinhos subiguais. Tíbia posterior do macho nunca com um ou mais espinhos pré-apicais maiores que os demais. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos em forma de foice. Ventre do corpo sem cobertura densa de dentículos pretos. Dorso do abdome da fêmea áptera sem carena mediana. Laterotergitos abdominais da fêmea áptera nunca espessados. Margens posterolaterais do segmento abdominal VII do macho sem dentículos pretos robustos.

**Distribuição geográfica:** Ilha de Hispaniola ao Brasil (Sudeste).

### **Grupo *hirtipes***

**Diagnose.** Espinação do trocânter posterior do macho variável. Tíbia posterior do macho nunca com um ou mais espinhos pré-apicais maiores que os demais. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos, quando presente, reto ou levemente curvado, nunca em forma de foice. Ventre do corpo geralmente sem cobertura densa de dentículos pretos. Dorso do



abdome da fêmea áptera com carena mediana (indistinta em alguns casos). Laterotergitos abdominais da fêmea áptera espessados em algumas espécies. Margens posterolaterais do segmento abdominal VII do macho sem dentículos pretos robustos.

**Distribuição geográfica:** México à Colômbia, Brasil (Sudeste).

### **Grupo *robusta***

**Diagnose.** Espinação do trocâter posterior do macho variável. Tíbia posterior do macho com um ou mais espinhos pré-apicais maiores que os demais em algumas espécies. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos, quando presente, reto ou levemente curvado, nunca em forma de foice. Ventre do corpo geralmente sem cobertura densa de dentículos pretos. Dorso do abdome da fêmea áptera sem carena mediana. Laterotergitos abdominais da fêmea áptera nunca espessados. Margens posterolaterais do segmento abdominal VII do macho sem dentículos pretos robustos.

**Distribuição geográfica:** Estados Unidos (Flórida) à Argentina (Noroeste e Nordeste).

### **Grupo *whitei***

**Diagnose.** Trocâter posterior do macho com um único espinho longo, maior que quaisquer dos espinhos da tíbia posterior. Tíbia posterior do macho com alguns espinhos pré-apicais maiores que os demais. Esporão apical da tíbia posterior de ambos os sexos reto ou levemente curvado, nunca em forma de foice. Ventre do corpo com cobertura densa de dentículos pretos (obscura em espécimes mais escuros). Dorso do abdome da fêmea áptera sem carena mediana. Laterotergitos abdominais da fêmea áptera nunca espessados. Margens posterolaterais do segmento abdominal VII do macho com dentículos pretos robustos.

**Distribuição geográfica:** Brasil (Norte ao Sudeste), Paraguai.

### **Complexo *varipes***

**Diagnose.** Pronoto das formas ápteras com margem posterior convexa, mais longo que o dorso do olho, recobrindo completamente o mesonoto. Pronoto das fêmeas macrópteras sem projeção posterior elevada. Tíbia anterior do macho levemente dilatada e escavada próximo ao ápice da face interna. Laterotergitos abdominais da fêmea áptera não agudamente convergentes adjacente ao ou logo após o mediotergito III. Margens posterolaterais do segmento abdominal VII do macho com dentículos pretos robustos.

**Grupo incluído:** *varipes*.

### **Grupo *varipes***

**Diagnose.** Igual ao complexo.

**Distribuição geográfica:** Estados Unidos (Sudoeste) à Nicarágua, Venezuela ao Brasil (Norte).

### **Espécies *incertae sedis***

Na monografia de POLHEMUS (1997), duas espécies da Colômbia não foram enquadradas em nenhum grupo, por apresentarem conjuntos de características que não se adequavam perfeitamente a nenhum deles. *Rhagovelia gaigei* Drake & Hussey, 1957 apresenta uma mistura de características dos grupos *armata* e *robusta*, além de carena mediana no dorso do abdome das fêmeas ápteras, compartilhada com os grupos *hirtipes* e *lucida*. *Rhagovelia roldani* Polhemus, 1997, por sua vez, tem aparência geral muito similar às espécies do complexo *collaris*, mas ao mesmo tempo não apresenta diversas das características típicas do complexo, como tíbia anterior do macho expandida e escavada, fêmur mediano da fêmea achatado ventralmente, e dentículos pretos robustos nas margens posterolaterais do segmento abdominal VII dos machos. Segundo POLHEMUS (1997), trataria-se, portanto, de uma espécie intermediária aos complexos *collaris* e *robusta*. Além das duas, aqui consideram-se como *incertae sedis* as espécies do complexo *angustipes* que não sejam do grupo *salina* e para as quais as formas macrópteras não sejam descritas (Tabela 1; ver diagnoses dos grupos do complexo acima). As mesmas eram tratadas de forma provisória na literatura como parte do grupo *bisignata*, mas o posicionamento incerto até que haja a descrição das formas macrópteras é uma decisão mais prudente.

Mais recentemente, algumas espécies da Colômbia foram descritas de forma pobre e displicente, além de terem sido certamente alocadas no grupo errado. Como o acesso aos tipos dessas espécies nunca foi permitido a outros pesquisadores que não a autora das mesmas, elas também são consideradas aqui como *incertae sedis*. São elas: *Rhagovelia candelilla* Padilla-Gil, 2012; *R. mallama* Padilla-Gil, 2019; e *R. mirabilis* Padilla-Gil, 2019. Conforme apontado por GALINDO-MALAGÓN *et al.* (2021, 2022), há uma série de defeitos graves nas descrições e ilustrações fornecidas por Padilla-Gil ao longo de sua carreira, então é possível que haja ainda mais espécies problemáticas e incluídas erroneamente em vários grupos. Nos dois trabalhos mencionados acima, inclusive, foram sinonimizadas inúmeras espécies da autora cujos tipos foram disponibilizados para exame pela Universidad Nacional de Colombia, muitas das quais provaram ser idênticas a espécies comuns e amplamente

distribuídas. Devido a isso, nenhuma das espécies descritas pela referida autora pode ser utilizada de maneira confiável em estudos taxonômicos ou filogenéticos sem que antes haja revisão do material-tipo, o que nem sempre se mostra possível.

**Tabela 1.** Espécies americanas válidas de *Rhagovelia* organizadas alfabeticamente, por grupo de espécies e complexo ou grado. Asteriscos indicam as espécies selecionadas para esta análise.

<b>Complexo ou grado</b>	<b>Grupo</b>	<b>Espécie</b>
<i>abrupta</i>	<i>cali</i>	<i>Rhagovelia antioquiae</i> Polhemus, 1997
<i>abrupta</i>	<i>cali</i>	<i>Rhagovelia buesaquensis</i> Padilla-Gil, 2009
<i>abrupta</i>	<i>cali</i>	* <i>Rhagovelia cali</i> Polhemus, 1997
<i>abrupta</i>	<i>cali</i>	<i>Rhagovelia cephal</i> Padilla-Gil, 2009
<i>abrupta</i>	<i>cali</i>	<i>Rhagovelia deigma</i> Padilla-Gil, 2009
<i>abrupta</i>	<i>cali</i>	* <i>Rhagovelia manzanoi</i> Polhemus, 1997
<i>abrupta</i>	<i>cali</i>	<i>Rhagovelia ramphus</i> Padilla-Gil, 2009
<i>abrupta</i>	<i>cali</i>	<i>Rhagovelia tsecuri</i> Padilla-Gil, 2009
<i>abrupta</i>	<i>cali</i>	<i>Rhagovelia villamoreno</i> Padilla-Gil, 2019
<i>abrupta</i>	<i>itatiaiana</i>	<i>Rhagovelia accedens</i> Drake, 1957
<i>abrupta</i>	<i>itatiaiana</i>	<i>Rhagovelia bispoi</i> Magalhães, Floriano & Moreira, 2023
<i>abrupta</i>	<i>itatiaiana</i>	* <i>Rhagovelia itatiaiana</i> Drake, 1953
<i>abrupta</i>	<i>itatiaiana</i>	<i>Rhagovelia macta</i> Drake & Carvalho, 1955
<i>abrupta</i>	<i>itatiaiana</i>	<i>Rhagovelia mira</i> Drake & Harris, 1938
<i>abrupta</i>	<i>itatiaiana</i>	<i>Rhagovelia trepida</i> Bacon, 1956
<i>abrupta</i>	<i>itatiaiana</i>	<i>Rhagovelia trianguloides</i> Nieser & Melo, 1997
<i>abrupta</i>	<i>itatiaiana</i>	* <i>Rhagovelia vegana</i> Drake & Maldonado-Capriles, 1956
<i>abrupta</i>	<i>lucida</i>	<i>Rhagovelia agra</i> Drake, 1957
<i>abrupta</i>	<i>lucida</i>	* <i>Rhagovelia lucida</i> Gould, 1931
<i>abrupta</i>	<i>lucida</i>	* <i>Rhagovelia triangula</i> Drake, 1953
<i>abrupta</i>	<i>lucida</i>	<i>Rhagovelia vaninia</i> Moreira, Nessimian & Rúdio, 2010
<i>abrupta</i>	<i>secluda</i>	* <i>Rhagovelia aestiva</i> Polhemus, 1980
<i>abrupta</i>	<i>secluda</i>	* <i>Rhagovelia secluda</i> Drake & Maldonado-Capriles, 1956
<i>abrupta</i>	<i>torquata</i>	* <i>Rhagovelia abrupta</i> Gould, 1934
<i>abrupta</i>	<i>torquata</i>	<i>Rhagovelia andina</i> Padilla-Gil, 2019
<i>abrupta</i>	<i>torquata</i>	<i>Rhagovelia divisoensis</i> Padilla-Gil, 2012

**Tabela 1.** Continuação.

<b>Complexo ou grado</b>	<b>Grupo</b>	<b>Espécie</b>
<i>abrupta</i>	<i>torquata</i>	<i>Rhagovelia pacayana</i> Drake & Carvalho, 1955
<i>abrupta</i>	<i>torquata</i>	* <i>Rhagovelia torquata</i> Bacon, 1956
<i>abrupta</i>	<i>torquata</i>	<i>Rhagovelia trista</i> Gould, 1931
<i>abrupta</i>	<i>torquata</i>	<i>Rhagovelia vivata</i> Bacon, 1956
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	* <i>Rhagovelia angustipes</i> Uhler, 1894
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	* <i>Rhagovelia bisignata</i> Bacon, 1948
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia calopa</i> Drake & Harris, 1927
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia cimarrona</i> Padilla-Gil, 2011
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia danpolhemi</i> Moreira, Pacheco-Chaves & Cordeiro, 2015
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia fontanalis</i> Bacon, 1948
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia gastrotricha</i> Padilla-Gil, 2011
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia grandis</i> Padilla-Gil, 2011
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia guachiconoense</i> Padilla-Gil, 2019
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia imitatrix</i> Bacon, 1948
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia janeira</i> Drake, 1953
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia longipes</i> Gould, 1931
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia modesta</i> Bacon, 1956
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia occulcata</i> Drake, 1959
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia paulana</i> Drake, 1953
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia rioana</i> Drake, 1953
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia spinosa</i> Gould, 1931
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia tenuipes</i> Champion, 1898
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia turmalis</i> Nieser & Melo, 1997
<i>angustipes</i>	<i>bisignata</i>	<i>Rhagovelia zela</i> Drake, 1959
<i>angustipes</i>	<i>hambletoni</i>	<i>Rhagovelia calceola</i> Padilla-Gil, 2011
<i>angustipes</i>	<i>hambletoni</i>	<i>Rhagovelia cardia</i> Padilla-Gil, 2011
<i>angustipes</i>	<i>hambletoni</i>	* <i>Rhagovelia hambletoni</i> Drake & Harris, 1933
<i>angustipes</i>	<i>hambletoni</i>	<i>Rhagovelia joceliae</i> Rodrigues & Moreira, 2021
<i>angustipes</i>	<i>hambletoni</i>	<i>Rhagovelia medinae</i> Galindo-Malagón, Mondragón-F., Morales & Moreira, 2022

**Tabela 1.** *Continuação.*

<b>Complexo ou grado</b>	<b>Grupo</b>	<b>Espécie</b>
<i>angustipes</i>	<i>hambletoni</i>	<i>Rhagovelia molanoi</i> Galindo-Malagón, Morales & Moreira, 2021
<i>angustipes</i>	<i>hambletoni</i>	<i>Rhagovelia penta</i> Padilla-Gil, 2015
<i>angustipes</i>	<i>hambletoni</i>	<i>Rhagovelia rosensis</i> Padilla-Gil, 2011
<i>angustipes</i>	<i>hambletoni</i>	<i>Rhagovelia tantilla</i> Drake & Harris, 1933
<i>angustipes</i>	<i>hambletoni</i>	<i>Rhagovelia velocis</i> Drake & Harris, 1935
<i>angustipes</i>	<i>hambletoni</i>	* <i>Rhagovelia versuta</i> Drake & Harris, 1935
<i>angustipes</i>	<i>salina</i>	<i>Rhagovelia apuruaque</i> Motta, Moreira, Crumière, Santos & Khila, 2018
<i>angustipes</i>	<i>salina</i>	<i>Rhagovelia arcuata</i> (Polhemus & Manzano, 1992)
<i>angustipes</i>	<i>salina</i>	<i>Rhagovelia colombiana</i> (Polhemus & Manzano, 1992)
<i>angustipes</i>	<i>salina</i>	<i>Rhagovelia ephydros</i> (Drake & Van Doesburg, 1966)
<i>angustipes</i>	<i>salina</i>	<i>Rhagovelia mangle</i> Moreira, Nessimian & Rúdio, 2010
<i>angustipes</i>	<i>salina</i>	<i>Rhagovelia nuqui</i> Molano, Morales & Moreira, 2018
<i>angustipes</i>	<i>salina</i>	* <i>Rhagovelia plumbea</i> Uhler, 1894
<i>angustipes</i>	<i>salina</i>	<i>Rhagovelia rosarensis</i> Padilla-Gil, 2010
<i>angustipes</i>	<i>salina</i>	* <i>Rhagovelia salina</i> (Champion, 1898)
<i>angustipes</i>	<i>salina</i>	<i>Rhagovelia tintipan</i> Molano, Morales & Moreira, 2018
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia barbacoensis</i> Padilla-Gil, 2015
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia boyacensis</i> Galindo-Malagón, Morales & Moreira, 2021
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia callida</i> Drake & Harris, 1935
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia caunapi</i> Padilla-Gil, 2015
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia culebrana</i> Drake & Maldonado-Capriles, 1952
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia deminuta</i> Bacon, 1948
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia depressa</i> Rodrigues, Khila & Moreira, 2022
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia evidis</i> Bacon, 1948
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia festae</i> Kirkaldy, 1899
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia graziae</i> Galindo-Malagón, Morales & Moreira, 2021
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia leilae</i> Paiva, Rodrigues & Moreira, 2023

**Tabela 1.** Continuação.

<b>Complexo ou grado</b>	<b>Grupo</b>	<b>Espécie</b>
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovalia novana</i> Drake, 1953
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovalia ochroischion</i> Nieser & Melo, 1997
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovalia plana</i> Drake & Harris, 1933
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovalia rivulosa</i> Polhemus & Polhemus, 1985
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovalia sabrina</i> Drake, 1958
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovalia santanderi</i> Padilla-Gil, 2015
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovalia sbolos</i> Nieser & Melo, 1997
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovalia stibea</i> Drake, 1958
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovalia tantilloides</i> Rodrigues, Khila & Moreira, 2022
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovalia thaumana</i> Drake, 1958
<i>angustipes</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovalia viriosa</i> Bacon, 1956
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia acuminata</i> Bacon, 1956
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia anderseni</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	* <i>Rhagovalia armata</i> (Burmeister, 1835)
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia catemaco</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia cauca</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia chac</i> Polhemus & Chordas III, 2010
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia chachagi</i> Padilla-Gil, 2019
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia ciroensis</i> Padilla-Gil, 2019
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia citata</i> Drake, 1953
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia crassipes</i> Champion, 1898
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia cuspidis</i> Drake & Harris, 1933
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia fusagasuga</i> Padilla-Gil, 2019
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia impensa</i> Bacon, 1956
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia jaliscoana</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia macarena</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia malkini</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia maya</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia mixteca</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovalia oaxtepec</i> Polhemus, 1997

**Tabela 1.** Continuação.

<b>Complexo ou grado</b>	<b>Grupo</b>	<b>Espécie</b>
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovelia pajajoyi</i> Padilla-Gil, 2019
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovelia panamensis</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovelia perfecta</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	* <i>Rhagovelia perija</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovelia planipes</i> Gould, 1931
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovelia policarpa</i> Padilla-Gil, 2019
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovelia samaria</i> Padilla-Gil, 2019
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovelia sanha</i> Padilla-Gil, 2019
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovelia scabra</i> Bacon, 1956
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovelia solida</i> Bacon, 1956
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovelia tarahumara</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>armata</i>	<i>Rhagovelia yanomamo</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>tayloriella</i>	<i>Rhagovelia antilleana</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>tayloriella</i>	* <i>Rhagovelia collaris</i> (Burmeister, 1835)
<i>collaris</i>	<i>tayloriella</i>	<i>Rhagovelia cubana</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>tayloriella</i>	<i>Rhagovelia drakei</i> Polhemus, 1997
<i>collaris</i>	<i>tayloriella</i>	<i>Rhagovelia pulchra</i> Gould, 1931
<i>collaris</i>	<i>tayloriella</i>	* <i>Rhagovelia tayloriella</i> Kirkaldy, 1900
<i>obesa</i>	<i>ainsliei</i>	<i>Rhagovelia acapulcana</i> Drake, 1953
<i>obesa</i>	<i>ainsliei</i>	* <i>Rhagovelia ainsliei</i> Drake & Harris, 1933
<i>obesa</i>	<i>ainsliei</i>	* <i>Rhagovelia becki</i> Drake & Harris, 1936
<i>obesa</i>	<i>obesa</i>	* <i>Rhagovelia aiuruoca</i> Moreira & Ribeiro, 2009
<i>obesa</i>	<i>obesa</i>	<i>Rhagovelia atrispina</i> Polhemus, 1977
<i>obesa</i>	<i>obesa</i>	<i>Rhagovelia chiapensis</i> Polhemus, 1980
<i>obesa</i>	<i>obesa</i>	<i>Rhagovelia distincta</i> Champion, 1898
<i>obesa</i>	<i>obesa</i>	<i>Rhagovelia knighti</i> Drake & Harris, 1927
<i>obesa</i>	<i>obesa</i>	* <i>Rhagovelia obesa</i> Uhler, 1871
<i>obesa</i>	<i>obesa</i>	<i>Rhagovelia oriander</i> Parshley, 1922
<i>obesa</i>	<i>obesa</i>	<i>Rhagovelia rivale</i> Torre-Bueno, 1924
<i>obesa</i>	<i>spinigera</i>	<i>Rhagovelia choreutes</i> Hussey, 1925
<i>obesa</i>	<i>spinigera</i>	* <i>Rhagovelia formosa</i> Bacon, 1956

**Tabela 1.** Continuação.

<b>Complexo ou grado</b>	<b>Grupo</b>	<b>Espécie</b>
<i>obesa</i>	<i>spinigera</i>	<i>Rhagovelia ignota</i> Drake & Harris, 1933
<i>obesa</i>	<i>spinigera</i>	<i>Rhagovelia novahispaniae</i> Polhemus, 1997
<i>obesa</i>	<i>spinigera</i>	* <i>Rhagovelia spinigera</i> Champion, 1898
<i>robusta</i>	<i>elegans</i>	* <i>Rhagovelia elegans</i> Uhler, 1894
<i>robusta</i>	<i>elegans</i>	<i>Rhagovelia merga</i> Bacon, 1956
<i>robusta</i>	<i>elegans</i>	* <i>Rhagovelia uncinata</i> Champion, 1898
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	<i>Rhagovelia baconi</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	<i>Rhagovelia chiriqui</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	<i>Rhagovelia femoralis</i> Champion, 1898
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	<i>Rhagovelia froeschneri</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	* <i>Rhagovelia henryi</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	* <i>Rhagovelia hirtipes</i> Drake & Harris, 1927
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	<i>Rhagovelia hirtipoides</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	<i>Rhagovelia mangaratiba</i> Moreira, Barbosa & Ribeiro, 2012
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	<i>Rhagovelia reclusa</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	<i>Rhagovelia ripithes</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	<i>Rhagovelia teresa</i> Moreira, Nessimian & Rúdio, 2010
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	<i>Rhagovelia tijuca</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>hirtipes</i>	<i>Rhagovelia utria</i> Galindo-Malagón, Mondragón-F., Morales & Moreira, 2022
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia amazonensis</i> Gould, 1931
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia bocaina</i> Moreira & Ribeiro, 2009
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia boliviana</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia brunae</i> Magalhães & Moreira, 2016
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia cachipai</i> Padilla-Gil, 2011
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia calcaris</i> Drake & Harris, 1936
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia caribbeana</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia castanea</i> Gould, 1931
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia equatoria</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia guianana</i> Polhemus, 1997



**Tabela 1.** Continuação.

<b>Complexo ou grado</b>	<b>Grupo</b>	<b>Espécie</b>
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia imperatrix</i> Padilla-Gil, 2011
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia johnpolhemi</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia jubata</i> Bacon, 1948
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia kararao</i> Floriano & Moreira, 2015
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia kmenti</i> Magalhães & Moreira, 2019
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia narinensis</i> Padilla-Gil 2011
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia nicolai</i> Padilla-Gil, 2011
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia nigranota</i> Polhemus & Chordas III, 2003
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia nitida</i> Bacon, 1948
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia ornata</i> Bacon, 1948
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia palea</i> Bacon, 1956
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia plaumanni</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia pseudotijuca</i> Moreira & Barbosa, 2011
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia putumayensis</i> Padilla-Gil, 2019
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia relictata</i> Gould, 1931
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	* <i>Rhagovelia robusta</i> Gould, 1931
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia rubra</i> Gould, 1931
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia sehnali</i> Buzzetti & Zettel, 2007
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia sinuata</i> Gould, 1931
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia sooretama</i> Moreira, Nessimian & Rúdio, 2010
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia springerae</i> Moreira, Pacheco-Chaves & Cordeiro, 2015
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia torreyana</i> Bacon, 1956
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	* <i>Rhagovelia trailii</i> (White, 1879)
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia venezuelana</i> Polhemus, 1997
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia williamsi</i> Gould, 1931
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia zecai</i> Moreira & Barbosa, 2014
<i>robusta</i>	<i>robusta</i>	<i>Rhagovelia zeteki</i> Drake, 1953
<i>robusta</i>	<i>whitei</i>	* <i>Rhagovelia scitula</i> Bacon, 1956
<i>robusta</i>	<i>whitei</i>	* <i>Rhagovelia whitei</i> (Breddin, 1898)
<i>varipes</i>	<i>varipes</i>	* <i>Rhagovelia humboldti</i> Polhemus, 1997

**Tabela 1.** *Continuação.*

<b>Complexo ou grado</b>	<b>Grupo</b>	<b>Espécie</b>
<i>varipes</i>	<i>varipes</i>	<i>Rhagovelia panda</i> Drake & Harris, 1935
<i>varipes</i>	<i>varipes</i>	* <i>Rhagovelia varipes</i> Champion, 1898
<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia candelilla</i> Padilla-Gil, 2012
<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	* <i>Rhagovelia gaigei</i> Drake & Hussey, 1957
<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia mallama</i> Padilla-Gil, 2019
<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>Rhagovelia mirabilis</i> Padilla-Gil, 2019
<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	* <i>Rhagovelia roldani</i> Polhemus, 1997

Conforme apontado anteriormente, há deficiências metodológicas na única análise filogenética *strictu sensu* disponível para a fauna americana de *Rhagovelia* (POLHEMUS, 1997), culminando na ausência de um teste real da validade dos agrupamentos supra-específicos propostos e de seus relacionamentos. Assim sendo, mostra-se necessário realizar nova análise, desta vez utilizando um conjunto ampliado de caracteres morfológicos e espécies como táxons terminais, além de métodos computacionais mais modernos.

## **OBJETIVOS**

### **Geral**

Realizar análise filogenética de *Rhagovelia* Mayr, 1865 das Américas com base em dados morfológicos.

### **Específicos**

Avaliar o monofiletismo de *Rhagovelia* por meio de testes específicos.

Investigar o monofiletismo e esclarecer as relações filogenéticas entre os grupos supra-específicos sugeridos na fauna americana de *Rhagovelia*.

Implementar alterações classificatórias conforme necessário para refletir com precisão a filogenia identificada.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Amostragem taxonômica

O grupo interno é constituído por 38 espécies de *Rhagovelia* (Tabela 1), tendo sido selecionadas um par de cada um dos dezoito grupos supra-específicos definidos em estudos anteriores (POLHEMUS, 1997; MOREIRA *et al.*, 2012), sendo sempre uma delas a espécie nominal do grupo e outra com características gerais do grupo, outro critério para a escolha da segunda espécie foi relacionado a distribuição geográfica. Também foram incluídas duas espécies sem grupo definido, a fim de verificar seu posicionamento com relação às demais. Sempre que possível, foram analisados pelo menos um casal, de cada forma alar, de cada espécie. Para o grupo externo, foram incluídas espécies dos gêneros *Ocellovelia* China & Usinger, 1949 (*O. fusca* (Germar, 1838); Ocelloveliinae; Figura 5A), *Perittopus* Fieber, 1861 (*P. breddini* Kirkaldy, 1901; Perittopinae; Figura 5B), *Tetraripis* Lundblad, 1936 (*T. asymmetricus* Polhemus & Karunaratne, 1979; Rhagoveliinae; Figura 5C) e *Velia* Latreille, 1804 (*V. (Plesiovelia) saulii* Tamanini, 1947; Veliinae; Figura 5D), representando Rhagoveliinae e as demais subfamílias de Veliidae *sensu* ARMISÉN *et al.* (2022).



**Figura 5.** Grupos-externos incluídos na presente análise, hábito, vista dorsal. **A.** *Ocellovelia fusca*. **B.** *Perittopus breddini*. **C.** *Tetraripis asymmetricus*. **D.** *Velia (Plesiovelia) saulii*. Escala: 1 mm.

### Codificação dos caracteres morfológicos

Sempre que possível, descrições e redescrições de espécies foram utilizadas para obtenção dos dados morfológicos de interesse. Nos casos em que os dados não estavam disponíveis, o levantamento de caracteres morfológicos foi realizado a partir da análise de espécimes acondicionados em via úmida ou secos, incluindo extração e exame da terminália masculina, quando viável. O conjunto de dados é composto por variação estrutural da cabeça, tórax,

abdome, asas, pernas, terminália e distribuição de cerdas de fêmeas e machos, ápteros e macrópteros.

Os caracteres morfológicos apresentados seguiram os princípios de correspondência topológica e independência (HAWKINS *et al.*, 1997). O estabelecimento de homologias primárias (DE PINNA, 1991) seguiu o delineamento proposto por BROWER & SCHAWARROCH (1996), pelo qual primeiramente selecionam-se os caracteres e posteriormente atribuem-se os estados aos mesmos. A codificação dos caracteres seguiu o método de padronização sugerido por SERENO (2007), considerando-se como neomórficos (ausência/presença) quando compostos por localizador e estado do caráter, e como transformacionais (transformação de um estado de caráter em outro) quando compostos por localizador, variável, qualificador da variável e estado do caráter (SERENO, 2007).

Como sugerido por PATTERSON (1982), os caracteres foram tratados como hipóteses individuais de agrupamento (homologia táxica). A matriz de caracteres (Anexo 2) morfológicos foi confeccionada com auxílio do programa Mesquite 3.81 (MADDISON & MADDISON, 2019). Quando um caráter era inaplicável para determinado táxon, foi utilizado hífen (-).

### **Material examinado**

Material-tipo e outros espécimes das seguintes coleções foram examinados mediante empréstimo ou através de visitas: **CEIOC**, Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil; **DZRJ**, Coleção Entomológica “Prof. José Alfredo Pinheiro Dutra”, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; e **USNM**, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C., EUA (Anexo I). A identificação dos exemplares foi realizada com auxílio das chaves de POLHEMUS (1997), MOREIRA *et al.* (2015), MAGALHÃES *et al.* (2016, 2019), e MOLANO-RENDÓN *et al.* (2018), além de comparação com descrições, redescrições e diagnoses, material-tipo ou de referência.

### **Análise filogenética**

A análise cladística foi realizada no programa TNT 1.6 no taxon limit (GOLOBOFF & CATALANO, 2016), através de busca heurística (*tradicional search*) com 10.000 réplicas de adição aleatória de táxons, utilizando o algoritmo TBR (*tree bisection and reconnection*) com cinco árvores salvas por replicação, sendo armazenadas na memória 99.000 árvores. Os

caracteres foram tratados com pesos iguais e não ordenados (Parcimônia de Fitch; FITCH 1971). Foram obtidos os índices de consistência (IC) e de retenção (IR) para as árvores (*stats.run*) e para os caracteres (*charstats.run*). A árvore de consenso estrito foi calculada com base nas árvores mais parcimoniosas resultantes. O suporte estatístico dos ramos nas árvores encontradas foi avaliado por 1.000 réplicas de *bootstrap* não-paramétrico (FELSENSTEIN, 1985) com a mesma estratégia de busca descrita acima. O índice de Bremer (BREMER, 1994) também foi calculado, com o script *bremer.run* para verificar o suporte dos ramos, sendo assim, utilizados os valores da memória e de passos aumentados gradativamente para ser possível encontrar as árvores “menos sub-ótimas”.

A polarização e otimização dos caracteres foi efetuada por meio de comparações com grupos externos, a fim de estabelecer quais são os estados primitivos (plesiomórficos) e derivados (apomórficos) (NIXON & CARPENTER, 1993; FERRAREZZI & MARQUES, 1997) utilizando o programa TNT 1.6 no *taxon limit*, com a função *reconstruction* (GOLOBOFF & CATALANO, 2016).

Também foi feita uma análise de inferência bayesiana com o programa MrBayes 3.2.2 (HUELSENBECK & RONQUIST, 2001). As buscas consistiram em quatro corridas independentes, cada uma com quatro cadeias simultâneas. As *Markov chain Monte Carlo* (MCMC) foram iniciadas com uma árvore aleatória e o número de gerações foi de 10.000.000. As topologias foram salvas a cada 1.000 gerações. A convergência entre as análises e o valor ideal para o *burn-in* (25%) foram conferidos através do programa Tracer v1.6 (RAMBAUT *et al.*, 2013) utilizando a estatística ESS (*Effective Sample Size*) (DRUMMOND *et al.*, 2006). O suporte dos ramos nas árvores encontradas foi avaliado pela probabilidade posterior dos clados (PP) (HUELSENBECK *et al.*, 2002). Todas as árvores foram editadas com auxílio do programa CorelDRAW Graphics Suite 2021.5.

## RESULTADOS

Com o exame da literatura e de 300 espécimes, foram selecionados 46 caracteres morfológicos discretos, sendo 38 binários e 8 multiestados. Destes, 10 foram utilizados em análises prévias, 20 foram adaptados da literatura, e 16 foram codificados pela primeira vez. A lista dos caracteres e seus estados são apresentados abaixo com seus valores de índice de consistência (IC) e de retenção (IR). A matriz de caracteres se encontra no Anexo II.

### **Lista de caracteres morfológicos**

A apresentação dos resultados referentes aos caracteres morfológicos é baseada na classificação dos grupos supra-específicos proposta por POLHEMUS (1997). Ao lado de cada caráter são apresentados o IC e IR e a referência de onde ele foi retirado ou adaptado.

### **AMBOS OS SEXOS E FORMAS ALARES**

#### **Cabeça**

1. Ocelos (ANDERSEN, 1982; IC: 1; IR: 1):  
(0) Ausentes  
(1) Presentes

O estado 1 é uma autapomorfia de *Ocellovelia fusca*.

#### **Tórax**

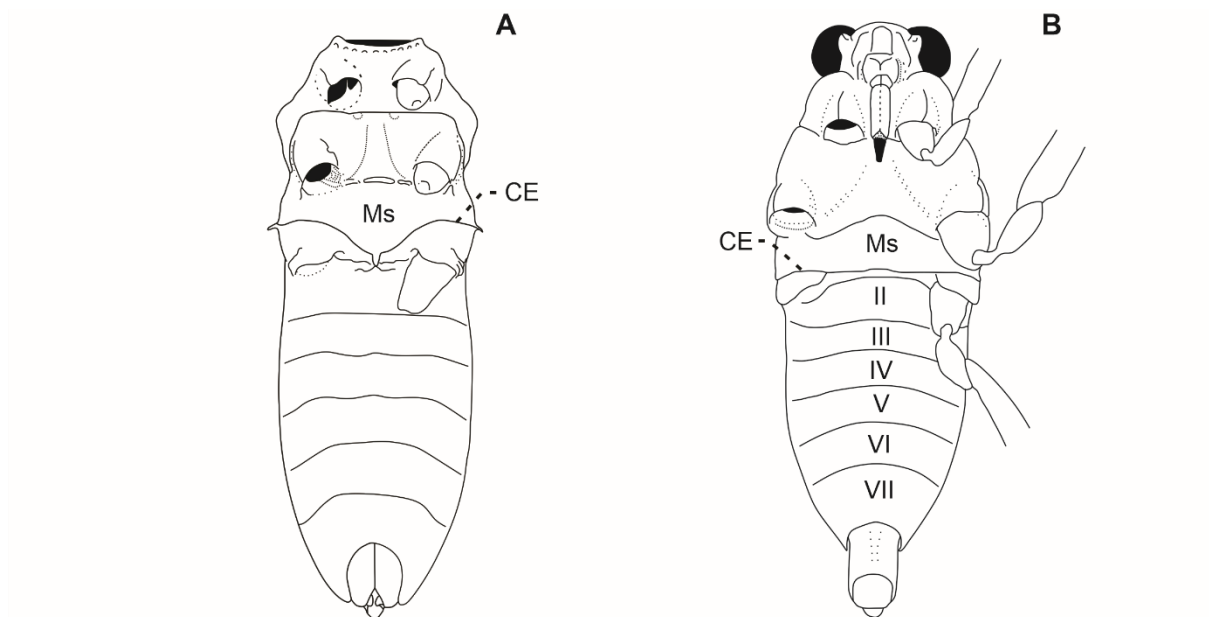
2. Metasterno, canais laterais que ligam a abertura da glândula de cheiro às áreas evaporativas no metepisterno, forma (adaptado de ANDERSEN, 1982; IC: 1; IR: 1):  
(0) Curvados anteriormente (Figura 6A)  
(1) Retos ou curvados posteriormente (Figura 6B)

O estado 1 é sinapomórfico para o gênero *Rhagovelia*.

#### **Abdome**

3. Esternos, suturas entre os segmentos (POLHEMUS, 1997; IC: 0,5; IR: 0,89):  
(0) Com canais pequenos, estreitos e glabros em cada lado da linha mediana (Figura 7A)  
(1) Com canais largos e glabros através de toda a extensão (Figura 7B)

O estado 1 surgiu independentemente no complexo *robusta* e no grupo *torquata*.



**Figura 6.** Estruturas do tórax abdome, vista ventral. **A.** *Ocellovelia germari* (baseada em ANDERSEN 1982). **B.** *Rhagovelia angustipes* (baseada em ANDERSEN 1982). (CE, canais evaporativos; Mt, metasterno; II-VII, esternos abdominais).

### Pernas

4. Medianas e posteriores, tarsos, número de artículos (IC: 1; IR: 1):

(0) 2 (Figura 8B, D)

(1) 3 (Figura 8A, C, E)

O estado 0 é sinapomórfico para grupo *salina*.

5. Medianas, pretarsos (IC: 1; IR: 1):

(0) Com garras e arólios normais (Figura 9A)

(1) Com pluma simples (Figura 9B)

(2) Com leque plumoso (Figura 9C)

O estado 0 é plesiomórfico em Veliidae, enquanto o estado 1 representa uma autapomorfia de *Tetraripis asymmetricus* e o estado 2, uma sinapomorfia do gênero *Rhagovelia*.

6. Posteriores, pretarsos (IC: 1; IR: 1):

(0) Com garras e arólios normais (Figura 8, C-E)

(1) Com pluma simples (Figura 8F)

O estado 1 é uma autapomorfia de *Tetraripis asymmetricus*.

## **Habitat**

7. Habitat, preferência por ambientes salinos (IC: 1; IR: 1):

(0) Ausente

(1) Presente

O estado 1 é sinapomórfico para o grupo *salina*.

## **AMBOS OS SEXOS, FORMAS ÁPTERAS**

### **Tórax**

8. Pronoto, nível de sobreposição ao mesonoto (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR: 1):

(0) Não se sobrepõe (Figura 10A)

(1) Sobrepõe-se 40% a 55% (Figura 10B)

(2) Sobrepõe-se 75% a 90% (Figura 10C)

(3) Sobrepõe-se 95% a 100% (Figura 10D)

O estado 1 é sinapomórfico para o clado (complexo *angustipes* + grupo *abrupta*), enquanto um encurtamento subsequente do pronoto (estado 0) é sinapomórfico para o complexo *angustipes*. O estado plesiomórfico 3 se mantém nos complexos *collaris*, *obesa*, *robusta* e *varipes*, derivando para o estado 2 como sinapomorfia do grupo *obesa*.

9. Pronoto, margem posterior, forma (POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR: 1):

(0) Reta ou levemente côncava (Figura 10A)

(1) Convexa (Figura 10B-D)

O estado 0 é sinapomórfico para o complexo *angustipes*.

## **AMBOS OS SEXOS, FORMAS MACRÓPTERAS**

### **Abdome**

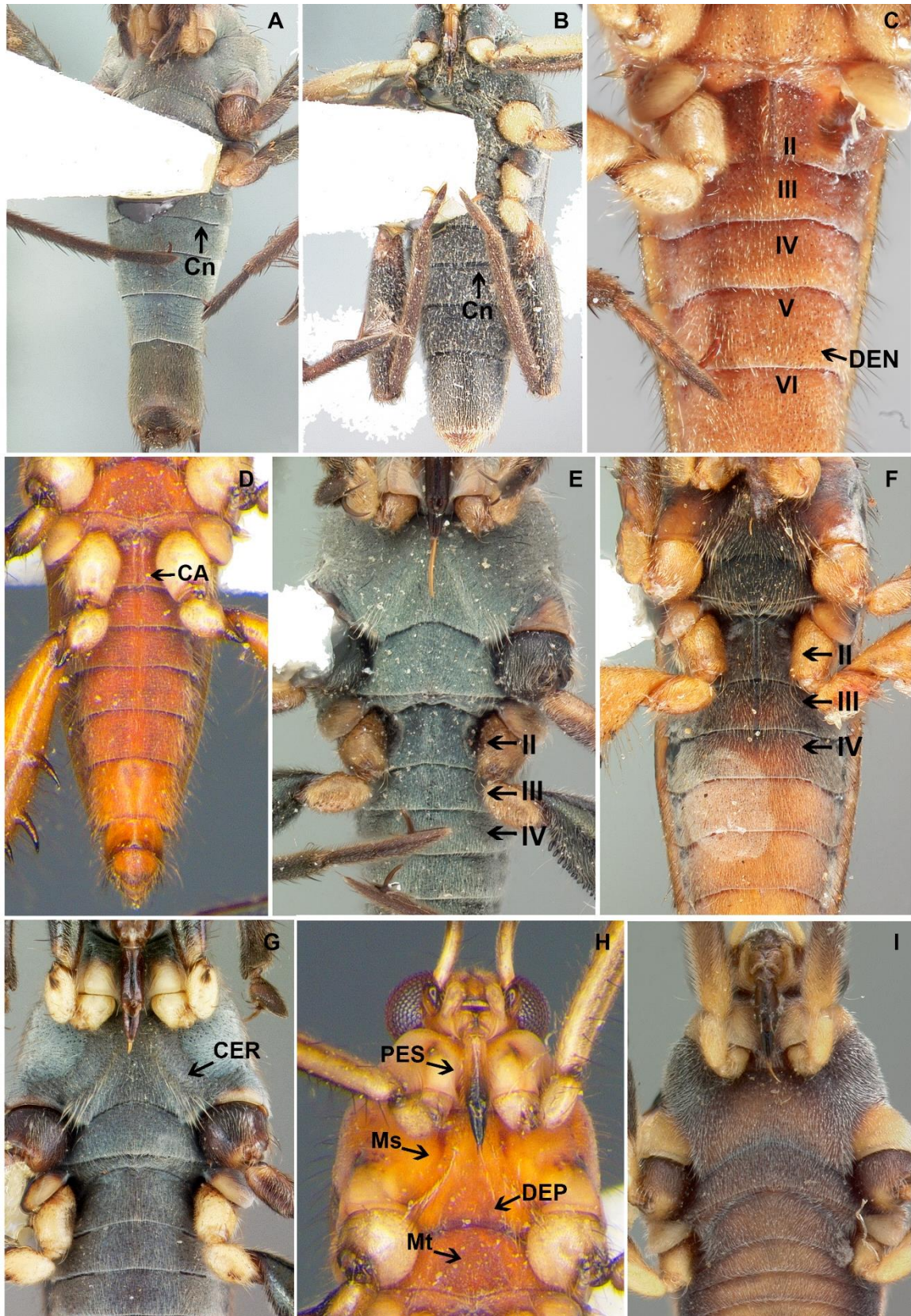
10. Mediotergitos, carenas pareadas (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,5; IR: 0,67):

(0) Ausentes

(1) Presentes (Figura 11)

O estado 1 é plesiomórfico, enquanto o 0 surgiu independentemente nos grupos *itatiaiana* e *lucida*.



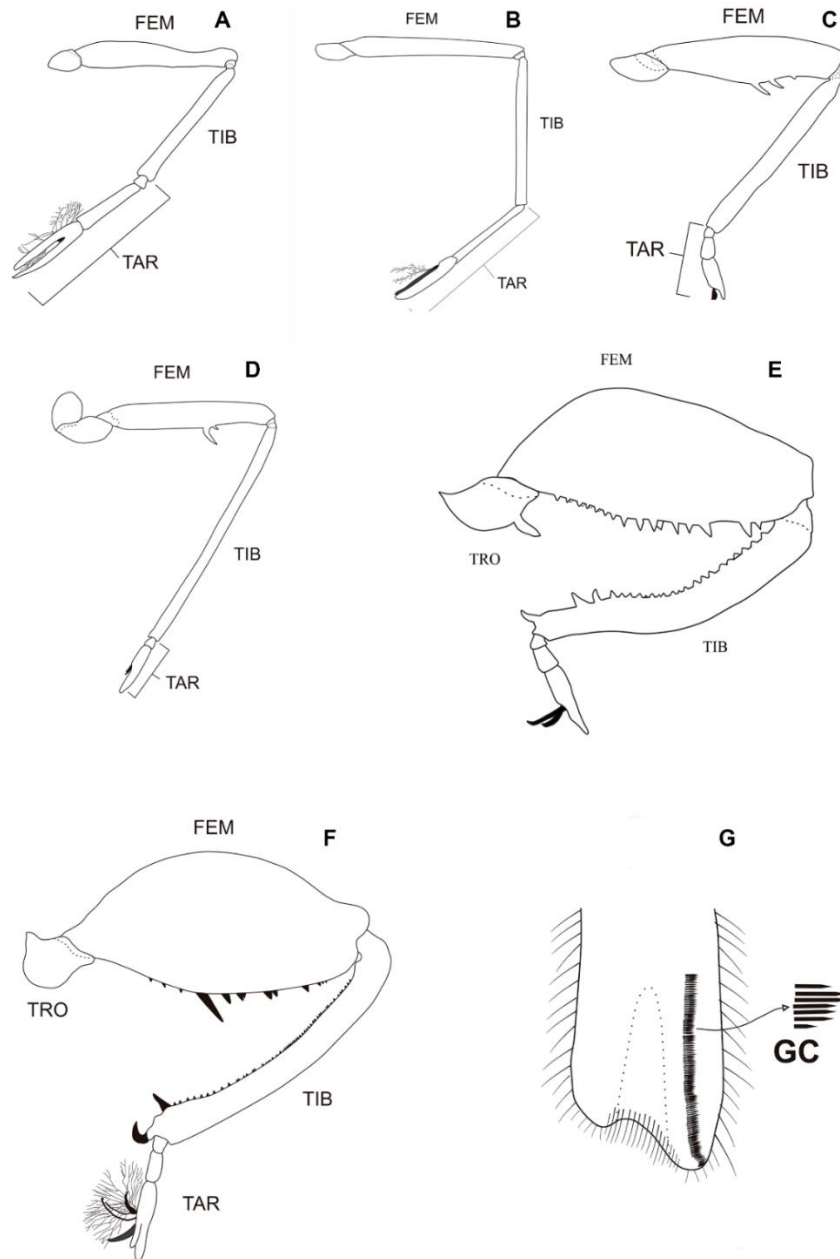


**Figura 7.** Rhagovelia, estruturas do tórax e abdome, vista ventral. **A.** *R. secluda*. **B.** *R. abrupta*. **C.** *R. cauca*. **D.** *R. elegans* (abdome). **E.** *R. ainsliei*. **F.** *R. varipes*. **G.** *R. obesa*. **H.** *R. elegans*. **I.** *R. plumbea*. (CA, carena; CER, cerdas; Cn, canais das suturas; canais DEN, dentículos; DEP, depressão; Ms, mesosterno; Mt, metasterno; PES, proepisterno).

11. Mediotergitos, carenas pareadas, extensão (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,50; IR: 0,78):

- (0) Até a metade do mediotergito II (Figura 11)
- (1) Até a margem posterior do mediotergito II ou porção anterior do III
- (2) Até a margem posterior do mediotergito III ou porção anterior do IV

O estado 2 é plesiomórfico em relação aos demais. O estado 0 surgiu independentemente no clado (complexo angustipes + (grupo *secluda* + grupo *lucida*) e no grupo *hirtipes*, enquanto o estado 1 surgiu de forma independente em *Velia* (*Plesiovelia*) *saulii* e no grupo *torquata*.



**Figura 8.** *Rhagovelia*, *Tetraripis* e *Angilia*, pernas. **A, B.** Pernas medianas. **A.** *R. triangula*. **B.** *R. plumbea*. **C–F.** Pernas posteriores. **C.** *R. triangula*. **D.** *R. plumbea*. **E.** *R. scitula*. **F.** *T. asymmetricus*. **G.** *A. albidotincta*, fêmea, ápice da tíbia anterior. (FEM, fêmur; GC, *grasping comb*; TAR, tarso; TIB, tíbia; TRO, trocânter).



## Asas

12. Asa anterior, células fechadas, número (ANDERSEN, 1982; POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR: 1):

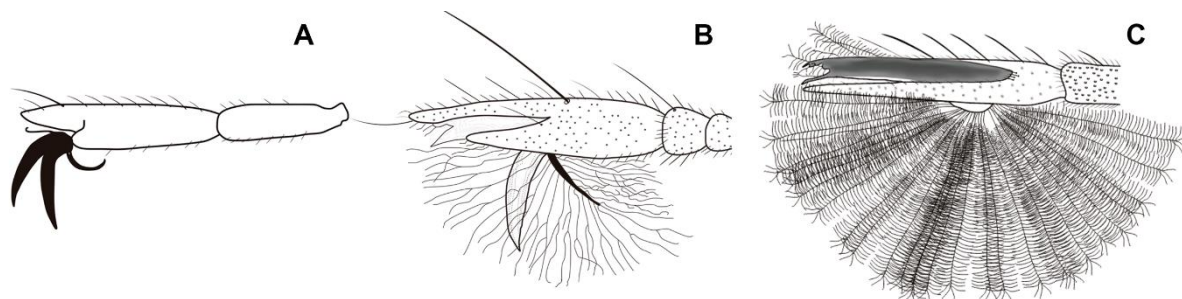
- (0) 2 (Figura 12A)
- (1) 3 (Figura 12B)
- (2) 4 (Figura 12C-D)
- (3) 6 (Figura 12E)

O estado 2 é plesiomórfico em relação aos demais. O estado 0 é autapomórfico do para *Perittopus breddini*, enquanto o 1 é sinapomórfico para o grupo *hambletoni* e o 3 é autapomórfico para *Ocellovelia fusca*.

13. Asa anterior, células fechadas distais, extensão (ANDERSEN, 1982; POLHEMUS, 1997; IC: 0,50; IR: 0,80):

- (0) Curtas, não se estendendo pela metade distal da asa (Figura 12C)
- (1) Longas, estendendo-se pela metade distal da asa (Figura 12D)

O estado 1 é plesiomórfico, enquanto o 0 surgiu independentemente no grupo *torquata* e no complexo *angustipes*.



**Figura 9.** Tarsos medianos (baseado em ANDERSEN 1982). **A.** *Perittopus* sp. **B.** *Tetraripis ravana*. **C.** *Rhagovelia angustipes*.

## MACHOS, AMBAS AS FORMAS ALARES

### Cabeça

14. Antênomo III, largura máxima (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR: 1):

- (0) Inferior à dos antênômeros II e IV (Figura 13B)
- (1) Subigual ou superior à dos antênômeros II e IV (Figura 13C, D)

O estado 1 é sinapomórfico para o clado (grupo *lucida* + grupo *secluda*).

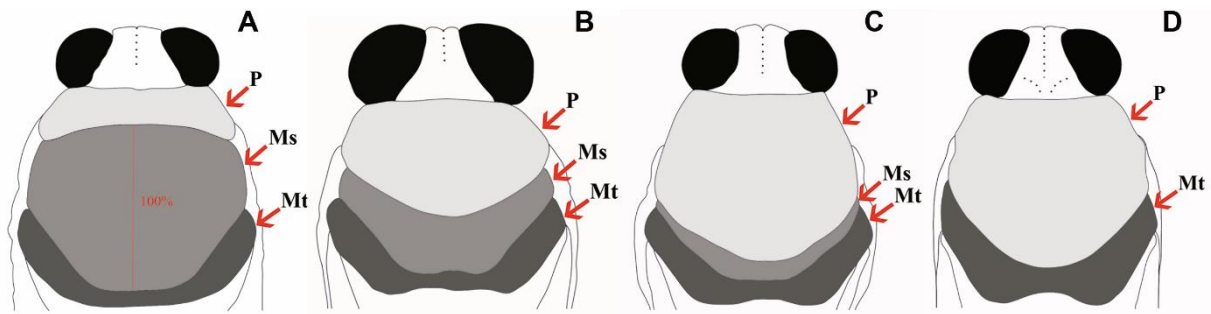
15. Antenômero III, forma (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR: 1):

(0) Cilíndrico (Figura 13B)

(1) Clavado (Figura 13C)

(2) Lamelar (Figura 13D)

O estado 1 é sinapomórfico para o grupo *lucida* e o 2 para o grupo *secluda*.



**Figura 10.** *Rhagovelia*, forma áptera, tórax, vista dorsal. **A.** *R. angustipes*; **B.** *R. abrupta*; **C.** *R. obesa*; **D.** *R. robusta*. (Ms, mesonoto; Mt, metanoto; P, pronoto; 100%, porcentagem relativa de exposição do mesonoto).

### Abdome

16. Esternos II-VI, porção mediana, dentículos pretos (IC: 0,333; IR: 0,778):

(0) Ausentes (Figura 7A, B, D-G)

(1) Presentes (Figura 7C)

O estado 0 é plesiomórfico, enquanto 1 surgiu independentemente no clado (complexo *collaris* + complexo *obesa*) e no grupo *whitei*.

17. Esternos II-IV, carena ou tumescência mediana (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,5; IR: 0,917):

(0) Ausente

(1) Presente (Figura 7D-E)

O estado 1 é sinapomórfico para *Rhagovelia*, havendo uma reversão ao estado 0 no clado (grupo *cali* + (grupo *secluda* + grupo *lucida*) + complexo *angustipes*).

18. Esternos II-IV, carena ou tumescência mediana, forma (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,333; IR: 0,71):

- (0) Triangular em corte transversal, incipiente (Figura 7G)
- (1) Triangular em corte transversal, bem-desenvolvida (Figura 7D, F)
- (2) Quadrangular em corte transversal, ladeada por depressões longitudinais (Figura 7E)

O estado 0 surgiu independentemente no clado (grupo *spinigera* + grupo *obesa*) e no grupo *torquata*, enquanto o estado 1 é uma sinapomorfia homoplástica do complexo *varipes* e o estado 2 surgiu independentemente no clado (*R. roldani* + *R. gaigei* + complexo *robusta* + subgênero *Trochopus*) e no clado (complexo *collaris* + complexo *obesa*).

19. Esternos II-III, forma (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,5; IR: 0,8):

- (0) Abaulados ou planos (Figura 7F)
- (1) Fortemente deprimidos (Figura 7E)

O estado 0 é plesiomórfico. O estado 1 surgiu como sinapomorfia do clado (complexo *collaris* + complexo *obesa*), ocorrendo uma reversão ao estado 0 no clado (grupo *obesa* + grupo *spinigera*).

20. Esterno VII, margem posterolateral cercando a cavidade genital, dentículos pretos robustos (POLHEMUS, 1997; IC: 0,33; IR: 0,88):

- (0) Ausentes
- (1) Presentes (Figura 15C)

O estado 0 é plesiomórfico, enquanto o estado 1 surgiu independentemente no clado (complexo *varipes* + (complexo *collaris* + complexo *obesa*)) e no grupo *whitei*.



**Figura 11.** *Rhagovelia secluda*, abdome, vista dorsal. (CA, carena; II-III, mediotergitos).

## Pernas

21. Anteriores, trocânter, face ventral, metade basal, tufo de cerdas rígidas (POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR: 1):

(0) Ausente

(1) Presente (Figura 13A)

O estado 1 sinapomórfico para o complexo *obesa*.

22. Anteriores, tíbia, espessura (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,50; IR: 0,80):

(0) Aproximadamente uniforme ao longo do comprimento (Figura 13A, C)

(1) Porção apical nitidamente dilatada (Figura 13D)

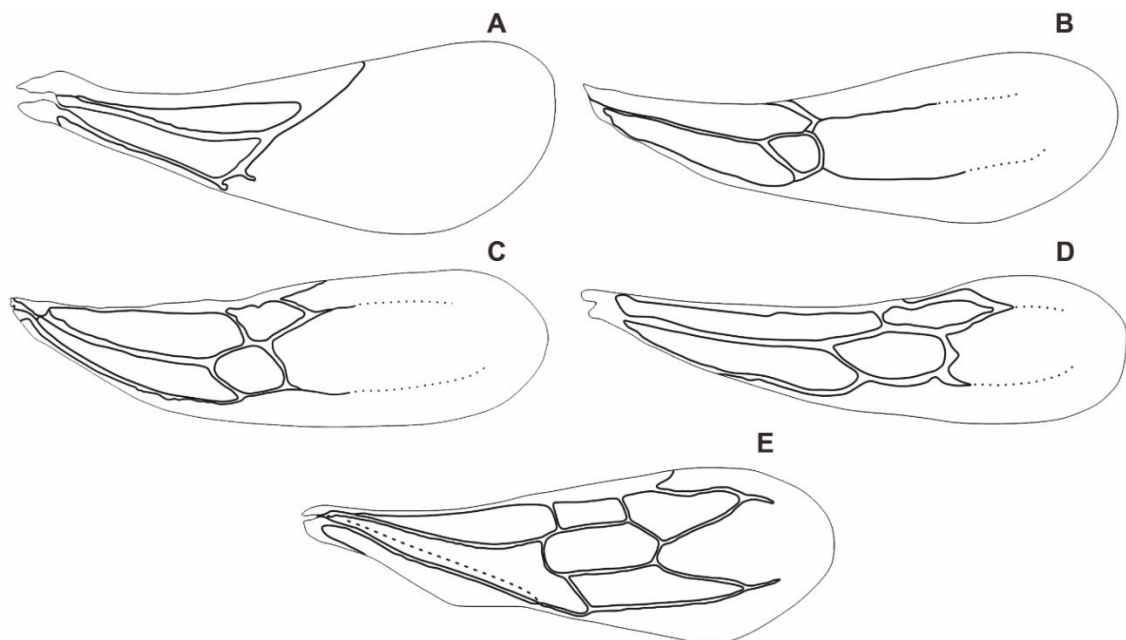
O estado 0 é plesiomórfico, enquanto o estado 1 surgiu independentemente no complexo *collaris* e no grupo *secluda*.

23. Anteriores, tíbia, concavidade pré-apical (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR: 1):

(0) Ausente

(1) Presente (Figura 13A-C)

O estado 1 é uma sinapomorfia do gênero *Rhagovelia*.



**Figura 12.** Asa anterior. **A.** *Perittopus* sp. (baseado em ANDERSEN, 1982). **B.** *Rhagovelia hambletoni*. **C.** *R. sbolos*. **D.** *R. robusta*. **E.** *Ocellovelia germari* (baseado em ANDERSEN, 1982).

24. Anteriores, tíbia, concavidade pré-apical, forma (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,50; IR: 0,80):

(0) Pequena e rasa (Figura 13A, C)

(1) Grande e profunda (Figura 13B)

O estado 0 é plesiomórfico, enquanto o estado 1 surgiu de forma independente no complexo *collaris* e no grupo *secluda*.

25. Posteriores, tíbia, esporão apical (IC: 0,33; IR: 0,74):

(0) Ausente

(1) Presente (Figura 14)

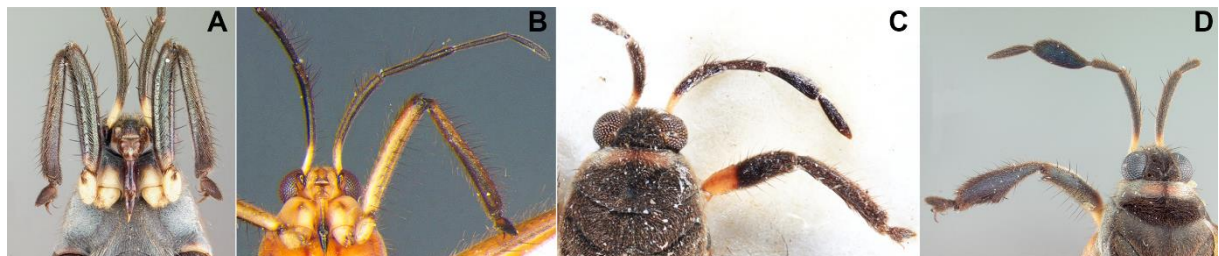
O estado 0 é plesiomórfico, enquanto o estado 1 é uma sinapomorfia do clado (*Rhagovelia* + *Tetraripis*). Uma reversão ao estado 0 ocorre no complexo *angustipes*.

26. Posteriores, tíbia, esporão apical, forma (POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR: 1):

(0) Reto ou levemente curvado, cônico (Figura 14A)

(1) Distintamente curvado, falciforme (Figura 14B)

O estado 1 surgiu independentemente em *Tetraripis* e no grupo *elegans*.



**Figura 13.** *Rhagovelia*, cabeça e perna anterior. **A.** *R. obesa*. **B.** *R. elegans*. **C.** *R. agra*. **D.** *R. secluda*.

### Terminália

27. Segmento abdominal VIII, ângulos posterolaterais, cerdas (POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR: 1):

(0) Delgadas, de mesmo diâmetro das demais cerdas do segmento (Figura 15B)

(1) Largas e rígidas, de diâmetro maior que as demais cerdas do segmento (Figura 15A)

O estado 1 é sinapomórfico para o grupo *elegans*.

28. Proctiger, porção basal, projeções laterais (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,5; IR: 0,833):

(0) Ausentes (Figura 16B)

(1) Presentes (Figura 16A, C, D)

O estado 0 surgiu independentemente em *Perittopus breddini* e no complexo *angustipes*.

29. Proctiger, porção basal, projeções laterais, forma (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,333; IR: 0,818):

(0) Arredondadas (Figura 16C)

(1) Anguladas (Figura 16A, D)

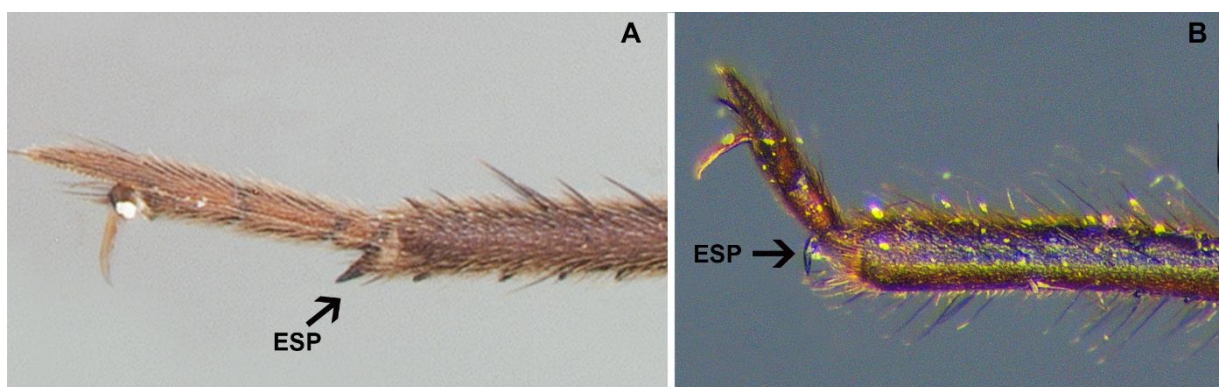
O estado 0 é plesiomórfico, enquanto o estado 1 surgiu de forma independente no complexo *collaris* e no clado (*R. roldani* + *R. gagei* + complexo *robusta* + subgênero *Trochopus*). Dentro do último clado, uma reversão ao estado 0 ocorreu no grupo *cali*.

30. Proctiger, porção distal, lobos laterais salientes (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,333; IR: 0,8):

(0) Ausentes (Figura 16 C)

(1) Presentes (Figura 16A, D)

O estado 0 é plesiomórfico e o estado 1 surgiu independentemente no complexo *robusta* e no grupo *itatiaiana*.



**Figura 14.** *Rhagovelia*, pernas posteriores. **A.** *R. obesa*. **B.** *R. elegans*. (ESP, esporão).



## MACHOS, FORMA ÁPTERA

### Tórax

31. Mesosterno, depressão triangular central (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR: 1):

(0) Ausente

(1) Presente (Figura 7E, G, H)

O estado 1 é plesiomórfico, enquanto o estado 0 é uma sinapomorfia do clado (grupo *cali* + ((grupo *secluda* + grupo *lucida*) + complexo *angustipes*)).

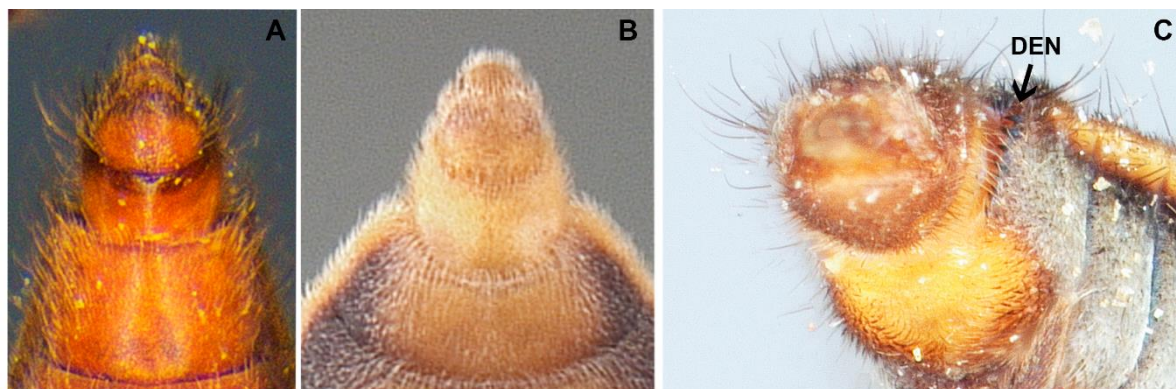
32. Mesosterno, depressão triangular central, margens (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,33; IR: 0,67):

(0) Planas (Figura 7G)

(1) Levemente elevadas (Figura 7E)

(2) Fortemente elevadas (Figura 7H)

O estado 2 é plesiomórfico em relação ao demais. O estado 0 surgiu independentemente no grupo *obesa* e no subgênero *Trochopus*, enquanto o 1 surgiu de forma independente em *Tetraripis*, no complexo *obesa*, em *R. gaigei* e no grupo *hirtipes*.



**Figura 15.** *Rhagovelia*, macho, ápice do abdome. **A.** *R. elegans*. **B.** *R. plumbea*. **C.** *R. armata*.

33. Mesosterno, par de fileiras oblíquas de cerdas (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,33; IR: 0,71):

(0) Ausentes

(1) Presentes (Figura 7E, G)

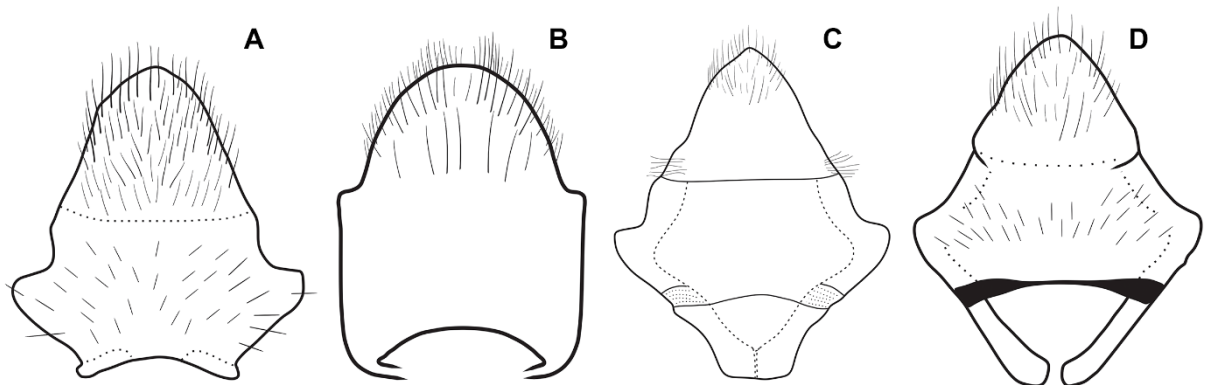
O estado 1 é sinapomórfico para *Rhagovelia*, havendo reversões ao estado 0 nos grupos *secluda* e *salina*.

34. Metasterno, aspecto (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 0,45; IR: 0,78):

(0) Largo e plano (Figura 7I)

(1) Comprimido e tumescente (Figura 7H)

O estado 1 é uma sinapomorfia homoplástica do clado (*Perittopus* + (*Tetraripis* + *Rhagovelia*)). Uma reversão ao estado 0 surgiu no subgênero *Trochopus*, havendo ressurgimento do estado 1 no grupo *cali*.



**Figura 16.** *Rhagovelia*, macho, proctiger, vista dorsal. **A.** *Rhagovelia hirtipes* (baseado em POLHEMUS 1997). **B.** *R. mangle* (baseado em MOREIRA *et al.* 2010). **C.** *R. varipes* (baseado em POLHEMUS 1997). **D.** *R. venezuelana* (baseado em POLHEMUS 1997).

### Pernas

35. Posteriores, trocâter, espinho grande, mais longo que todos os outros espinhos do trocâter ou da tíbia posterior (IC: 1; IR: 1):

(0) Ausente

(1) Presente (Figura 8E)

O estado 1 é uma sinapomorfia do grupo *whitei*.

### FÊMEAS, AMBAS AS FORMAS ALARES

#### Pernas

36. Anteriores, tíbia, *grasping comb* (IC: 1; IR: 1):

(0) Ausente

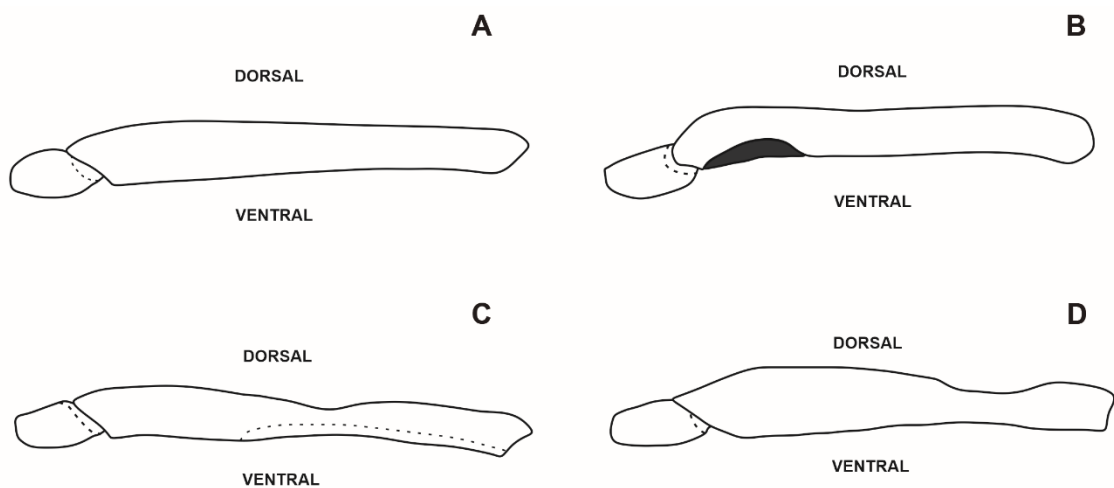
(1) Presente (Figura 8G)

O estado 1 é autapomórfico para *Tetraripis asymmetricus*.

37. Medianas, fêmur, forma (IC: 0,67; IR: 0,83):

- (0) Cilíndrico (Figura 17A)
- (1) Achatado e/ou côncavo apenas ventralmente na porção basal (Figura 17B)
- (2) Achatado dorsoventralmente na porção central (Figura 17C)
- (3) Achatado dorsoventralmente na porção distal (Figura 17D)
- (4) Com constrição transversal na metade do comprimento (Figura 18)

O estado 0 é plesiomórfico em relação aos demais. O estado 1 surgiu independentemente no clado (complexo *collaris* + complexo *obesa*) e em *R. secluda*, e o estado 4, de forma independente no clado (grupo *spinigera* + grupo *obesa*) e no grupo *cali*. O estado 2 é sinapomórfico para o grupo *obesa* e o 3, autapomórfico para *R. triangula*.



**Figura 17.** *Rhagovelia*, fêmea, fêmur mediano. **A.** *R. robusta*. **B.** *R. perija*. **C.** *R. aiuruoca*. **D.** *R. triangula*.

38. Posteriores, tíbia, esporão apical (IC: 0,667; IR: 0,765):

- (0) Ausente
- (1) Presente

O estado 1 é sinapomórfico para o clado (*Tetraripis* + *Rhagovelia*), havendo reversões ao estado 0 no complexo *varipes* e no complexo *angustipes*.

39. Posteriores, tíbia, esporão apical, forma (POLHEMUS, 1997; IC: 0,33; IR: 0,88):

- (0) Reto ou levemente curvado, cônico
- (1) Distintamente curvado, falciforme

O estado 1 é homoplástico para *Tetraripis asymmetricus* e o grupo *elegans*.



**Figura 18.** *Rhagovelia cali*, fêmea, fêmur mediano. (CONS, constrição).

## **FÊMEAS, FORMA ÁPTERA**

### **Abdome**

40. Mediotergitos, carena mediana (POLHEMUS, 1997; IC: 0,33; IR: 0,80):

(0) Ausente

(1) Presente

O estado 0 é plesiomórfico, enquanto o estado 1 surgiu independentemente nos grupos *hirtipes* e *lucida*, e em *R. gaigei*.

41. Laterotergitos, convergência abrupta adjacente ao ou logo após o mediotergito III (IC: 1; IR: 1):

(0) Ausente

(1) Presente (Figura 19A)

O estado 0 é plesiomórfico, enquanto o estado 1 surgiu independentemente no clado (complexo *collaris* + complexo *obesa*) e em *R. roldani*.

### **Terminália**

42. Tergito VIII, ângulos posterolaterais, tufo de cerdas rígidas pretas (IC: 1; IR: 1):

(0) Ausentes

(1) Presentes

O estado 1 é uma sinapomorfia do clado (complexo *collaris* + complexo *obesa*).

43. Proctiger, lados, tufo de cerdas rígidas pretas (IC: 0,333; IR: 0,818):

(0) Ausentes

(1) Presentes

O estado 1 é sinapomorfico para o clado (*Perittopus* + (*Tetraripis* + *Rhagovelia*)), havendo reversões ao estado 0 no grupo *obesa* e no clado (*R. roldani* + *R. gaigei* + complexo *robusta* + subgênero *Trochopus*).

## FÊMEAS, FORMA MACRÓPTERA

### Tórax

44. Pronoto, processo posterior (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR: 1):

(0) Ausente

(1) Presente (Figura 21)

O estado 1 representa uma sinapomorfia do clado (complexo *collaris* + complexo *obesa*).



**Figura 19.** *Rhagovelia armata*, fêmea áptera, abdome, vista dorsal.

45. Pronoto, processo posterior, comprimento (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR:

1):

(0) Curto (Figura 20A)

(1) Longo (Figura 20B)

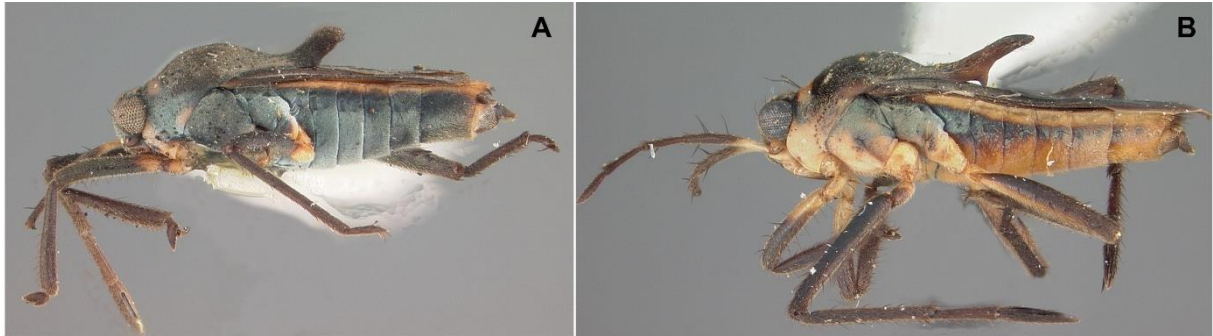
O estado 0 representa uma sinapomorfia do complexo *obesa*, enquanto o estado 1 representa uma sinapomorfia do complexo *collaris*.

46. Pronoto, processo posterior, processo ventral secundário (adaptado de POLHEMUS, 1997; IC: 1; IR: 1):

(0) Ausente (Figura 20A)

(1) Presente (Figura 20B)

O estado 1 representa uma sinapomorfia do complexo *collaris*.

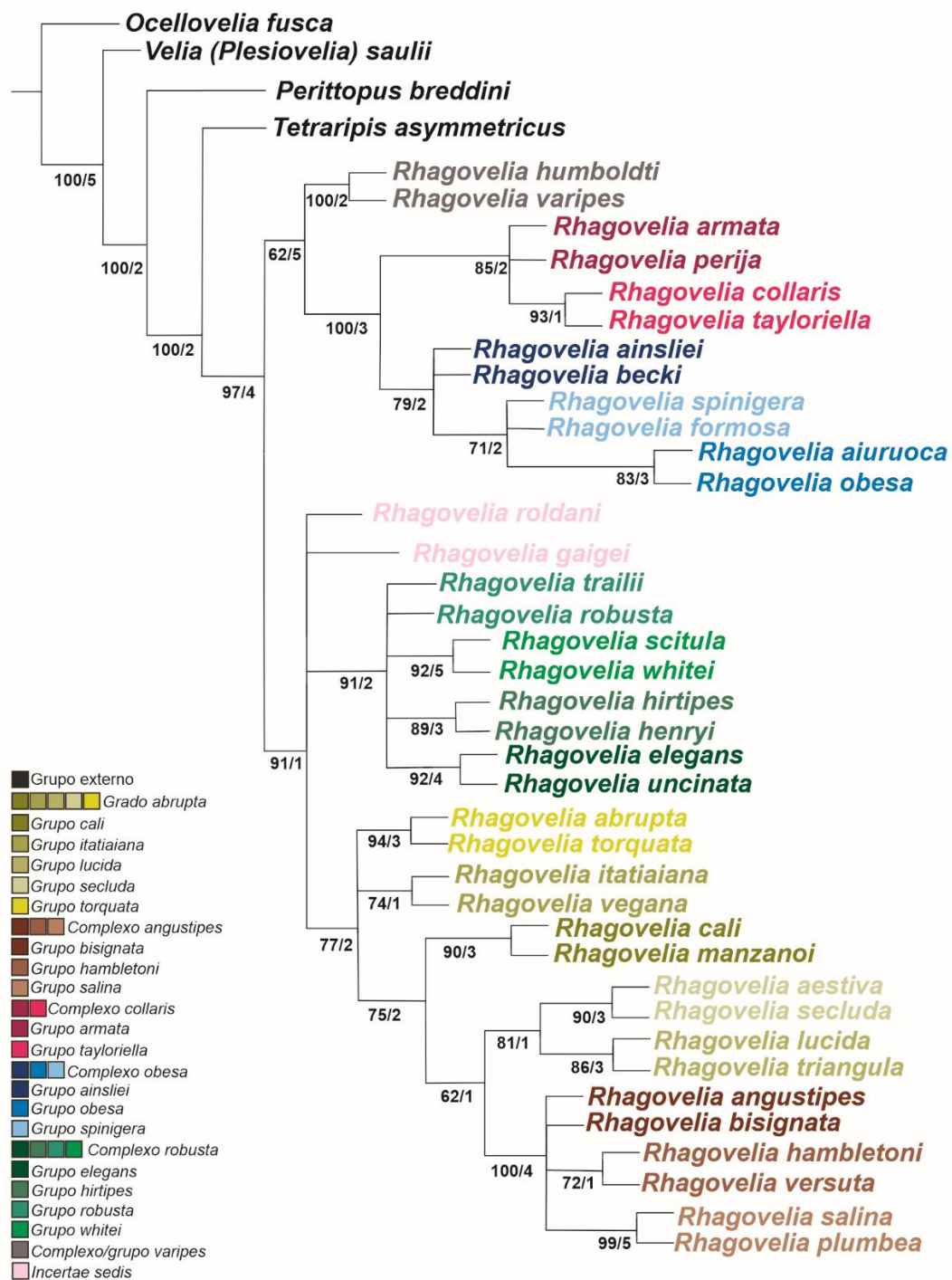


**Figura 20.** *Rhagovelia*, fêmea macróptera, hábito, vista lateral. **A.** *R. obesa*. **B.** *R. collaris*.

### Análise de Parcimônia

A análise cladística utilizando busca heurística com pesagem igual dos caracteres resultou em 49 árvores mais parcimoniosas com 104 passos cada (IC = 0,877; IR = 0,852). O cladograma de consenso estrito é apresentado nas Figuras 21 e 22.





**Figura 21.** Consenso estrito das 49 árvores mais parcimoniosas encontradas com a pesagem igual dos caracteres morfológicos de *Rhagovelia* (Comprimento = 104 passos; IC = 0,877; IR = 0,852). Números abaixo dos ramos correspondem a valores de Bootstrap/Bremer, respectivamente. A coloração dos táxons é baseada nas últimas classificações propostas (POLHEMUS 1997; MOREIRA *et al.* 2012; PADILLA-GIL & MOREIRA 2013).





Com base na presente análise, foi recuperado o monofiletismo de *Rhagovelia* com alto valor de suporte (Bootstrap/Bremer = 97/4) e sustentado por cinco sinapomorfias não-homoplásticas (em negrito): **canais laterais do metasterno que ligam a abertura da glândula de cheiro às áreas evaporativas no metepisterno retos ou curvados posteriormente (caráter 2<sub>1</sub>); pretarsos medianos com leque plumoso (caráter 5<sub>2</sub>); esternos II-IV de machos com carena ou tumescência mediana (caráter 17<sub>1</sub>); pernas anteriores de machos com concavidade pré-apical na tíbia (caráter 23<sub>1</sub>); e mesosterno de machos ápteros com um par de fileiras oblíquas de cerdas (caráter 33<sub>1</sub>)**. *Tetraripis*, o outro representante de Rhagoveliinae incluído na análise, foi recuperado como grupo-irmão de *Rhagovelia*.

O subgênero *Trochopus* (= grado *abrupta* e complexo *angustipes*; = subgênero *Neorhagovelia*) foi recuperado como monofilético (Bootstrap/Bremer = 77/2) e se sustenta por uma sinapomorfia não-homoplástica (em negrito) e duas sinapomorfias homoplásticas: **nível de sobreposição do pronoto ao mesonoto em formas ápteras de 40 a 55% (caráter 8<sub>1</sub>)**; mesosterno de machos ápteros com depressão triangular central, apresentando margens planas (caráter 32<sub>0</sub>); e metasterno de machos ápteros largo e plano (caráter 34<sub>0</sub>). O subgênero *Rhagovelia* s. str., entretanto, não é monofilético, contendo alguns clados mais próximos entre si (complexo *varipes*, complexo *collaris* e complexo *obesa*) e outros mais próximos de *Trochopus* (*R. roldani*, *R. gaigei* e complexo *robusta*).

Dentro do subgênero *Trochopus*, o complexo *angustipes sensu* POLHEMUS (1997) (= grupos *bisignata*, *hambletoni* e *salina*) foi recuperado como monofilético com alto índice de suporte (Bootstrap/Bremer = 100/4). Tal clado é sustentado por duas sinapomorfias não-homoplásticas (em negrito) e quatro sinapomorfias homoplásticas: **pronoto de formas ápteras não se sobrepondo ao mesonoto (caráter 8<sub>0</sub>); pronoto com a margem posterior reta ou levemente côncava (caráter 9<sub>0</sub>)**; asa anterior com células fechadas distais curtas, não se estendendo pela metade distal da asa (caráter 13<sub>0</sub>); pernas posteriores de machos sem esporão apical na tíbia (caráter 25<sub>0</sub>); proctiger de machos com a porção basal sem projeções laterais (caráter 28<sub>0</sub>); e pernas posteriores de fêmeas sem esporão apical na tíbia (caráter 38<sub>0</sub>).

Os grupos do complexo *angustipes* resultaram em uma politomia, não tendo sido recuperado o monofiletismo do grupo *bisignata*. O grupo *hambletoni* foi recuperado como monofilético (Bootstrap/Bremer = 72/1), sendo sustentado pela sinapomorfia não-homoplástica: **asa anterior com três células fechadas (caráter 12<sub>1</sub>)**. Já o monofiletismo do grupo *salina* foi recuperado com alto índice de suporte (Bootstrap/Bremer = 99/5). O clado se

sustenta por duas sinapomorfias não-homoplásticas (em negrito) e uma sinapomorfia homoplástica: **tarsos medianos e posteriores com 2 artículos (caráter 4<sub>0</sub>)**; **espécies com preferência por ambientes salinos (caráter 7<sub>1</sub>)**; e mesosterno de machos ápteros com ausência de um par de fileiras oblíquas de cerdas (caráter 33<sub>0</sub>).

O grupo *abrupta sensu* POLHEMUS (1997) (= grupos *cali*, *italiaiana*, *lucida*, *secluda* e *torquata*) não foi recuperado como monofilético, correspondendo a uma sequência de clados com maior ou menor relação com o complexo *angustipes*. O clado mais intimamente relacionado com o complexo *angustipes* contém os grupos *secluda* e *lucida*, e o conjunto inteiro apresenta baixo suporte (Bootstrap/Bremer = 62/1) e uma sinapomorfia homoplástica: carenas pareadas das formas macrópteras se estendendo até a metade do mediotergito abdominal II (caráter 11<sub>0</sub>).

O clado contendo os grupos *secluda* e *lucida*, por sua vez, apresentou suporte mais elevado (Bootstrap/Bremer = 81/1) e foi sustentado por uma sinapomorfia não-homoplástica: **antênômero III do macho com largura máxima subigual ou superior à dos antênômeros II e IV (caráter 14<sub>1</sub>)**. O grupo *lucida* foi recuperado como monofilético (Bootstrap/Bremer = 86/3), sendo sustentado por uma sinapomorfia não-homoplástica (em negrito) e duas sinapomorfias homoplásticas: **antênômero III do macho clavado (caráter 15<sub>1</sub>)**; formas macrópteras sem carenas pareadas nos mediotergitos abdominais (caráter 10<sub>0</sub>); e fêmeas ápteras com carena mediana nos mediotergitos abdominais (caráter 40<sub>1</sub>). Já o grupo *secluda* foi recuperado como monofilético com alto índice de suporte (Bootstrap/Bremer = 90/3), sendo sustentado por uma sinapomorfia não-homoplástica (em negrito) e três sinapomorfias homoplásticas: **antênômero III do macho lamelar (caráter 15<sub>2</sub>)**; tíbia anterior de machos com a porção apical nitidamente dilatada (caráter 22<sub>1</sub>); tíbia anterior de machos com concavidade pré-apical grande e profunda (caráter 24<sub>1</sub>); e mesosterno de machos ápteros sem par de fileiras oblíquas de cerdas (caráter 33<sub>0</sub>).

O grupo-irmão do clado ((grupo *lucida* + grupo *secluda*) + complexo *angustipes*) é o grupo *cali*, tendo o conjunto completo baixo suporte (Bootstrap/Bremer = 75/2), uma sinapomorfia não-homoplástica (em negrito) e uma sinapomorfia homoplástica: **mesosterno do macho áptero sem depressão triangular central (caráter 31<sub>0</sub>)**; e esternos II-IV dos machos sem carena ou tumescência mediana (caráter 17<sub>0</sub>). O grupo *cali* em si foi recuperado com alto índice de suporte (Bootstrap/Bremer = 90/3), sustentado por três sinapomorfias homoplásticas: porção basal do proctiger de machos com projeções laterais arredondadas

(caráter 29<sub>0</sub>); metasterno de machos ápteros comprimido e tumescente (caráter 34<sub>1</sub>); e fêmur mediano das fêmeas com constrição transversal na metade do comprimento (caráter 37<sub>4</sub>).

Os últimos dois grupos do grado *abrupta*, *torquata* e *itatiaiana*, foram recuperados como monofiléticos, mas apresentaram relacionamento incerto com o clado (grupo *cali* + ((grupo *secluda* + grupo *lucida*) + complexo *angustipes*)). O grupo *torquata* foi recuperado com alto suporte (Bootstrap/Bremer = 94/3), sendo sustentado por quatro sinapomorfias homoplásticas: suturas entre os esternos abdominais com canais largos e glabros em toda extensão (caráter 3<sub>1</sub>); carenas abdominais pareadas de formas macrópteras estendendo-se até a margem posterior do mediotergito II ou porção anterior do III (caráter 11<sub>1</sub>); células fechadas distais da asa anterior curtas, não se estendendo pela metade distal da asa (caráter 13<sub>0</sub>); e carena mediana dos esternos abdominais II-IV triangular em corte transversal, incipiente (caráter 18<sub>0</sub>). O grupo *itatiaiana*, por sua vez, foi recuperado com suporte mais baixo (Bootstrap/Bremer = 74/1) e duas sinapomorfias homoplásticas: mediotergitos abdominais de formas macrópteras sem carenas pareadas (caráter 10<sub>0</sub>) e porção distal do proctiger de machos com lobos laterais salientes (caráter 30<sub>1</sub>).

*Rhagovelia roldani*, *R. gaigei* e o complexo *robusta sensu* MOREIRA *et al.* (2012) (= grupos *elegans*, *hirtipes*, *robusta* e *whitei*) formaram um clado juntamente com o subgênero *Trochopus*, porém sem relacionamento definido entre os três primeiros táxons ou entre eles e o último. Todo o conjunto apresentou alto suporte (Bootstrap/Bremer = 91/1) e três sinapomorfias homoplásticas: esternos abdominais II-IV de machos com carena mediana quadrangular em corte transversal, ladeada por depressões longitudinais (caráter 18<sub>2</sub>); porção basal do proctiger do macho com projeções laterais anguladas (caráter 29<sub>1</sub>); e proctiger de fêmeas ápteras sem tufos laterais de cerdas pretas rígidas (caráter 43<sub>0</sub>).

O complexo *robusta* foi recuperado com alto suporte (Bootstrap/Bremer = 91/2), sendo sustentado por duas sinapomorfias homoplásticas: suturas entre os esternos abdominais com canais largos e glabros em toda extensão (caráter 3<sub>1</sub>) e porção distal do proctiger de machos com lobos laterais salientes (caráter 30<sub>1</sub>). Dentro do complexo, o grupo *robusta* não foi recuperado como monofilético e o relacionamento entre os demais grupos foi incerto, apesar dos três serem monofiléticos. Dentre os últimos, o grupo *elegans* obteve alto suporte (Bootstrap/Bremer = 92/4), uma sinapomorfia não-homoplástica (em negrito) e duas homoplásticas: **ângulos posterolaterais do segmento abdominal VIII de machos com cerdas largas e rígidas** (caráter 27<sub>1</sub>); tíbia posterior de machos (caráter 26<sub>1</sub>) e fêmeas (caráter 39<sub>1</sub>) com esporão apical distintamente curvado, falciforme.

Já o grupo *hirtipes* foi recuperado com Bootstrap/Bremer = 89/3, apresentando três sinapomorfias homoplásticas: carenas abdominais pareadas das formas macrópteras estendendo-se até a metade do mediotergito II (caráter 11<sub>0</sub>); depressão triangular central do mesosterno de machos ápteros com margens levemente elevadas (caráter 32<sub>1</sub>); e mediotergitos abdominais de fêmeas áptera com carena mediana (caráter 40<sub>1</sub>). O grupo *whitei*, por sua vez, obteve alto suporte (Bootstrap/Bremer = 92/5), uma sinapomorfia não-homoplástica (em negrito) e duas sinapomorfias homoplásticas: **trocâter posterior de machos ápteros com um espinho grande, mais longo que todos os outros espinhos do trocâter ou da tíbia posterior (caráter 35<sub>1</sub>)**; esternos abdominais II-VI de machos com dentículos pretos (caráter 16<sub>1</sub>); e margens posterolaterais do esterno abdominal VII de machos com dentículos pretos robustos (caráter 20<sub>1</sub>).

As duas espécies consideradas *incertae sedis* por POLHEMUS (1997) foram recuperadas com autapomorfias homoplásticas. *Rhagovelia roldani* apresenta os laterotergitos abdominais de fêmeas ápteras abruptamente convergentes (caráter 41<sub>1</sub>), o que é compartilhado com o clado complexo *collaris* + complexo *obesa*. Por outro lado, *R. gaigei* possui margens da depressão triangular central do mesosterno de machos ápteros levemente elevadas (caráter 32<sub>1</sub>) (compartilhado com vários táxons não intimamente relacionados) e carena mediana nos mediotergitos abdominais de fêmeas ápteras (caráter 40<sub>1</sub>) (compartilhado com os grupos *hirtipes* e *lucida*).

O outro grande grupo monofilético aqui recuperado dentro de *Rhagovelia* corresponde ao que POLHEMUS (1997) chamou de clado mesoamericano, contendo (complexo *varipes* + (complexo *collaris* + complexo *obesa*)). Tal clado foi recuperado com Bootstrap/Bremer = 62/5, sendo sustentado por duas sinapomorfias homoplásticas: margens posterolaterais do esterno abdominal VII de machos com dentículos pretos robustos (caráter 20<sub>1</sub>) e porção basal do proctiger de machos com projeções laterais arredondadas (caráter 29<sub>0</sub>). Dentro do clado mesoamericano, o complexo *varipes sensu* PADILLA-GIL & MOREIRA (2013) foi recuperado com alto suporte (Bootstrap/Bremer = 100/2), sendo suportado por duas sinapomorfias homoplásticas: esternos abdominais II-IV de machos com carena mediana triangular em corte transversal, bem desenvolvida (caráter 18<sub>1</sub>) e tíbia posterior de fêmeas sem esporão apical (caráter 38<sub>0</sub>).

O clado (complexo *collaris* + complexo *obesa*) foi recuperado com alto suporte (Bootstrap/Bremer = 100/3) e apresentou três sinapomorfias não homoplásticas (em negrito) e quatro homoplásticas: **esternos abdominais II-III de machos fortemente deprimidos**

(caráter 19<sub>1</sub>); ângulos posterolaterais do tergo abdominal VIII de fêmeas ápteras com tufo de cerdas pretas rígidas (caráter 42<sub>1</sub>); pronoto de fêmeas macrópteras com processo posterior (caráter 44<sub>1</sub>); porção mediana dos esternos II-VI de machos com denticulos pretos (caráter 16<sub>1</sub>); esternos II-IV de machos com carena mediana quadrangular em corte transversal, ladeada por depressões longitudinais (caráter 18<sub>2</sub>); fêmur mediano de fêmeas achatado e/ou côncavo apenas ventralmente na porção basal (caráter 37<sub>1</sub>); e laterotergitos abdominais de fêmeas ápteras com convergência abrupta adjacente ao ou logo após o mediotergito III (caráter 41<sub>1</sub>).

O complexo *collaris sensu* POLHEMUS (1997) (= grupo *armata* e grupo *tayloriella*) foi recuperado como monofilético com alto índice de suporte (Bootstrap/Bremer = 85/2). Tal clado é sustentado por duas sinapomorfias não-homoplásticas (em negrito) e três sinapomorfias homoplásticas: **pronoto de fêmeas macrópteras com processo posterior longo** (caráter 45<sub>1</sub>); **pronoto de fêmeas macrópteras com processo posterior ventral secundário** (caráter 46<sub>1</sub>); tíbias anteriores de machos com porção apical nitidamente dilatada e concavidade pré-apical grande e profunda (caracteres 22<sub>1</sub> e 24<sub>1</sub>, respectivamente); e porção basal do proctiger de machos com projeções laterais anguladas (caráter 29<sub>1</sub>). Dentro do complexo, o grupo *armata* não foi recuperado como monofilético, ao contrário do grupo *tayloriella*. O último apresentou alto suporte (Bootstrap/Bremer = 93/1) e duas sinapomorfias homoplásticas: esternos abdominais II-VI do macho sem denticulos pretos (caráter 16<sub>0</sub>), sendo os esternos II-III abaulados ou planos (caráter 19<sub>0</sub>).

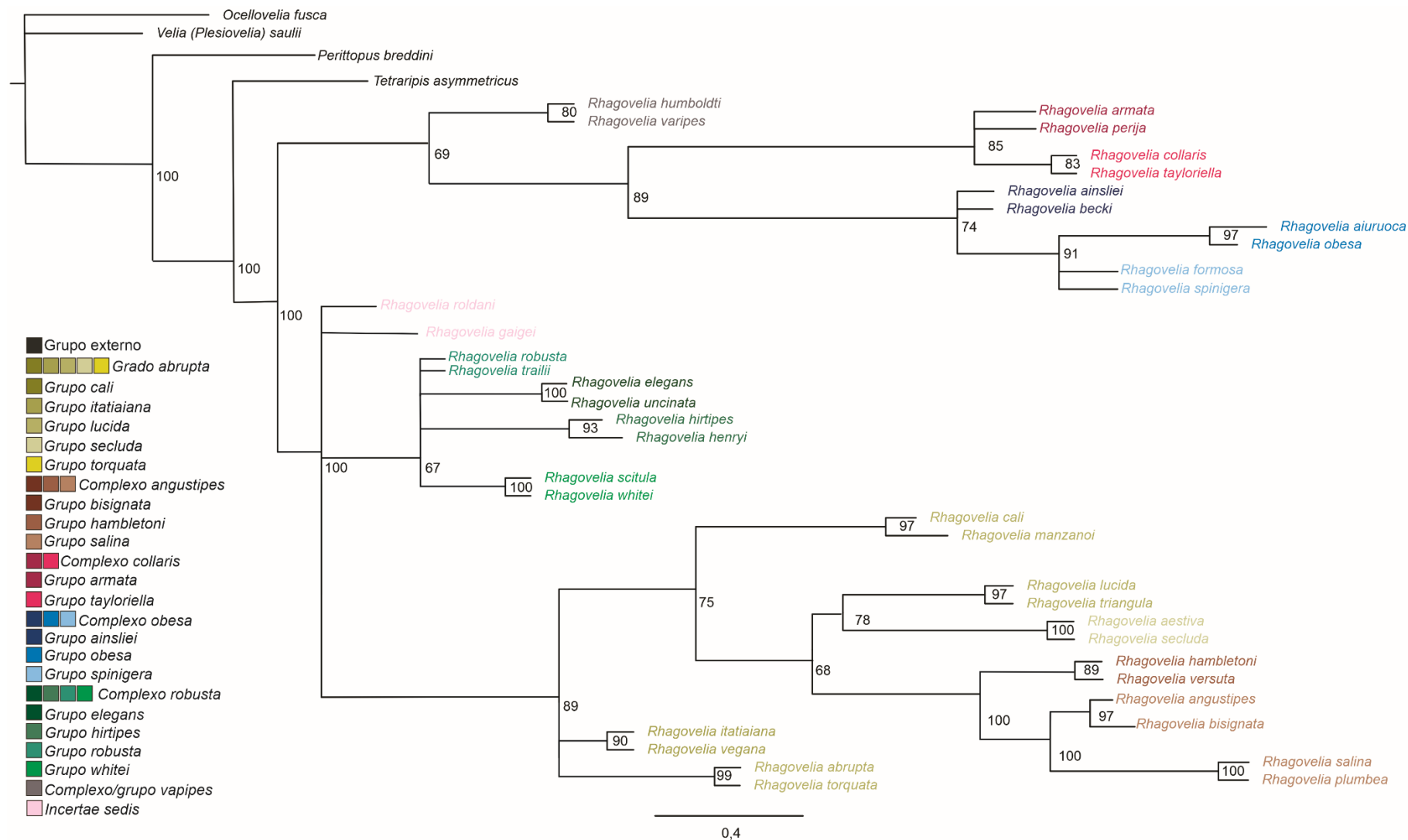
O complexo *obesa sensu* POLHEMUS (1997) (= grupo *ainsliei*, grupo *obesa* e grupo *spinigera*) foi recuperado como monofilético (Bootstrap/Bremer = 79/2). O clado se sustenta por duas sinapomorfias não-homoplásticas (em negrito) e uma sinapomorfia homoplástica: **trocâter anterior de machos com tufo de cerdas rígidas na metade basal da face ventral** (caráter 21<sub>1</sub>); **pronoto de fêmeas macrópteras com processo posterior curto** (caráter 45<sub>0</sub>); e mesosterno de machos ápteros com depressão triangular central com margens levemente elevadas (caráter 32<sub>1</sub>). Dentro do complexo *obesa*, tanto o grupo *ainsliei* quanto o grupo *spinigera* não foram recuperados como monofiléticos, apesar das espécies do último formarem um clado com o grupo *obesa*.

Tal clado apresentou baixo suporte (Bootstrap/Bremer = 71/2) e três sinapomorfias homoplásticas: esternos abdominais II-IV de machos com carena mediana triangular em corte transversal, incipiente (caráter 18<sub>0</sub>), sendo os esternos II-III abaulados ou planos (caráter 19<sub>0</sub>), e fêmur mediano de fêmeas com constrição transversal na metade do comprimento (caráter

37<sub>4</sub>). O grupo *obesa* foi recuperado como monofilético (Bootstrap/Bremer = 83/3) e se sustentou com base em duas sinapomorfias não-homoplásticas (em negrito) e duas homoplásticas: **pronoto sobrepondo-se de 75% a 90% ao mesonoto (caráter 8<sub>2</sub>)**; **fêmur mediano de fêmeas achatado dorsoventralmente na porção central (caráter 37<sub>2</sub>)**; depressão triangular central do mesosterno de machos ápteros com margens planas (caráter 32<sub>0</sub>); e terminália de fêmeas ápteras sem tufo de cerdas rígidas pretas nos lados do proctiger (caráter 43<sub>0</sub>).

### **Inferência Bayesiana**

A topologia obtida por Inferência Bayesiana (Figura 23) foi bastante similar àquela recuperada por parcimônia, reforçando a maioria dos relacionamentos já apontados acima. A única exceção notável no grupo-interno é o monofiletismo do grupo *bisignata*, que foi recuperado com alta probabilidade posterior (PP = 97) e como irmão do grupo *salina*.



**Figura 23.** Consenso das árvores de *Rhagovelia* e grupos irmãos pós-burn-in geradas a partir do método de Inferência Bayesiana. Valores correspondem às probabilidades posteriores de clados.

## DISCUSSÃO

### Gênero *Rhagovelia*

*Rhagovelia* foi considerado por BACON (1956), MATSUDA (1956) e ANDERSEN (1982) como o gênero mais especializado dentre os velídeos, por apresentar o segmento apical do tarso mediano profundamente fendido, com garras e arólios modificados em leque plumoso (caráter 5<sub>2</sub>). Tal característica foi considerada por ANDERSEN (1982) como a única sinapomorfia do gênero. Ao estabelecer o clado como monofilético, POLHEMUS (1997) acrescentou, ainda, a os canais laterais ligando a abertura da glândula de cheiro às áreas evaporativas no metepisterno não curvados para a frente, mas sim retos ou curvados posteriormente (caráter 2<sub>1</sub>).

Como era esperado, o presente trabalho recuperou *Rhagovelia* como monofilético, corroborando com os autores citados. O agrupamento teve alto suporte tanto na análise de parcimônia (Bootstrap/Bremer = 97/4) quanto na por Inferência Bayesiana (PP = 100), tendo sido detectadas três sinapomorfias não-homoplásticas inéditas (caracteres 17<sub>1</sub>, 23<sub>1</sub> e 33<sub>1</sub>). Destaca-se que os três caracteres já haviam sido explorados anteriormente por POLHEMUS (1997), mas com codificação distinta, havendo mistura de neomorfismos com transformações e sobreposição com outros caracteres aqui tratados separadamente.

### Subgêneros de *Rhagovelia*

MATSUDA (1956) foi o primeiro a propor a divisão de *Rhagovelia* em subgêneros, erigindo *Neorhagovelia* para conter os grupos de espécies posteriormente tratados por POLHEMUS (1997) no grado *abrupta* e no complexo *angustipes*. Apesar de não homogêneos, é verificada em tais grupos uma tendência à redução de estruturas torácicas, incluindo: 1) encurtamento do pronoto das formas ápteras ao longo do grado *abrupta* (caráter 8<sub>1</sub>), culminando na total exposição do mesonoto no complexo *angustipes* (caráter 8<sub>0</sub>); 2) encurtamento das células fechadas distais, que não se estendem pela metade distal da asa anterior, no grupo *torquata* e no complexo *angustipes* (caráter 13<sub>0</sub>), chegando à redução de duas para uma célula distal no grupo *hambletoni* (caráter 12<sub>1</sub>); e 3) encurtamento das carenas pareadas nos mediotergitos abdominais de formas macrópteras em diferentes grupos (caráter 11<sub>0</sub> e 11<sub>1</sub>), até o desaparecimento nos grupos *lucida* e *italiaiana* (caráter 10<sub>0</sub>).

Apesar de ter recuperado o subgênero *Neorhagovelia* como monofilético, POLHEMUS (1997) argumentou que o clado também incluía a espécie-tipo de *Trochopus* e que, pelo



princípio da prioridade, o último deveria ser o nome utilizado. Como sua análise focava apenas nas espécies americanas de *Rhagovelia*, ignorando aquelas do hemisfério oriental, e *Rhagovelia* s. str. era claramente não-monofilético, POLHEMUS (1997) acabou decidindo suprimir os subgêneros de *Rhagovelia* por completo, mantendo *Trochopus* e *Neorhagovelia* como sinônimos do gênero.

Posteriormente, ANDERSEN (2000) decidiu reinstaurar os subgêneros de *Rhagovelia*, com *Trochopus* abarcando as espécies do grupo *salina*, *Neorhagovelia* incluindo aquelas do grupo *abrupta* e dos grupos *bisignata* e *hambletoni*, e *Rhagovelia* s. str. contendo todas as demais espécies do gênero. Tal decisão é inconsistente com a filogenia do gênero conhecida à época (POLHEMUS 1997), pois subdivide o grupo monofilético composto por (grupo *abrupta* + complexo *angustipes*) ao definir *Trochopus* exclusivamente para o grupo *salina*, tornando o subgênero *Neorhagovelia* automaticamente não-monofilético.

Aqui, o clado (grupo *abrupta* + complexo *angustipes*) foi recuperado mais uma vez, com suporte reduzido na análise de parcimônia (Bootstrap/Bremer = 77/2) e mais elevado na Inferência Bayesiana (PP = 89). Houve sustentação por uma sinapomorfia não-homoplástica (caráter 8<sub>1</sub>) e duas homoplásticas (32<sub>0</sub> e 34<sub>0</sub>). Assim, parece pertinente que volte-se a utilizar subgêneros disponíveis para *Rhagovelia*, adotando-se *Trochopus*, o nome com prioridade, para abarcar todas as espécies do grupo *abrupta* e do complexo *angustipes*, e tratando *Neorhagovelia* como seu sinônimo-júnior. O subgênero nominal mais uma vez não foi recuperado como monofilético, como apontado anteriormente, mas passa a abarcar todas as demais espécies de *Rhagovelia*, de ambos os hemisférios. Novas análises filogenéticas envolvendo a fauna global do gênero podem levar à inclusão de mais espécies em *Trochopus*, assim como à criação de novos subgêneros, porém até onde se sabe não há estudos em desenvolvimento com tal foco.

### **Agrupamentos supra-específicos informais de *Rhagovelia* das Américas**

Os agrupamentos supra-específicos informais (grupos, grupo e complexos) de *Rhagovelia* das Américas foram aqui testados pela primeira vez, visto que eles foram definidos *a priori* e usados no lugar de espécies como táxons terminais em POLHEMUS (1997). Apesar de diferenças no número e interpretação de caracteres e estados, a grande maioria dos clados e relacionamentos recuperados por aquele autor foram aqui obtidos novamente. No nível de grupos, apenas *ainsliei*, *armata*, *robusta* e *spinigera* não foram recuperados como monofiléticos, enquanto *bisignata* foi recuperado como monofilético apenas na análise por

Inferência Bayesiana. Aos quatro primeiros clados faltaram sinapomorfias que os sustentassem, com todos resultando em politomias contendo outros grupos de espécies mais bem definidos. Apesar de não-monofiléticos ou possivelmente não-monofiléticos, reconhece-se aqui a utilidade desses cinco grupos na prática taxonômica diária e propõe-se manter a utilização dos mesmos pelo menos até que uma análise ampliada em termos de amostragem taxonômica (mais espécies) e fontes de dados (mais caracteres morfológicos, sequências de ADN, etc.) seja realizada. O mesmo se aplica para o grupo *abrupta*, sabidamente não-monofilético desde POLHEMUS (1997), mas com utilidade prática.

Quanto aos relacionamentos entre grupos de espécies, a topologia aqui recuperada divergiu daquela de POLHEMUS (1997) apenas em dois pontos. Primeiramente, os grupos *torquata* e *itaitiaiana* não foram recuperados como irmãos, mas sim com posicionamento indefinido e próximo ao clado (grupo *cali* + ((grupo *secluda* + grupo *lucida*) + complexo angustipes)). O outro ponto de divergência é interno ao complexo *robusta*, onde as espécies do grupo *robusta* e os grupos *elegans*, *hirtipes* e *whitei* resultaram em uma politomia, ao contrário do arranjo (grupo *hirtipes* + (grupo *elegans* + grupo *robusta*)) encontrado anteriormente. Destaca-se que o grupo *whitei* foi proposto posteriormente a POLHEMUS (1997), por PADILLA-GIL & MOREIRA (2013), e seu monofiletismo e posicionamento no complexo *robusta* foram aqui confirmados.

Durante o desenvolvimento do presente estudo, foi verificada uma inconsistência em POLHEMUS (1997). Em sua página 11, foi apontado que as espécies do grupo *hambletoni* teriam quatro células fechadas na asa anterior, enquanto aquelas do grupo *bisignata* possuiriam apenas três. Já nas páginas 41 e 380, os grupos foram definidos de forma completamente oposta. Mediante a análise das espécies nominais de tais grupos e de outros de seus representantes, confirma-se aqui que as espécies do grupo *hambletoni* possuem três células fechadas na asa anterior, enquanto as do grupo *bisignata* têm quatro.

Ainda envolvendo os grupos *bisignata* e *hambletoni*, a separação entre os dois até o momento somente é possível quando espécimes macrópteros estão disponíveis, o que pode ser raro. POLHEMUS (1997) optou por alocar provisoriamente todas as espécies com forma macróptera desconhecida no grupo *bisignata*, decisão que foi seguido pela maioria dos autores subsequentes, incluindo PADILLA-GIL & MOREIRA (2013). Entretanto, tal procedimento parece não ser o mais prudente e tem sido questionado em publicações recentes (PAIVA *et al.*, 2023; GALINDO-MALAGÓN *et al.*, no prelo). Aqui, prefere-se seguir a

proposta de tais autores e tratar as espécies com forma macróptera desconhecida como *incertae sedis* dentro do complexo *angustipes*.

Apesar dos grupos tratados na presente seção serem informais e, portanto, não regidos pelo ICZN (1999), alguns dos princípios fundamentais desse código podem facilmente ser seguidos. Ao modificar a composição e definição de alguns dos grupos anteriormente estabelecidos por BACON (1956), POLHEMUS (1997) optou por também alterar seus nomes, o que contraria o princípio da prioridade. Além disso, apesar dos grupos informais de POLHEMUS (1997) serem nomeados a partir de epítetos específicos, nem todo complexo contém um grupo nominal, o que contraria o princípio da coordenação. Para solucionar tais questões, propõe-se aqui a alteração dos nomes dos grupos *bisignata* para *angustipes* (dentro do complexo *angustipes*), *tayloriella* para *collaris* (dentro do complexo *collaris*) e *torquata* para *abrupta* (dentro do grupo *abrupta*).

Por fim, testou-se aqui pela primeira vez o posicionamento de *R. gaigei* e *R. roldani*, que permaneceram sem agrupamento, apesar de estarem no clado composto também por espécies dos complexos *robusta* e *angustipes*, e do grupo *abrupta*. Assim sendo, mantém-se essas espécies como *incertae sedis*, juntamente com aquelas descritas por PADILLA-GIL e sobre as quais é impossível ter certeza sobre a validade e posicionamento até que os tipos sejam disponibilizados para exame.

## CONCLUSÕES

Este é o primeiro estudo filogenético a testar de fato a validade dos agrupamentos supra-específicos propostos na literatura e seus relacionamentos, utilizando análise por parcimônia e Inferência Bayesiana). A análise cladística de 47 espécies baseou-se em 10 caracteres propostos anteriormente, 20 caracteres adaptados da literatura e 16 novos caracteres, totalizando 46 caracteres. Foi recuperado o monofiletismo do gênero *Rhagovelia*, do subgênero *Trochopus*, dos complexos *angustipes*, *collaris*, *obesa*, *robusta* e *varipes*, e dos grupos *bisignata* (somente na análise Bayesiana), *cali*, *elegans*, *hambletoni*, *hirtipes*, *itatiaiana*, *lucida*, *obesa*, *salina*, *secluda*, *tayloriella*, *torquata*, *varipes* e *whitei*. Os grupos *ainsliei*, *armata*, *robusta* e *spinigera* não foram recuperados como monofiléticos. *Rhagovelia gaigei* e *R. roldani* resultaram em ramos terminais únicos, sem agrupamento superior. São sugeridos: 1) retomada do uso do subgênero *Trochopus* stat. nov.; 2) manutenção do uso dos grupos supra-específicos informais de POLHEMUS (1997) (alterados por MOREIRA *et al.*, 2012 e PADILLA-GIL & MOREIRA, 2013), mesmo daqueles não-monofiléticos; e 3) alteração dos nomes dos grupos *bisignata* para *angustipes*, *tayloriella* para *collaris* e *torquata*

para *abrupta*. Um resumo da nova classificação proposta para *Rhagovelia* das Américas pode ser visto na Tabela 2.

**Tabela 2.** Nova classificação proposta para *Rhagovelia* das Américas.

<b>Subgênero</b>	<b>Complexo/grado</b>	<b>Grupo</b>
<i>Trochopus</i>	Grado <i>abrupta</i>	<i>abrupta</i>
		<i>cali</i>
		<i>itatiaiana</i>
		<i>lucida</i>
		<i>secluda</i>
	Complexo <i>angustipes</i>	<i>angustipes</i>
		<i>hambletoni</i>
		<i>salina</i>
		<i>armata</i>
		<i>collaris</i>
<i>Rhagovelia</i> s. str.	Complexo <i>collaris</i>	<i>ainsliei</i>
		<i>obesa</i>
	Complexo <i>obesa</i>	<i>spinigera</i>
		<i>elegans</i>
		<i>hirtipes</i>
	Complexo <i>robusta</i>	<i>robusta</i>
		<i>whitei</i>
		<i>varipes</i>
	Complexo <i>varipes</i>	

## REFERÊNCIAS

- ANDERSEN, N.M. 1982. The semiaquatic bugs (Hemiptera, Gerromorpha) phylogeny, adaptations, biogeography and classification. **Entomonograph**, v. 3, pp. 1-455.
- ANDERSEN, N.M. 2000. A new species of *Tetraripis* from Thailand, with a critical assessment of the generic classification of the subfamily Rhagoveliinae (Hemiptera, Gerromorpha, Veliidae). **Tijdschr. Entomol.**, v. 142, pp. 185-194.
- ARMISÉN, D.; VIALA, S.; CORDEIRO, I.R.S.; CRUMIÈRE, A.J.J.; HENDAOU, E.; LE BOUQUIN, A.; DUCHEMIN, W.; SANTOS, E.; TOUBIANA, W.; VARGAS-LOWMAN, A.; FLORIANO, C.F.B.; POLHEMUS, D.A.; WANG, Y.-H.; ROWE, L.; MOREIRA, F.F.F. & KHILA, A. 2022. Transcriptome-based phylogeny of the semi-aquatic bugs (Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha) reveals patterns of lineage expansion in a series of new adaptive zones. **Mol. Biol. Evol.**, v. 39, msac229.
- BACHMANN, A.O. 1998. **Heteroptera acuáticos**. pp. 163-180 *In*: MORRONE, J.J. & COSCARÓN, S. (eds.) **Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. Una Perspectiva Biotaxonómica**. La Plata, Sur.
- BACON, J.A. 1956. A taxonomic study of the genus *Rhagovelia* (Hemiptera: Veliidae) of the Western Hemisphere. **Univ. Kans. Sci. Bull.** v. 38, pp. 695-913.
- BREDDIN, G. 1898. Studia hemipterologica. IV. **Jahresber. Abh. Naturwiss. Ver. Magdeburg**, v. 1896-1898, pp. 149-163.
- BREMER, K. 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics**, v. 10, 295-304.
- BROWER, A.V.Z., & SCHAWAROCK, V. 1996. Three steps of homology assessment. **Cladistics**, v. 12, pp. 265-272.
- BURMEISTER, H. 1835. **Handbuch der Entomologie. Zweiter Band. Erste Abtheilung**. Berlin, 400 pp.
- CARPENTER, G. 1898. A new marine hydrometrid. **Ent. Month. Mag.**, v. 34, pp. 78-81.
- CHAMPION, G. C. 1898. Hemiptera-Heteroptera. **Biol. Centrali-Americana, Rhynchota**, v. 2, 1-416.
- COSTA, C.; IDE, S. & SIMONKA, C.E. 2006. **Insetos Imaturos. Metamorfose e Identificação**. Ribeirão Preto, Holos, 249 pp.

- DAMGAARD, J. 2008. Phylogeny of the semiaquatic bugs (Hemiptera-Heteroptera, Gerromorpha). **Insect Syst. Evol.**, v. 39, pp. 431-460.
- DE PINNA, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, v. 7, 367-394.
- DRAKE, C.J. & HARRIS, H.M. 1927. Notes on the genus *Rhagovelia* with descriptions of six new species. **Proc. Biol. Soc. Washington**, v. 40, pp. 131-138.
- DRAKE, C.J. & HARRIS, H.M. 1931. Further Notes on the Genus *Rhagovelia*. **Pan-Pacific Entomol.**, v. 8, pp. 33-35.
- DRAKE, C.J. & HUSSEY, R.F. 1957. Notes on some American *Rhagovelia* with descriptions of two new species (Hemiptera: Veliidae). **Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan**, v. 580, pp. 1-6 + plate.
- DRAKE, C.J. & VAN DOESBURG, P.H. 1966. Water-striders of the American genus *Trochopus* (Hemiptera: Veliidae). **Stud. Fauna Suriname Other Guyanas**, v. 8, pp. 65-76.
- DRUMMOND, A. J.; HO, S.Y.W.; PHILLIPS, M.J & RAMBAUT, A. 2006. Relaxed Phylogenetics and Dating with Confidence. **PLoS Biology**, v. 5 pp. 699-710.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. **Evol.**, v. 39, pp. 783-791.
- FERRAREZZI H. & MARQUES A.C. 1997. Análise cladística numérica e recursos computacionais. Pp. 163-186. *In*: Amorim D.S. (Ed.), **Elementos básicos de Sistemática Filogenética**. Holos e Sociedade Brasileira de Entomologia, Ribeirão Preto.
- FITCH, W.M. 1971. Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology. **Syst. Zool.**, v. 20, pp. 406-416.
- FORERO, D. 2008. The systematics of the Hemiptera. **Rev. Colomb. Entomol.**, v. 34, pp. 1-21.
- GALINDO-MALAGÓN, X.A.; MORALES, I. & MOREIRA, F.F.F. 2021. Revision of the *Rhagovelia angustipes* complex (Insecta: Hemiptera: Veliidae) from Colombia. **Zootaxa**, v. 4958, 167-225.

GALINDO-MALAGÓN, X.A.; MORALES, I. & MOREIRA, F.F.F. No prelo. Updates on the *Rhagovelia angustipes* complex (Hemiptera, Heteroptera, Veliidae) from Colombia, including the description of a new species. **Zootaxa**.

GALINDO-MALAGÓN, X.A.; MONDRAGÓN-F., S.P.; MORALES, I. & MOREIRA, F.F.F. 2022. New species, synonymies and records in the genus *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Colombia. **Zootaxa**, v. 5087, 1-34.

GOLOBOFF, P.A. & CATALANO, S.A. 2016. TNT version 1.6, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, v. 32, pp. 221-238.

GOULD, G.E. 1928. A new species of *Rhagovelia*. **Trans. Amer. Entomol. Soc.**, v. 21, pp. 417-418.

GOULD, G.E. 1931. The *Rhagovelia* of the Western Hemisphere with notes on World distribution. **Kansas Univ. Sci. Bull.**, v. 20, pp. 5-61.

GOULD, G.E. 1934. A new genus of Veliidae (Hemiptera). **J. Kansas Entomol. Soc.**, v. 7, pp. 56-61.

GRAZIA, J.; CAVICHIOLI, R. R.; WOLF, V. R. S; FERNANDES, J. A. M. & TAKIYA, D. M. 2012. **Subordem Heteroptera Linnaeus, 1758**. pp. 347-406 *In*: RAFAEL, J.A.; MELO, G.A.R.; DE CARVALHO, C.J.B.; CASARI, S.A. & CONSTANTINO, R. (eds.) **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. Ribeirão Preto, Holos.

GRIMALDI, D. & ENGEL, M.S. 2005. **Evolution of the Insects**. New York, Cambridge University Press, 755 pp.

HAWKINS, J.A.; HUGHES, C.E. & SCOTLAND R.W. 1997. Primary homology assessment, characters and character states. **Cladistics**, v. 13, pp. 275-283.

HENRY, T.J. 2009. **Biodiversity of Heteroptera**. pp. 223-263 *In*: FOOTITT, R. & ADLER, P. (eds.) **Insect Biodiversity: Science and Society**. Hoboken, Wiley-Blackwell.

HUELSENBECK, J.P.; LARGET, B.; MILLER, R.E. & RONQUIST, F. 2002. Potential Applications and Pitfalls of Bayesian Inference of Phylogeny. Systematic. **Biology**, v. 51, 673-688.

HUELSENBECK, J.P. & RONQUIST, F. 2001. MrBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. **Bioinformatics**, v.17, pp. 754-755.

ICZN [International Commission on Zoological Nomenclature]. 1999. **International Code of Zoological Nomenclature**. Fourth edition. [http://www. https://www.iczn.org/the-code/the-code-online/](http://www.https://www.iczn.org/the-code/the-code-online/)

KIRKALDY, G.W. 1901a. Notes on the division Veliaria [Rhynchota] (= subfam. Velidae, Leth. & Sev.). **Entomol.**, v. 34, pp. 285-286, 308-310.

MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R. 2019. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.81 <http://www.mesquiteproject.org>.

MAGALHÃES, O.M.; MOREIRA, F.F.F. & GALVÃO, C. 2016. A new species of *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Pará State, with an updated key to Brazilian species of the *robusta* group. **Zootaxa**, v. 4171, pp. 586-594.

MAGALHÃES, O.M.; REDUCIENDO-KLEMENTOVÁ, B.; SVITOK, M. & MOREIRA, F.F.F. 2019. New species, new record, and key to the species of *Rhagovelia* in the *robusta* group (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Venezuela. **Zootaxa**, v. 4603, pp. 389-396.

MATSUDA, R. 1956. A supplementary taxonomic study of the genus *Rhagovelia* (Hemiptera: Veliidae) of the Western Hemisphere. A deductive method. **Univ. Kans. Sci. Bull.** v. 38, pp. 915-1017.

MAYR, G. 1865. Diagnosen neuer Hemipteren. II. **Verh. Zool. Bot. Ges. Wien**, v. 15, pp. 430-446.

MERRIT, R.W. & CUMMINS, K.W. 1996. **An Introduction to the Aquatic Insects of North America**. 3<sup>rd</sup> ed. Dubuque, Kendall/Hunt, 862 pp.

MOLANO, F.; MORALES, I. & MOREIRA, F.F.F. 2018 Two new species and key to the salina group of the genus *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Colombia. **Zootaxa**, v. 4457, pp. 305-314.

MISO, B. *et al.* 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. **Science**, v. 346, n. 6210, p. 763-767.

MOREIRA, F.F.F. 2015. **The Semiaquatic Gerromorphans**. pp. 113-156 In: PANIZZI A.R. & GRAZIA, J. (eds.) **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science + Business Media.

MOREIRA, F.F.F.; BARBOSA, J.F. & RIBEIRO, J.R.I. 2012. Veliidae (Insecta, Heteroptera, Gerromorpha) from southeastern Brazil: three new species from Rio de Janeiro State, a new



species group for Neotropical *Rhagovelia* Mayr, and notes on distribution and synonymy. **Rev. Bras. Entomol.**, v. 56, pp. 147-158.

MOREIRA, F.F.F.; PACHECO-CHAVES, B.; SPRINGER, M. & CORDEIRO, I.R.S. 2015. Two new species of *Rhagovelia* (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Costa Rica, with a key and new records from the country. **Zootaxa**, v. 3980, pp. 477-500.

MOREIRA, F. F. F., NESSIMIAN, J. L., RÚDIO, J. A., & SALLES, F. F. 2010. New species and new records of Veliidae from Espírito Santo State and adjacent Minas Gerais State, Brazil, with notes on nomenclature (Insecta: Heteroptera: Gerromorpha). **Journal of Natural History**, v.44, pp. 2761-2801.

NIESER, N. & MELO, A.L. 1997. **Os Heterópteros Aquáticos de Minas Gerais – Guia Introductório com Chave de Identificação para as Espécies de Nepomorpha e Gerromorpha**. Belo Horizonte, UFMG, 180 pp.

NIXON K.C. & CARPENTER J.M. 1993. On outgroups. **Cladistics**, v.9, pp. 413-426.

PADILLA-GIL, D.N & MOREIRA, F.F.F. 2013. Checklist, taxonomy and distribution of the *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) of the Americas. **Zootaxa**, v. 3640, pp. 409-424.

PAIVA, N.O., RODRIGUES, J.M.S., FRANCO, C.L. & MOREIRA, F.F.F. (2023) Description of a new species and new records of *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from northern and northeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 5296, pp. 250-264.

PATTERSON, C. 1982. **Morphological characters and homology**. pp. 21-74 In: JOYSEY K.A. & FRIDAY A.E. (eds.) **Problems in Phylogenetic Reconstruction**. London, Academic Press.

POLHEMUS, D.A. 1997. **Systematics of the genus *Rhagovelia* Mayr (Heteroptera: Veliidae) in the Western Hemisphere (exclusive of the angustipes complex)**. Lanham, Entomological Society of America, 386 pp.

POLHEMUS, J.T. 1977. Type-designations and other notes concerning Veliidae (Insecta: Hemiptera). **Proc. Entomol. Soc. Washington**, v.79, pp. 637-648.

POLHEMUS, J.T. 1980. Studies on Neotropical Veliidae (Hemiptera). V. New species of *Rhagovelia*. **Pan-Pacific Entomol.**, v.56, pp.311-315.

- POLHEMUS, J.T. & POLHEMUS, D.A. 2008. Global diversity of true bugs (Heteroptera; Insecta) in freshwater. **Hydrobiologia**, v. 595, pp. 379-391.
- RAMBAUT, A.; SUCHARD, M. & DRUMMOND, A. 2013. Tracer v1.6 (disponível em <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer>).
- SCHUH, R & WEIRAUCH, C. 2020. **True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History**. : Siri Scientific Press.
- RIBEIRO, J.R.I.; MOREIRA, F.F.F.; BARBOSA, J.F.; ALECRIM, V.P. & RODRIGUES, H.D.D. 2014. **Ordem Hemiptera Subordem Heteroptera**. pp. 313-333 *In*: HAMADA, N.; NESSIMIAN, J.L. & QUERINO, R.B. (eds.) **Insetos Aquáticos na Amazônia Brasileira: Taxonomia, Biologia e Ecologia**. Manaus, INPA.
- SANTOS, M.E.; LE BOUQUIN, A.; CRUMIÈRE A.J.J. & KHILA, A. 2017. Taxon-restricted genes at the origin of a novel trait allowing access to a new environment. **Sci.**, v. 358, pp. 386-390.
- SCHUH, R.T. & SLATER, J.A. 1995. **True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). Classification and Natural History**. Ithaca, Cornell University Press, 337pp.
- SERENO, P.C. 2007. **Logical basis for morphological characters in phylogenetics**. *Cladistics* 23, pp. 565-587.
- STORK, N.E. 2018. How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? **Annual review of entomology**, v. 63, p. 31-45.
- UHLER, P.R. 1871. Notices of some Heteroptera in the Collection of Dr. T. W. Harris. **Proc. Boston Soc. Nat. Hist**, v. 14, pp. 93-109.
- UHLER, P.R. 1894. On the Hemiptera-Heteroptera of the Island of Grenada, West Indies. **Proc. Zool. Soc. London**, v. 1894, pp. 167-224.
- WEIRAUCH, C. & SCHUH, R.T. 2011. Systematics and evolution of Heteroptera: 25 years of progress. **Ann. Rev. Entomol.**, v. 56, pp. 487-510.
- WHITE, F.B. 1879. Descriptions of new Hemiptera (I). **J. Linn. Soc. London. Zool.**, v. 14, pp. 482-489.

**Anexo I.** Lista de espécies incluídas na matriz de dados morfológicos, com número de espécimes e acrônimo da coleção de depósito. (HT, holótipo; PT, parátipo; NT, não tipo; MA, macho áptero; MM, macho macróptero; FA, fêmea áptera; FM, fêmea macróptera).

Espécies	Autor	MA	MM	FA	FM	HT	PT	NT	Coleção	Determinador
<i>Ocellovelia fusca</i>	(Germar, 1838)	1	1	1	1		x	x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Perittopus breddini</i>	Kirkaldy, 1901	1	1	1	1			x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia abrupta</i>	Gould, 1931	1	1	1	1			x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia aestiva</i>	Polhemus, 1980	1		1	1		x	x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia ainsliei</i>	Drake & Harris, 1933	1	1	1	1		x		USNM	
<i>Rhagovelia aiuruoca</i>	Moreira & Ribeiro, 2009	1	1	1	1	x	x	x	CEIOC/DZRJ	F.F.F. Moreira
<i>Rhagovelia angustipes</i>	Uhler, 1894	2	2	2	2			x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia armata</i>	(Burmeister, 1835)	1	1	1	1			x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia becki</i>	Drake & Harris, 1936	1		1	1		x	x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia bisignata</i>	Bacon, 1948	2	2	2	2			x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia cali</i>	Polhemus, 1997	1	1	1	1		x		USNM	
<i>Rhagovelia collaris</i>	(Burmeister, 1835)	2	2	2	2			x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia elegans</i>	Uhler, 1894	5	5	5	5			x	CEIOC	F.F.F. Moreira
<i>Rhagovelia formosa</i>	Bacon, 1956	1		1	1		x	x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia gaigei</i>	Drake & Hussey, 1957	1	1	1	1		x		USNM	
<i>Rhagovelia hambletoni</i>	Drake & Harris, 1933	5	2	5	2			x	CEIOC	F.F.F. Moreira
<i>Rhagovelia henryi</i>	Polhemus, 1997	3	1	2	1			x	DZRJ	F.F.F. Moreira
<i>Rhagovelia hirtipes</i>	Drake & Harris, 1927	1	1	1	1		x		USNM	
<i>Rhagovelia humboldti</i>	Polhemus, 1997	1	1	1	1		x		USNM	
<i>Rhagovelia itatiaiana</i>	Drake, 1953	5	5	5	5			x	CEIOC/DZRJ	F.F.F. Moreira
<i>Rhagovelia lucida</i>	Gould, 1931	5	5	5	5			x	CEIOC/DZRJ	F.F.F. Moreira
<i>Rhagovelia manzanoi</i>	Polhemus, 1997	2		2	1	x	x		USNM	
<i>Rhagovelia obesa</i>	Uhler, 1871	1		1	1		x	x	USNM	J. T. Polhemus

Anexo I. Continuação.

Espécies	Autor	MA	MM	FA	FM	HT	PT	NT	Coleção	Determinador
<i>Rhagovelia perija</i>	Polhemus, 1997	2		2				x	CEIOC/USNM	F.F.F. Moreira/ D.A. Polhemus
<i>Rhagovelia plumbea</i>	Uhler, 1894	1		1				x	USNM	
<i>Rhagovelia robusta</i>	Gould, 1931	5	5	5	5			x	CEIOC	F.F.F. Moreira
<i>Rhagovelia roldani</i>	Polhemus, 1997	1	1	1			x		USNM	
<i>Rhagovelia salina</i>	(Champion, 1898)	2		2			x	x	USNM	D.A. Polhemus
<i>Rhagovelia scitula</i>	Bacon, 1956	2		2				x	CEIOC/USNM	F.F.F. Moreira/ D.A. Polhemus
<i>Rhagovelia secluda</i>	Drake & Maldonado-Capriles, 1956	2		2	1		x	x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia spinigera</i>	Champion, 1898	1		1	1			x	USNM	D. Polhemus
<i>Rhagovelia tayloriella</i>	Kirkaldy, 1900	2	2	2	2			x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia torquata</i>	Bacon, 1956	2	2	2	2			x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia trailii</i>	(White, 1879)	2	1	2	1			x	CEIOC/DZRJ	F.F.F. Moreira
<i>Rhagovelia triangula</i>	Drake, 1953	5	5	5	5			x	CEIOC	F.F.F. Moreira
<i>Rhagovelia uncinata</i>	Champion, 1898	2	1	5	1			x	CEIOC/USNM	F.F.F. Moreira/ D.A. Polhemus
<i>Rhagovelia varipes</i>	Champion, 1898	1	1	1	1			x	USNM	D. Polhemus
<i>Rhagovelia vegana</i>	Drake & Maldonado-Capriles, 1956	2		1		x	x		USNM	
<i>Rhagovelia versuta</i>	Drake & Harris, 1935	1	1	1	1	x	x	x	USNM	J. T. Polhemus
<i>Rhagovelia whitei</i>	(Breddin, 1898)	5	5	5	5			x	CEIOC	F.F.F. Moreira
<i>Tetrarapis asymmetricus</i>	J. Polhemus & Karunaratne, 1979	1	1	1	1		x		USNM	J. T. Polhemus
<i>Velia (Plesiovelia) saulii</i>	Tamanini, 1947	2	3	1	1			x	USNM	J. T. Polhemus

**Anexo II.** Matriz de caracteres morfológicos de *Rhagovelia* das Américas, com 42 táxons e 47 caracteres. (?) não observado; (-) não aplicável.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	
<i>Ocellovelia fusca</i>	1	0	0	1	0	0	0	3	1	1	2	3	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	-	0	-	0	0	-	?	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Perittopus breddini</i>	0	0	0	1	0	0	0	3	1	1	2	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	-	0	-	0	0	-	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	-
<i>Tetraripis asymmetricus</i>	0	0	0	1	1	1	0	3	1	1	2	2	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	-	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	-	-	
<i>Velia (Plesiovelia) saulii</i>	0	0	0	1	0	0	0	3	1	1	1	2	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	-	0	-	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Rhagovelia abrupta</i>	0	1	1	1	2	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Rhagovelia aestiva</i>	0	1	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	1	1	2	0	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Rhagovelia ainsliei</i>	0	1	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	
<i>Rhagovelia aiuruoca</i>	0	1	0	1	2	0	0	2	1	1	2	2	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	2	1	0	0	1	1	0	1	0	0	
<i>Rhagovelia angustipes</i>	0	1	0	1	2	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	-	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Rhagovelia armata</i>	0	1	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	
<i>Rhagovelia becki</i>	0	1	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	
<i>Rhagovelia bisignata</i>	0	1	0	1	2	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	-	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Rhagovelia cali</i>	0	1	0	1	2	0	0	1	1	1	2	2	1	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	-	1	1	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Rhagovelia collaris</i>	0	1	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	0	1	2	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	
<i>Rhagovelia elegans</i>	0	1	1	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia formosa</i>	0	1	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	4	1	0	0	1	1	1	1	0	0	
<i>Rhagovelia gaigei</i>	0	1	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia hambletoni</i>	0	1	0	1	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	-	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-
<i>Rhagovelia henryi</i>	0	1	1	1	2	0	0	3	1	1	0	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia hirtipes</i>	0	1	1	1	2	0	0	3	1	1	0	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia humboldti</i>	0	1	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	-	-
<i>Rhagovelia itatiaiana</i>	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	-	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia lucida</i>	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	-	2	1	1	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	-	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia manzanoi</i>	0	1	0	1	2	0	0	1	1	1	2	2	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	-	1	1	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia obesa</i>	0	1	0	1	2	0	0	2	1	1	2	2	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	2	1	0	0	1	1	0	1	0	0	
<i>Rhagovelia perija</i>	0	1	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	
<i>Rhagovelia plumbea</i>	0	1	0	0	2	0	1	0	0	-	-	-	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia robusta</i>	0	1	1	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia roldani</i>	0	1	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia salina</i>	0	1	0	0	2	0	1	0	0	-	-	-	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia scitula</i>	0	1	1	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia secluda</i>	0	1	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	1	1	2	0	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	-	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia spinigera</i>	0	1	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	4	1	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>Rhagovelia tayloriella</i>	0	1	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	0	1	2	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	
<i>Rhagovelia torquata</i>	0	1	1	1	2	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia trailii</i>	0	1	1	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia triangula</i>	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	-	2	1	1	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	-	1	0	0	3	1	0	1	0	0	0	-	-
<i>Rhagovelia uncinata</i>	0	1	1	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia varipes</i>	0	1	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	-	-
<i>Rhagovelia vegana</i>	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	-	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-	
<i>Rhagovelia versuta</i>	0	1	0	1	2	0	0	0	0	1																																					