

UFRRJ

INSTITUTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

TESE DE DOUTORADO

MORFOLOGIA DO GÊNERO *BAETODES* NEEDHAM & MURPHY

(EPHEMEROPTERA: BAETIDAE) COM FILOGENIA DO

COMPLEXO *BAETODES*

MARCIA REGINA DE SOUZA

2015



INSTITUTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

MORFOLOGIA DO GÊNERO *BAETODES* NEEDHAM & MURPHY  
(EPHEMEROPTERA: BAETIDAE) COM FILOGENIA DO  
COMPLEXO *BAETODES*

MARCIA REGINA DE SOUZA

*Sob a orientação da professora*  
Dr<sup>a</sup> Jacenir Reis dos Santos Mallet

*E coorientação dos professores*  
José Ricardo Miras Mermudes (UFRJ, Brasil)  
Carolina Nieto (IML, Argentina)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de **Doutor em Biologia Animal**.

Seropédica – RJ  
Fevereiro, 2015

595.7

S729m

T

Souza, Marcia Regina de, 1983-  
Morfologia do gênero *Baetodes*  
Needham & Murphy (Ephemeroptera:  
Baetidae) com filogenia do Complexo  
*Baetodes* / Marcia Regina de Souza -  
2015.

87 f.: il.

Orientador: Jacenir Reis dos  
Santos Mallet.

Tese (doutorado) - Universidade  
Federal Rural do Rio de Janeiro,  
Curso de Pós-Graduação em Biologia  
Animal.

Bibliografia: f. 84-87.

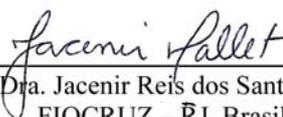
1. Inseto - Teses. 2. Inseto  
aquático - Teses. 3. Inseto  
aquático - Morfologia - Teses. 4.  
Morfologia (Animais) - Teses. 5.  
Efemérida - Teses. I. Mallet,  
Jacenir Reis dos Santos, 1958-. II.  
Universidade Federal Rural do Rio  
de Janeiro. Curso de Pós-Graduação  
em Biologia Animal. III. Título.

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO**  
**INSTITUTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**MARCIA REGINA DE SOUZA**

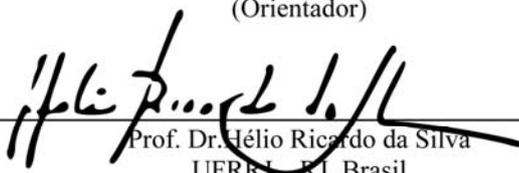
Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Biologia Animal**, no Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal, área de Concentração em Taxonomia de Grupos Recentes.

TESE APROVADA EM 24/02/2015



---

Prof. Dra. Jacenir Reis dos Santos Mallet  
FIOCRUZ – RJ, Brasil  
(Orientador)



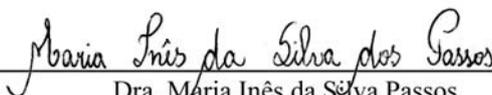
---

Prof. Dr. Hélio Ricardo da Silva  
UFRJ – RJ, Brasil



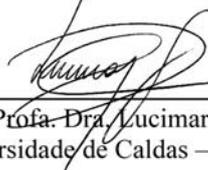
---

Prof. Dr. Elidiomar Ribeiro da Silva  
UNIRIO – RJ, Brasil



---

Dra. Maria Inês da Silva Passos  
UNIRIO – RJ, Brasil



---

Profa. Dra. Lucimar Gomes Dias  
Universidade de Caldas – Caldas, Colômbia

---

Trabalho realizado no Laboratório de Entomologia,  
Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia,  
Universidade Federal do Rio de Janeiro e,  
no Laboratório de Transmissores de Leishmanioses,  
Setor de Entomologia Médica e Forense,  
Instituto Oswaldo Cruz (Fiocruz)

---

*Aos meus pais, meu porto seguro.*

“Vem jogando tudo pra fora  
A verdade apressa minha hora  
Vem, revela a vida que é nova  
Abre meus olhos agora.”  
Palavra antiga

# Agradecimentos

---

Sem dúvidas essa tese não é fruto de apenas quatro anos, mas sim, de muitos outros que permitiram que eu chegasse até aqui. Muito obrigada a todos que passaram pelo meu caminho e deixaram um pouco de si mesmos em mim.

Aos orientadores Jacenir Mallet e Mermudes que foram vitais desde a seleção até a conclusão do curso. Até mesmo quando caminhava sozinha, saber que tinha a quem recorrer me dava o apoio psicológico necessário pra continuar. À co-orientadora Carolina Nieto e Carlos Molineri por me receberem de braços abertos em Tucumán e compartilharem o espaço e o aquecedor. Aos professores do Laboratório de Entomologia, em especial ao professor Jorge Luiz Nessimian que acompanhou meu crescimento científico e tem sido meu mestre desde a graduação até aqui. Ao prof<sup>o</sup> Elidiomar da Silva pelas suas palavras de incentivo, alegria e plena disposição em ajudar. Se você estiver cabisbaixo, achando que seu trabalho não está bem das pernas, procure o Elídio, ele tem superpoderes! Ao prof<sup>o</sup> Fred Salles que me orientou no mestrado no início do estudo de *Baetodes* e, mesmo não sendo meu orientador, continua me dando boas sugestões.

Aos amigos efemeropterólogos que sempre fazem diferença independente do momento da vida. Inês Gonçalves, além de amiga e de ser da equipe, suas fotos no PURDUE fecharam vários buracos na minha matriz! Paulo Cruz e Rafael Boldrini, muito obrigada pelas longas conversas e saídas de campo. Ao Luis Salinas que me ajuda a entender o mundo dos *Baetodes*. Às vezes ainda sonho com tubérculos pontiagudos e arredondados!

Aos amigos e colegas do Laboratório de Entomologia que coloriram meus dias e tornaram essa jornada mais fácil e divertida. Em especial ao amigos: Ana Lucia, Allan Santos, Beatriz Camisão, Bruno Clarkson, Brunno Sampaio, Cristiane Moraes, Clayton Gonçalves, Clayton Portela, Fernanda Avelino, Gabi Jardim, Inês Gonçalves, Julianna Barbosa, Leandro Dumas e Rafael Benzi. E dedico um agradecimento ainda mais especial (existe isso?) à Fernanda Avelino e ao Brunninho Sampaio: Fernanda, cujos passos eu segui desde a escolha da Universidade e orientadora e, sempre esteve disposta a ajudar nas minhas confusões; ao Brunninho por eu ter perturbado todos esses anos e por ter me ajudado sempre, mesmo quando a corda também estava no pescoço dele.

Aos novos colegas da Fiocruz que socorreram a zoóloga aqui em suas primeiras viagens ao mundo de pipetagens e protocolos de processamento de material. Em especial à Alice Ricardo, Cristina Santos, Simone Freitas e Margareth Almeida.

Aos colegas e amigos da Rural. Ao Rodrigo Rocha e Luciano Martins (*in memoriam*) por compartilharem o estresse da seleção, pelo bate-papo interminável e pelos minúsculos cafés antes, durante e depois das aulas. Aos novos amigos: Adriana Ventura, Edicarlos Parlon e Vinícius Miranda. Encontrar vocês na Rural faz com que eu me sinta em casa.

Aos meus amigos não envolvidos com o meio científico por terem me dado escape sempre que necessário. À Miriam Portela pela companhia, extensas conversas na cozinha e por ceder prontamente seu computador quando o meu desistia de se relacionar com a impressora e internet.

À minha família, pelo apoio sempre. Vocês são meu porto seguro! Muito obrigado nessa etapa de conclusão por deixarem sempre a música baixa e por me alimentarem sem eu pedir.

A Deus pela vida, força e tranquilidade que me proporciona.

Muito obrigada a todos!

# Resumo

---

De-Souza, M.R. **Morfologia do gênero *Baetodes* Needham & Murphy (Ephemeroptera: Baetidae) com filogenia do Complexo *Baetodes***. 2015. Xvii + 87p. Tese (Doutorado em Biologia Animal). Instituto de Biologia. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Seropédica. RJ. 2015.

Baetidae é a segunda maior família da ordem Ephemeroptera em número de espécies, possui distribuição cosmopolita e tem a taxonomia descritiva baseada no estágio ninfal. O Complexo *Baetodes* é um grupo com seis gêneros neotropicais de Baetidae: *Baetodes*, *Lugoiops*, *Moribaetis*, *Mayobaetis* e *Spiritiops* que compartilham a presença da cerda posterior na garra tarsal. *Baetodes*, que dá nome ao complexo, é o gênero com maior número de espécies dentre os seis gêneros supracitados. Adaptações ao hábito agarrante conferem a *Baetodes* uma morfologia que destoa dos gêneros não-reófilos de Baetidae. Em função disso e de estruturas mal ilustradas, algumas características morfológicas de *Baetodes* atualmente ainda permanecem dúbias. No presente estudo a morfologia de *Baetodes* foi revisada, novas estruturas descritas, a descrição genérica ampliada, características que variam entre as espécies foram diagnosticadas e ilustradas e, alguns novos termos propostos. O monofiletismo do Complexo *Baetodes* foi recuperado com exclusão de *Spiritiops* e inclusão de *Indobaetis*. *Prebaetodes* e *Baetodes* foram recuperados como grupos-irmãos, bem como *Lugoiops* e *Mayobaetis*. A presença da cerda posterior na garra tarsal e a presença da projeção distomedial no artículo I dos fórceps, assim como em alguns estudos prévios, foram recuperados como sinapomorfias do novo Complexo *Baetodes*.

**PALAVRAS-CHAVE:** Sistemática; morfologia; insetos aquáticos.

# Abstract

---

De-Souza, M.R. **Morphology of the genus *Baetodes* Needham & Murphy (Ephemeroptera: Baetidae) with phylogeny of *Baetodes* Complex.** 2015. Xvii + 87p. Thesis (Doctor Science degree in Animal Biology). Instituto de Biologia. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Seropédica. RJ. 2015.

Baetidae is the second richest family of Ephemeroptera, with cosmopolitan distribution and with morphology based on nymphs. The *Baetodes* Complex groups six Neotropical genera of Baetidae: *Baetodes*, *Lugoiops*, *Moribaetis*, *Mayobaetis* and *Spiritiops* which share a posterior seta on tarsal claw. *Baetodes*, that provides the complex name, is the richest genus among the genera above. Adaptations to climber habit provide to *Baetodes* an unusual morphology different from no-reophilics genera. Account this and poorly drawn structures, some features of *Baetodes* create some doubts. On present work, we revised morphology of *Baetodes*, described new structures, improved generical description, provided a list and images of features with interspecific variation and, also, proposed the use of new terms. Monophyly of *Baetodes* Complex was recovered excluding *Spiritiops* and adding *Indobaetis*. *Prebaetodes* and *Baetodes* were recovered to sister-group, as well *Lugoiops* and *Mayobaetis*. The presence of a posterior seta on tarsal claw and the presence of a distomedial projection on article I of forceps, as well as on some former works, were recovered synapomorphic to new *Baetodes* Complex.

**KEYWORDS:** Systematics; morphology; aquatic insects.

# Lista de figuras

---

## CAPÍTULO 1

**Figs. 1–6.** Fig. 1 – Orientação das pernas (adaptado de Hubbard, 1995). Figs. 2–6 – mensurações realizadas. *a* – antena, *ab* – abdômen, *cc* – cápsula cefálica, *cp* – comprimento total da perna, *ct* – comprimento total do corpo, *fc* – comprimento do fêmur, *fl* – largura do fêmur, *gt* – garra tarsal, *pc* – paracercos, *ta* – tarso, *te* – tergito X, *ti* – tíbia, *tx* – tórax. Figs 2–4, adaptadas de Waltz & McCafferty, 1985. Figs. 5–6, adaptadas de Salles & Polegatto, 2008.

----- 46

**Figs. 7–10.** Características gerais das ninfas de *Baetodes*. Fig. 7 – cabeça em vista frontal. Fig. 8 – corpo em vista lateral. Fig. 9 – corpo em vista dorsal. Fig. 10 – detalhe do metatórax. *ba I* = brânquia abdominal I; *ba V* = brânquia abdominal V; *lb* = labro; *ol* = ocelo lateral; *om* = ocelo medial; *pc* = paracercos; *pt* = porção turbinada dos olhos; *rl* = ramo lateral da sutura epicranial; *se* = sutura epicranial; *taa* = teca alar anterior; *tap* = teca alar posterior; *tb* = tubérculo. ----- 47

**Figs. 11–13.** Fig. 11 – antena; (A) margem posterior dos flagerômeros com sensilas flamiformes; (B) cerdas na margem externa do escapo. Fig. 12 – labro, vista dorsal; (A) cerdas plumosas bífidas da margem distal. Fig. 13 – labro, vista ventral; (A) cerdas plumosas bífidas da margem distal, mais longas na porção lateral (B) única cerda espiniforme na metade distal (C) fileira submarginal de cerdas robustas, plumosas e basalmente bífidas. Escala: figs.11, 12, 13 –100µm; detalhes –20 µm. ----- 48

**Figs. 14 –16.** Fig. 14 – hipofaringe. Fig. 15 – mandíbula esquerda; (A) prosteca; (B) detalhe da metade basal com cerdas simples espalhadas sobre a superfície. Fig. 16 - mandíbula direita; (A) detalhe do denticulo mais interno pontiagudo; (B) prosteca em forma de cerda plumosa; (C) detalhe do ápice da mola com uma cerda pectinada. *lg* – língua, *sl* – superlíngua. Escalas: fig. 14– 50µm; fig. 15 – 50µm; A – 10µm ; fig. 16 – 100µm; A, B – 10µm; C – 5µm. ----- 49

**Fig. 17.** Maxila; (A) detalhe da margem interna com duas fileiras de cerdas; (B) detalhe da fileira dorsal com duas cerdas dentiformes; (C) detalhe da margem externa com uma cerda na base do canino; (D) detalhe da porção medial com cerdas longas; (E) e (F) detalhe do ápice do artigo II coberto por cerdas finas; (G) detalhe do artigo I coberto por microporos. Escalas: maxila – 100µm; A, B, C – 20µm; D, E, F, G – 10µm. ----- 50

**Figs. 18–19.** Lábio. Fig. 18 – vista ventral; (A) ápice da glossa com uma cerda espiniforme; (B) margem interna com uma fileira de cerdas espiniformes curtas; (C) ápice da paraglossa com três fileiras de cerdas pectinadas; (D) ápice do artigo III do palpo com cerdas espiniformes robustas. Fig. 19 – vista dorsal; (A) ápice da glossa com uma cerda pectinada margeada por duas cerdas robustas curtas (apenas uma visível) cerdas longas, finas e

plumosas; (B) ápice com uma fileira longitudinal de cerdas pectinadas; (C) artículo II com uma única cerda espiniforme. Escalas: fig. 18 – 100µm; A, B, C – 10µm; D – 20µm; fig. 19 – 100µm; A – 10µm; B, C – 20µm. ----- 51

**Fig. 20–27.** Pernas. Fig. 20 – coxa. Fig. 21 – tíbia, superfície anterior. Fig. 22 – tíbia, superfície posterior; (A) fileira transversal e fileira apical de cerdas espiniformes. Fig. 23 – perna, superfície anterior; (A) margem dorsal com cerdas robustas e finas; (B) sensilas flamiformes abaixo das cerdas dorsais; (C) ápice com duas cerdas robustas contíguas; (D) superfície anterior; (E) detalhe da superfície anterior mostrando uma sensila tétrade, sensilas flamiformes e espinhos; (F) superfície ventral com microporos, sensilas tétrade e flamiformes. Fig. 24 – ápice do fêmur, superfície anterior com uma fileira transversal de cerdas. Fig. 25 – tarso, superfície dorsal com sensilas flamiformes. Fig. 26 – tarso, vista lateral com sensilas flamiformes e, margem ventral com fileira de cerdas espiniformes. Fig. 27 – garra tarsal. *cp* – cerda posterior longa; *cc* – cerda posterior curta. Escalas: fig. 20 - 100µm; figs 21 e 22 – 100µm; A – 50µm; fig. 23 – 200µm; A – 20µm; B, E, F – 10µm; D – 50µm; fig. 24 – 50µm; figs. 25 e 26 – 100µm; fig. 27 – 20µm. ----- 52

**Figs 28–33.** Abdômen. Fig. 28 – tergitos; A – superfície com sensilas flamiformes e tétrades, tubérculos cobertos por sensilas flamiformes escassas; B – margem posterior com espinhos diminutos concentrados medialmente. Fig. 29 – esternitos; A - superfície coberta por microporos mais concentrados lateralmente; B – grupo de sensilas flamiformes na porção medial; C – borda anterior com placas de atrito; D – detalhe dos denticulos da placa de atrito. Fig. 30 – brânquia IV; A – detalhe da lateral da brânquia com sensilas flamiformes e microporos. Fig. 31 – cercos, margem posterior de cada artículo denteada e com sensilas flamiformes. Fig. 32 – detalhe de uma sensila flamiforme entre as placas de atrito. Fig. 33 – paraproctos. Escalas: fig. 28 – 20µm; A – 100µm; B – 20µm; fig. 29 – 100µm; B – 10µm; fig. 30 – 100µm; A – 10µm; fig. 31 – 50µm; fig. 32 – 2µm; fig. 33 – 50µm.----- 53

**Figs. 34–43.** Cabeça. Figs. 34–35 – cabeça em vista frontal; (34) *Baetodes uruguayi*; (35) *B. yuracare*. Figs. 36–37, antena; (36) *B. copiosus cf.*; (37) *B. cochunaensis*. Figs. 38–43, labro; (38) *B. proscolus*; (39) *B. longus*; (40) *B. iuaquita*; (41) *B. copiosus cf.*; (42) *B. sp16*; (43) *B. sp18*. Fig. 37 – adaptado de Nieto, 2004. Fig. 39 – adaptado de Mayo, 1973. ----- 54

**Figs. 44–57.** Peças bucais. Figs. 44–48, mandíbula; (44) *Baetodes sp18*; (45) *B. sp15*; (46) *B. awa*; (47) *B. rutilus*; (48) *B. proscolus*. Figs. 49–50, prosteca esquerda; (49) *B. sp17*; (50) *B. sp16*. Figs. 51–52, hipofaringe; (51) *B. sp16*; (52) *B. capixaba*. Figs. 53–54 (adaptadas de Nieto, 2004), palpo labial; (53) *B. cochunaensis*; (54) *B. copiosus*. Figs. 55–57 – glossa; (55) *B. sp18*; (56) *B. diasae*; (57) *B. spp.* ----- 55

**Figs. 58 – 69.** Tubérculos torácicos. Figs. 58–64 – pronoto; (58) *Baetodes serratus*; (59) *B. copiosus cf.*; (60) *B. proscolus*, vista lateral; (61) *B. proscolus*, vista dorsal; (62) *B. sp12*; (63) *B. sp15*; (64) *B. pseudospinae*. Figs. 65–66 – mesonoto; (65) *B. sp13*, setas indicando os tubérculos subapicais; (66) *B. edmundsi*, seta indicando o tubérculo na margem posterior. Figs. 67–69 – metanoto; (67) *B. pseudospinae*; (68) *B. sp15*; (69) *B. iuaquita*. Figs. 62 e 64 –

adaptada de Salinas, 2014. Fig. 66 – adaptado de Koss, 1972. Fig. 67 – adaptada de Salinas *et al.*, 2011. ----- 56

**Figs. 70–83.** Pernas. Figs. 70–74 – brânquias coxais; (70) *Baetodes rutilus*; (71) *B. proscolus*; (72) *B. pehuenche*; (73) detalhe da brânquia coxal de *B. diasae*; (74) *B. diasae*. Figs. 75–76 – Coxa III; (75) *B. proscolus*; (76) *B. diasae*. Figs. 77–78 – *B. sp1*; (77) fêmur; (78) detalhe da fileira transversal de cerdas clavadas do fêmur. Figs. 79–81 – cerdas robustas da margem dorsal do fêmur; (79) cerdas clavadas; (80) cerdas achatadas; (81) cerda espiniforme. Figs. 82–83 – garra tarsal; (82) *B. sp1*; (83) *B. awa*. Figs. 70 e 72 – adaptadas de Nieto, 2004. Fig. 73 – adaptada de Salinas *et al.*, 2011. Fig. 79 e 81 – adaptada de Salinas, 2014. ----- 57

**Figs. 84 – 90.** Tubérculos abdominais. Figs. 84 e 85 – *Baetodes copiosus cf.*; (84) vista lateral; (85) vista dorsal. Figs. 86–87 – *B. serratus*; (86) vista lateral; (87) vista dorsal; (87) tubérculos pontiagudos. Fig. 89 – *B. sp15*, tubérculos arredondados. Fig. 90 – *B. sp16*, tubérculos arredondados. ----- 58

**Figs. 91–102.** Abdômen. Figs. 91 e 92 – *Baetodes sp1* (adaptadas de Salinas, 2014); (91) esternito; (92) detalhe da margem posterior com cerda espiniformes. Fig. 93 – *B. serratus*, esternito. Fig. 94 e 95 – *B. copiosus cf.*; (94) esternito; (95) detalhe das placas de atrito com denticulos alongados. Fig. 96 – *B. sp18*, placas de atrito. Fig. 97 – *B. noventus*, brânquia redonda. Fig. 98 – *B. capixaba*, brânquia em gota. Fig. 99 – *B. proscolus*, brânquia com uma margem reta e outra encurvada. Fig. 100 – *B. iuaquita*, brânquia subretangular. Fig. 101 – *B. traversae*, paracercos vestigial (adaptado de Mayo, 1972). Fig. 102 – *B. santateresa*, paracercos rudimentar (adaptado de Salles & Polegatto, 2008). ----- 59

## CAPÍTULO 2

**Figs. 1–20.** Figs. 1–4, cabeça frontal; (1) *Siphlaenigma sp.*; (2) *Baetodes proiactus*; (3) *Lugoiops maya*; (4) *Spiritiops silvudus*. Figs. 5–8, antena; (5) *Moribaetis macaferti*; (6) *Mayobaetis ellenae*; (7) detalhe das cerdas do escapo de *M. ellenae*; (8) *Baetodes copiosus cf.* Figs. 9–20, labro; (9) *Baetodes iuaquita*; (10) *Callibaetis pollens*, cerdas omitidas; (11) *C. fluminensis*; (12) *Americabaetis titthion*; (13) *B. proscolus*; (14) *Moribaetis maculipennis*; (15) *Cloeodes jaragua*; (16) *Baetodes spp.*; (17) *B. serratus*; (18) *C. pollens*; (19) *B. serratus*; (20) *M. ellenae*. Fig. 1 adaptado de Wang & McCafferty, 1996. Fig. 2 – adaptado de Mayo, 1973. Fig. 3 – adaptado de McCafferty & Baumgardner, 2003. Fig. 10 – adaptado de Nieto, 2008. Fig. 11 – adaptado de Cruz *et al.*, 2009. Fig. 12 – Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996. Fig. 14 – adaptado de Waltz & McCafferty, 1985. ----- 102

**Figs. 21–40.** Figs. 21–27, mandíbula direita; (21) *Prebaetodes spp.*; (22) *Baetodes spp.*; (23) *Moribaetis macaferti*; (24) *Callibaetis pollens*; (25) *Cloeodes jaragua*; (26) *Moribaetis maculipennis*; (27) *Callibaetis fluminensis*. Fig. 28 – *Callibaetis spp.*, mandíbula esquerda, seta indicando o processo triangular. Figs. 29–31, prosteca direita; (29) *Baetodes serratus*; (30) *Callibaetis pollens*; (31) *Spiritiops silvudus*. Fig. 32 – *Baetodes proscolus*, mandíbula esquerda, seta indicando o processo triangular. Figs. 33–36, prosteca esquerda; (33)

*Siphlaenigma janae*; (34) *M. maculipennis*; (35) *Baetodes* spp; (36) *Callibaetis* spp. Figs. 37–40, maxila; (37) *C. pollens*; (38) *B. serratus*; (39) *Siphlaenigma edmundsi*; (40) *Baetodes iuaquita*. Fig. 27 – adaptado de Cruz *et al.*, 2009. Fig. 33 – adaptado de Kluge, 2004. Fig. 34 – adaptado de Waltz & McCafferty, 1985. Fig. 39 – adaptado de Lugo-ortiz & McCafferty, 1998. ----- 103

**Figs. 41–50.** Lábio. (41) *Callibaetis pollens*; (42) *Cloeodes aymore*; (43) *Baetodes proscolus*; (44) *Siphlaenigma edmundsi*; (45) *Moribaetis macaferti*; (46) *Baetodes* spp; (47) *Moribaetis maculipennis*; (48) *Baetodes serratus*, detalhe da margem interna da glossa; (49) *Spiritiops silvudus*; (50) *Baetodes serratus*. Fig. 41 – adaptado de Nieto, 2008. *gl* – glossa; *pg* – paraglossa; *pl* – palpo labial. Fig. 42 – adaptado de Massariol & Salles, 2011. Fig. 44 – adaptado de Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998. Fig. 45 – adaptado de Waltz & McCafferty, 1985. ----- 104

**Figs. 51–64.** Fig. 51 – *Moribaetis maculipennis*, em destaque: osmobrânquia. Figs 52 – 62, pernas; (52) *Siphlaenigma edmundsi*; (53) *Baetodes proscolus*; (54) *B. rutilus*; (55) *B. pehuenche*; (56) *Spiritiops tepuiensis*; (57) *B. diasae*; (58) *Cloeodes aymore*; (59) *S. tepuiensis*, garra; (60) *Lugoiops maya*, garra; (61) *C. aymore*, garra; (62) *B. cochunaensis*. Fig. 63 – *M. maculipennis*, em destaque: teca alar posterior. Fig. 64 – *B. serratus*, em destaque: teca alar posterior. *ac* – arco subproximal de cerdas; *ld* – lobo dorsal do fêmur; *lv* – lobo ventral do fêmur; *ta* – tarso; *ti* – tíbia; *tp* – sutura tíbio-patelar. Fig. 51 – adaptado de Waltz & McCafferty, 1985. Fig. 52 – Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998. Figs 54 e 55 – adaptado de Nieto 2004. Figs. 56 e 59 – adaptado de Nieto & Derka, 2012. Fig. 57 – adaptado de Salinas *et al.*, 2011. Figs. 58 e 61 – adaptado de Massariol & Salles, 2011. Fig. 60 – adaptado de McCafferty & Baumgardner, 2003. ----- 105

**Figs. 65–77.** Abdômen. Fig 65 – *Baetodes serratus*. Fig. 66 – *Baetodes copiosus cf.*, tergitos. Fig. 67 – *B. copiosus cf.*, esternitos e brânquia. Fig. 68 – *Moribaetis maculipennis*. Fig. 69 – *Moribaetis* spp. Fig. 70 – *B. serratus*, brânquia. Fig. 71 – *Callibaetis fluminensis*, brânquia. Fig. 72 – *C. fluminensis*, paraprocto. Fig. 73 – *B. serratus*, paraprocto. Fig. 74 – *Cloeodes jaragua*. Fig. 75 – *Baetodes* spp. Fig. 76 – *Baetodes gibbus*. Fig. 77 – *Cloeodes aymore*. Fig. 68 – adaptado de Waltz & McCafferty, 1985. Figs. 71 e 72 – adaptado de Cruz *et al.*, 2009. Fig. 76 – adaptado de Nieto, 2004. ----- 106

**Fig. 78.** Consenso estrito das 10 árvores mais parcimoniosas (comp.=186; IC=0,591 e; IR=0,813 com base em 69 caracteres da ninfa e um do adulto. Os valores abaixo de cada ramo correspondem ao bootstrap não paramétrico, valores abaixo de 50 foram omitidos. ----- 107

**Fig. 79.** Filograma de maioria das árvores após *burnin* (média harmônica do  $-\log L$  das árvores = -863,53) resultante da análise de inferência bayesiana com base em 69 caracteres da ninfa e um do adulto. O suporte dos ramos (valores acima) é dado pela probabilidade posterior de ramos. ----- 108

# Lista de tabelas

---

## *Capítulo 1*

**Tabela 1.** Lista de espécies de *Baetodes* com ninfas conhecidas, autor e ano da espécie e sua respectiva distribuição geográfica. ----- 44

## *Capítulo 2*

**Tabela 1.** Lista de táxons analisados que tiveram seus caracteres codificados na matriz morfológica, com respectiva coleção depositária. ----- 109

**Tabela 2.** Matriz de estados de caracteres morfológicos e táxons usada para a análise filogenética, incluindo os grupos-externos. O grupo interno está marcado em negrito. --- 110

**Tabela 3.** Sinapomorfias de cada clado recuperado tanto na análise de parcimônia quanto na inferência bayesiana com valores de bootstrap acima de 50 e probabilidade posterior acima de 0,5. ----- 112

# Sumário

---

<i>Introdução geral</i>	1
<i>Metodologia geral</i>	3
<i>Referências bibliográficas</i>	4
<b>CAPÍTULO I</b>	<b>6</b>
<b>Morfologia das ninfas do gênero <i>Baetodes</i> Needham &amp; Murphy (Ephemeroptera: Baetidae) com nova chave de identificação para as espécies da América do Sul</b>	<b>6</b>
<i>Resumo</i>	7
<i>Abstract</i>	8
1. <i>Introdução</i>	9
1.1 Riqueza taxonômica	9
1.2 Morfologia	9
2. <i>Objetivos</i>	10
3. <i>Material &amp; Métodos</i>	11
3.1 Coleções científicas	11
3.2 Microscopia	11
3.3 Figuras	12
3.4 Orientação dos apêndices e mensurações realizadas	12
3.5 Matriz de dados	12
3.6 Chave dicotômica	12
4. <i>Resultados e discussão</i>	13
4.1 Descrição genérica	13
4.2 Caracteres com variação interespecífica	18
4.3 Terminologia	21
4.4 Características adicionais	23
4.5 Chave para ninfas das espécies conhecidas de <i>Baetodes</i> da América do Sul	24
5. <i>Conclusões</i>	28
6. <i>Referências bibliográficas</i>	28
7. <i>Figuras</i>	31
<i>Anexos</i>	45

<b>CAPÍTULO II</b>	<b>47</b>
<b>Filogenia do COMplexo <i>Baetodes</i> Lugo-Ortiz &amp; McCafferty (Ephemeroptera: Baetidae)</b>	<b>47</b>
<i>Resumo</i>	48
<i>Abstract</i>	49
<i>1. Introdução</i>	50
<i>2. Objetivos</i>	51
<i>3. Material e Métodos</i>	51
3.1 Coleções científicas	51
3.2 Figuras	52
3.3 Matriz morfológica	52
3.4 Escolha dos grupos terminais	52
3.5 Construção das árvores filogenéticas	52
<i>4. Resultados e Discussão</i>	53
4.1 Matriz morfológica	53
4.2 Análise filogenética	67
<i>5. Conclusões</i>	69
<i>6. Referências bibliográficas</i>	69
<i>7. Figuras e tabelas</i>	71
<b>Considerações finais</b>	<b>83</b>
<b>Referências Bibliográficas</b>	<b>84</b>

# Introdução geral

---

## 1. A ordem *Ephemeroptera*

A ordem Ephemeroptera tem registros desde o Permiano (Willians & Feltmate, 1992) e é considerada um dos grupos mais basais de insetos alados (Grimaldi & Engel, 2005), sendo, portanto, de grande importância em estudos de filogenia. O nome da ordem é baseada no fato dos adultos da ordem apresentarem um tempo de vida curto, que se estende desde poucos dias a algumas horas e, são precedidos por um outro estágio alado, a subimago, sexualmente imaturo. As ninfas são aquáticas e respiram através de traqueobrânquias (Dominguez *et al.*, 2006).

As ninfas de Ephemeroptera são um dos componentes mais abundantes e importantes da comunidade bentônica de água doce. Predominantemente coletoras e/ou raspadoras são alimento preferencial de muitos insetos e peixes, desempenhando assim, um importante papel na cadeia trófica dos sistemas de água doce. Juntamente com as ordens Trichoptera e Plecoptera, os efemerópteros são usados há muito tempo como indicadores da qualidade da água e, mais recentemente, como indicadores de impactos antropogênicos sobre a vegetação ribeirinha (Silveira *et. al.*, 2005).

## 2. A família *Baetidae*

Baetidae é a segunda maior família da ordem Ephemeroptera em número de espécies e possui distribuição cosmopolita, não sendo encontrada apenas em algumas ilhas oceânicas, na Antártida e na Nova Zelândia (Dominguez *et al.*, 2006). As ninfas (estágio imaturo) são exclusivamente aquáticas e ocupam uma grande variedade de habitat (Dominguez *et al.*, 2006).

Os adultos de Baetidae apresentam pênis membranosos, restringindo o uso taxonômico da genitália masculina apenas na distinção entre gêneros. Por esta razão, a taxonomia da família é baseada nas formas imaturas (ninfas), das quais características minuciosas das peças bucais são amplamente utilizadas (Salles *et al.*, 2004).

Por muitos anos as propostas de classificação dos grupos de Ephemeroptera não foram acompanhadas de suportes estatísticos, sendo as ideias baseadas, então, na credibilidade que os autores conquistaram ao longo dos anos. Nesse contexto surgiram a subordem Pisciforma (McCafferty, 1991), a superfamília Baetoidea (Kluge *et al.*, 1995) e a superfamília Tetramerotarsata (Kluge, 1997; Kluge, 2004).

A subordem Pisciforma agrupava Baetidae a outras 11 famílias com base apenas no padrão corpóreo hidrodinâmico e similaridades na venação cubital. Entretanto, análises filogenéticas mais recentes com dados moleculares (Ogden & Whiting, 2005) e com dados morfológicos e moleculares combinados (Ogden *et al.*, 2009) não resgatam o monofiletismo da subordem.

Baetoidea e Tetramerotarsata são compostas, ambas, por Baetidae + Siphlaenigmatidae, com base no número de tarsômeros dos adultos, asas posteriores muito

reduzidas ou ausentes e antenas das ninfas muito longas (Staniczek, 1997). Nas análises de Ogden *et al.* (2009), o monofiletismo do grupo foi apenas recuperado com base nos dados morfológicos e os autores propuseram que as semelhanças de ambas as famílias se tratam de convergências.

### 3. *Complexo Baetodes*

Dentro da família Baetidae foi criado o Complexo *Baetodes* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996 para agrupar espécies de quatro gêneros reófilos Neotropicais: *Baetodes* Needham & Murphy, 1924; *Moribaetis* Waltz & McCafferty, 1985; *Mayobaetis* (Waltz & McCafferty, 1985) e; o recém proposto *Prebaetodes* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996 (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996). O monofiletismo do Complexo foi suportado pela presença de ao menos uma forte cerda adjacente ao denticulo distal das garras tarsais. Mais tarde foram acrescentados outros dois gêneros ao Complexo: *Lugoiops* McCafferty & Baumgardner, 2003 e *Spiritiops* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998 (Nieto, 2010). Ainda se discute o monofiletismo do Complexo (Kluge & Novikova, 2014) e a relação de parentesco entre os gêneros do Complexo *Baetodes* ainda permanece controversa (McCafferty & Baumgardner, 2003; Nieto, 2010).

### 4. *O gênero Baetodes*

Needham & Murphy (1924) estabeleceram o gênero *Baetodes* para agrupar duas novas espécies, ambas baseadas em ninfas brasileiras provenientes da Tijuca, Rio de Janeiro. São elas: *Baetodes serratus* Needham & Murphy, 1924 e uma espécie não nomeada, *B. ninfa* n° 1 Needham & Murphy. A partir de então, 51 novas espécies foram descritas (Nieto, 2004, Salles & Polegatto, 2008) (ver capítulo 1, tabela x), distribuídas no Continente Americano, desde a Argentina até os EUA (Texas e Arizona) (Koss 1972, Cohen & Allen 1978, Nieto, 2004). Dessa forma, *Baetodes* passou a ser um dos gêneros com maior riqueza de espécies dentro da família Baetidae.

As ninfas de *Baetodes* são raspadoras e agarrantes especializadas, vivendo sobre pedras em locais de correnteza, principalmente em rios bem oxigenados (Nieto, 2004; Salles, 2006). Ao longo da história evolutiva, que levou o grupo à conquista de ambientes reófilos, a linhagem de *Baetodes* adquiriu uma morfologia conspícua que destoa do padrão pisciforme, plesiomórfico dentro da família (Ogden & Whiting, 2005; Ogden *et al.*, 2009). Por outro lado, *Baetodes* compartilha diversas características com outros gêneros reófilos não-aparentados de Baetidae.

A riqueza do gênero combinada à sua morfologia peculiar gerou dúvidas acerca da utilidade taxonômica de algumas estruturas e da nomenclatura usada pelos autores. Assim, padronizar as terminologias adotadas nas descrições morfológicas de *Baetodes* não é apenas um facilitador para futuros trabalhos, mas uma medida urgente e imprescindível para o avanço das pesquisas sobre o gênero. De igual modo, compreender melhor a morfologia de *Baetodes* nos auxilia a traçar hipóteses filogenéticas entre *Baetodes* e os demais gêneros do

Complexo *Baetodes* e da família Baetidae e, hipóteses de parentesco entre suas espécies congênicas.

## Metodologia geral

---

### *1. Coleções científicas*

O material estudado é proveniente de coletas anteriores, empréstimos e fotografias. Foram feitas visitas às seguintes coleções científicas: Fundación-Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina (IFML); Museu de Zoologia da Universidade Federal de São Paulo, São Paulo, Brasil (MZSP); Coleção Zoológica Norte Capixaba, Universidade Federal do Espírito Santo, campus São Mateus, Espírito Santo, Brasil (CZNC).

O material das seguintes coleções também foi analisado por meio de empréstimo ou fotografias da série-tipo: Purdue Entomological Reseacher Collection, EUA (PERC) – fotografias; coleção entomológica da Universidade da Flórida A&M (FAMU) – empréstimo; coleção entomológica da California Academy of Science (CAS) – fotografias e Universidade Do Estado de São Petersburgo, Rússia (USSP) – fotografias.

O trabalho foi realizado no Laboratório de Transmissores de Leishmanioses, setor de Entomologia Médica e Forense, Instituto Oswaldo Cruz (Fiocruz) e, no Laboratório de Entomologia (LabEnt) da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ). O material coletado previamente pela equipe de pesquisadores do LabEnt também foi utilizado e está depositado na Coleção Entomológica Prof. José Alfredo Pinheiro Dutra, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro (DZRJ).

### *2. Orientação dos apêndices e mensurações realizadas*

O trabalho de Hubbard (1995) foi usado para nortear a orientação dos apêndices e as mensurações realizadas, a fim de que estas pudessem ser reproduzidas por outros autores futuramente.

As medidas foram feitas através de fotografias feitas sob microscópio estereoscópico. Para tal, em uma placa de petri, os exemplares foram imersos em álcool em gel 65% e a placa preenchida por álcool 65% líquido. As imagens foram capturadas através de uma câmera acoplada. As mensurações foram feitas com auxílio do software ImageJ (Rasband, 1997–2014).

## Referências bibliográficas

---

- COHEN, S.D. & ALLEN, R.K. 1978. Generic revisions of Mayfly Nymphs III. *Baetodes* in North and Central America (Baetidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, **51** (2): 253–269.
- DOMÍNGUEZ, E.; MOLINERI, C.; PESCADOR, M.L.; HUBBARD, M.D. & NIETO, C. 2006. *Ephemeroptera of South America*. In: Addis, J.; Arias, J.R.; Rueda-Delgado, G. & Wanssen, K.M (Eds.): Aquatic Biodiversity in Latin America (ABLA). Vol 2. Pensoft, Sofia-Moscou, 646 pp.
- GRIMALDI, D. & ENGEL, M.S. 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge, xv + 755 pp.
- KLUGE, N.J. 1997. **Classification and phylogeny of the Baetidae (Ephemeroptera) with description of the new species from the Upper Cretaceous resins of Taimyr**. In: P. Landolt & M. Sartori (eds.). Ephemeroptera & Plecoptera. Biology-Ecology-Systematics (Proc. VIII Int. Conf. on Ephemeroptera and XII Int. Symposium on Plecoptera, August 1995, Losanne). Mauron+ Tinguely & Lacht SA, Fribourg/Switzerland: 527–535.
- KLUGE, N.J. 2004. *The Phylogenetic System of Ephemeroptera*. Vol. 1 Kluwer Academic Publishers, London, 456 pp.
- KLUGE, N.J. & NOVIKOVA, E.A. 2014. Systematics of *Indobaetis* Müller-Liebenau & Morihara 1982, and related implications for some other Baetidae genera (Ephemeroptera). **Zootaxa**, **3835** (2): 209–236.
- KLUGE, N.J.; Studemann, D.; Landolt, P. & Gonser, T. 1995. A reclassification of Siphonuroidea (Ephemeroptera). **Bull. Soc. Entomol. Suisse**, **68**: 103–132.
- KOSS, R.W. 1972. New species and new records for North America (Ephemeroptera: Baetidae). **Entomological News**, **83**: 93–102.
- LUGO-ORTIZ, C. & MCCAFFERTY, W.P. 1996. Phylogeny and classification of the *Baetodes* complex (Ephemeroptera: Baetidae), with description of a new genus. **Journal of the North American Benthological Society**, **15**: 367–380.
- MCCAFFERTY, W. P. & BAUMGARDNER, D. E. 2003. *Lugoiops maya*, a new genus and species of Ephemeroptera (Baetidae) from Central America. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, **105** (2): 397–406.
- NEEDHAM, J. & MURPHY, H. 1924. Neotropical Mayflies. **Bulletin of the Lloyd Library Number 24, Entomological Series**, **4**: 1–79.
- NIETO, C. 2004. The Genus *Baetodes* (Ephemeroptera: Baetidae) in South America with Description of New Species from Argentina, Bolivia and Peru. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, **39** (1): 63–79.
- NIETO, C. 2010. Cladistic analysis of the family Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) in South America. **Systematic Entomology**, **35**: 512–525.
- OGDEN, T.H. & WHITING, M.F. 2005. Phylogeny of Ephemeroptera (mayflies) based on molecular evidence. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **37**: 625–643.
- OGDEN, T.H.; GATTOLLIAT, J.L.; SARTORI, M.; STANICZEK, A.H.; SOLDÁN, T. & WHITING, M.F. 2009. Towards a new paradigm in mayfly phylogeny (Ephemeroptera): combined analysis of morphological and molecular data. **Systematic Entomology**, **34**: 616–634

- RASBAND, W.S. 1997–2014. *ImageJ – Image Processing and Analysis in Java*, v. 1.47. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Disponível em: <<http://imagej.nih.gov/ij/>>. Acesso em janeiro de 2013.
- SALLES, F. & POLEGATTO, C. 2008. Two new species of *Baetodes* Needham & Murphy (Ephemeroptera: Baetidae) from Brazil. **Zootaxa**, **1851**: 43 – 50.
- SALLES, F. F. 2006. **A ordem Ephemeroptera no Brasil (Insecta): taxonomia e diversidade**. Tese de doutorado não publicada, Universidade Federal de Viçosa, MG, x + 300 pp.
- SALLES, F. F.; DA-SILVA, E.R.; SERRÃO, J.E.; FRANCISCHETTI, C.N. 2004. Baetidae (Ephemeroptera) na região sudeste do Brasil: novos registros e chave para os gêneros no estágio ninfal. **Neotropical Entomology**, **33**: 725–735.
- SILVEIRA, M. P., BUSS, D. F., NESSIMIAN, J. L., EGLER, M., & BAPTISTA, D. F. 2005. Application of biological measures for stream integrity assessment in South-East Brazil. **Environmental Monitoring and Assessment**, **101**: 117–128.
- STANICZEK, A.H. 1997. **The morphology of *Siphlaenigma janae* Penniket (Ephemeroptera, Siphlaenigmatidae), and its significance for the ground plan of the Baetoidea**. In: P. Landolt & M. Sartori (eds.). *Ephemeroptera & Plecoptera. Biology-Ecology-Systematics* (Proc. VIII Int. Conf. on Ephemeroptera and XII Int. Symposium on Plecoptera, August 1995, Losanne). Mauron + Tinguely & Lacht SA, Fribourg/Switzerland: 536–549.
- WILLIAMS, D.D & FELTMATE, B.W. 1992. *Aquatic insects*. Redwood Press Ltd., Melksham, xiv + 358 pp.

## **CAPÍTULO I**

**MORFOLOGIA DAS NINFAS DO GÊNERO *BAETODES* NEEDHAM & MURPHY (EPHEMEROPTERA: BAETIDAE) COM NOVA CHAVE DE IDENTIFICAÇÃO PARAS AS ESPÉCIES DA AMÉRICA DO SUL**

## Resumo

---

A riqueza de *Baetodes* combinada à sua morfologia peculiar, às descrições superficiais e às estruturas mal ilustradas, trouxe dúvidas acerca da terminologia usada e algumas características taxonômicas que permaneceram dúbias. O presente trabalho tem o objetivo de ampliar a descrição genérica de *Baetodes*, listar e ilustrar características de variação interespecífica, propor uma padronização para os termos morfológicos e propor uma nova chave de identificação para ninfas de *Baetodes* da América do Sul. Embora as ninfas de *Baetodes* apresentem uma morfologia bem conspícua dentro de sua linhagem, poucas características podem ser consideradas únicas do gênero, compartilhando com outros gêneros reófilos não aparentados uma série de características que permitem com que eles vivam em forte correnteza. As brânquias nos segmentos I–V e a quebra transversal da tíbia são únicas do gênero. Sensilas flamiformes observadas nas antenas de outras espécies de Ephemeroptera foram reportadas pela primeira vez em *Baetodes*. As placas de atrito encontradas em *Acentrella* e *Indobaetis* também são registradas pela primeira vez em *Baetodes* e apresentam diferenças interespecíficas no tamanho dos denticulos e da área de cobertura do esternito. Foi encontrada uma única cerda espiniforme na superfície ventral do labro, que parece ser resquício da fileira de cerdas espiniformes encontrada na mesma posição em muitos outros gêneros de Baetidae. As características com variação interespecífica foram listadas e ilustradas. Os termos “arco dorsal”, “coxa com ou sem constrição”, “cerda posterior” foram propostos. Foram propostas também formas alternativas para categorizar os diferentes padrões de tubérculos encontrados nos tergitos torácicos e abdominais. Foram dadas características adicionais para *B. adustrus* Cohen & Allen, *B. fuscipes* Cohen & Allen e *B. noventus*. Foram adicionadas 26 espécies à chave de identificação mais atual para ninfas de *Baetodes* da América do Sul.

**Palavras-chave:** Insecta, Neotropical, taxonomia, efêmeras, Insecta, terminologia.

# Abstract

---

## **Morphology of Nymphs of genus *Baetodes* Needham & Murphy (Ephemeroptera: Baetidae) with new key to the nymphs of South American species**

The richness of *Baetodes* plus its peculiar morphology, superficial descriptions and structures poorly drawn bring some doubts about terminology used and about some taxonomic features. The aim of present work is improve generic description, provide a list and images of some features with interspecific variation, standardize terminology and provide a new key to the nymphs of South American species of *Baetodes*. Although nymphs of *Baetodes* present a conspicuous morphology into its lineage, a short group of features can be considered unique to genus, sharing with another unrelated reophilic genera some features to live on fast flow waters. Gills on abdominal segments I-V and transverse break on tibia are unique to *Baetodes*. Flat-tipped sensilla reported to antennae of mayfly species were reported to first time to *Baetodes*. Friction pads found on *Acentrella* and *Indobaetis* were also reported for the first time to *Baetodes* and present inter-specific variation on length of denticles and covered area of sternum. A single spinelike seta were found on ventral surface of labrum, and seems to be a remnant of spinelike row present on the same position on labrum of another genera of Baetidae. We provided a list and images of some features with interspecific variation. Terms “dorsal arc”, “coxa with or without constriction”, “posterior seta” were proposed. We proposed too alternative way to classify different patterns of tubercles on terga of thorax and abdomen. We provide additional features to *B. adustrus* Cohen & Allen, *B. fuscipes* Cohen & Allen e *B. noventus* descriptions. We added 26 species to the most actual key to nymphs of South American *Baetodes*.

**Keywords:** Insecta, Neotropics, taxonomy, mayflies, Insecta, terminology.

# 1. Introdução

---

## 1.1 Riqueza taxonômica

*Baetodes* Needham & Murphy, 1924 (Ephemeroptera: Baetidae) é um dos gêneros neotropicais com maior riqueza taxonômica, sendo composto, atualmente, por 48 espécies válidas (Nieto 2004; Salles & Polegatto 2008; De-Souza *et al.*, 2011; Salinas *et al.*, 2011) e outras 18 descritas em dissertações de mestrado e em processo de publicação (De-Souza, 2010; Salinas, 2014) (Tabela 1). O gênero foi estabelecido com base em ninfas brasileiras e, desde então, outras espécies têm sido descritas ao longo do Continente Americano, sendo registrado desde o sul dos Estados Unidos (Arizona e Texas) até a Argentina (Koss 1972, Cohen & Allen 1972, 1978, Nieto 2004).

A morfologia do gênero é baseada na estágio ninfal porque, assim como os demais representantes da família Baetidae, as imagos de *Baetodes* apresentam uma gama limitada de caracteres taxonômicos (Dominguez, 2006). Uma vez que, a natureza membranosa e disforme dos pênis de Baetidae impede que os mesmos sejam usados como ferramentas taxonômicas com base no conceito de chave-fechadura e isolamento reprodutivo. Segundo Flowers (1987), os machos de *Baetodes* podem ser distinguidos dos demais gêneros principalmente pela presença da projeção distomediana no artigo I dos fórceps, proporção da tibia e fêmur da perna anterior e metanoto pouco desenvolvido. Os imagos, entretanto, ainda permanecem pouco compreendidas (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996).

Até o presente momento, apenas as imagos machos de nove espécies são conhecidas, sendo *Baetodes spinifer* (Traver, 1943) a primeira a ser descrita. As demais são: *Baetodes arawak* (Traver, 1943); *B. edmundsi* Koss, 1972; *B. huaico* Nieto, 2004; *B. pictus* Cohen & Allen, 1972; *B. tritus* Cohen & Allen, 1972; *B. uruguai* Nieto, 2004 e *B. velmae* Cohen & Allen, 1978. *Baetodes arizonensis* Koss, 1972 é conhecida, além das ninfas, apenas pelas imagos fêmeas e subimagos machos.

## 1.2 Morfologia

A despeito do corpo fusiforme encontrado em Baetidae, as ninfas de *Baetodes* apresentam características peculiares associadas à aquisição do comportamento agarrante. Nesse caminho, algumas estruturas foram reduzidas ou perdidas (ex. perda das brânquias abdominais dos segmentos VI e VII, redução do filamento caudal mediano) e outras modificações morfológicas foram adquiridas para suportar as condições de ambientes de forte correnteza (ex. alongamento e rotação das pernas) (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996).

Needham & Murphy (1924) fizeram uma descrição genérica curta, chamando a atenção ao alongamento das pernas, ao número reduzido de brânquias e sua inclinação peculiar, cercos sem cerdas natatórias e filamento caudal mediano reduzido. Algumas peças bucais de *Baetodes serratus* Needham & Murphy, 1924 foram ilustradas superficialmente e outras não foram mencionadas.

A riqueza do gênero combinada à sua morfologia peculiar trouxe dúvidas acerca de alguns termos usados pelos autores e discussões a respeito da utilidade taxonômica de algumas estruturas. Koss (1972) foi o primeiro a propor uma padronização da terminologia usada nas descrições das espécies de *Baetodes*. Após a publicação do seu trabalho, os termos “cerda espiniforme”, “cerdas clavadas” e tubérculos substituíram o termo “espinho” utilizado anteriormente (eg. Needhan & Murphy, 1924; Mayo, 1968). As brânquias coxais de *Baetodes* estão situadas entre a coxa e o trocânter e eram antes chamadas de brânquias torácicas, podendo ser confundidas com as brânquias de *Camelobaetidius* Demoulin, 1966 presentes na junção entre a coxa e o esternito. O termo mais adequado (brânquias coxais) foi proposto por Nieto (2004) e passou a ser usado pelos demais autores a partir de então.

Mayo (1968, 1972) e Koss (1972) foram os primeiros trabalhos a utilizar as peças bucais de *Baetodes*, as quais foram descritas minuciosamente e usadas na distinção entre as espécies. Tempos depois, a utilidade taxonômica dessas estruturas foi questionada por Cohen & Allen (1978) que sugeriram que há variação intraespecífica nas peças bucais e número de brânquias coxais, discordando das descrições de Mayo (1968, 1972, 1973). Nieto (2004), Salles & Pollegato (2008), De-Souza (2010) e Salinas (2014), por outro lado, encontraram resultados diferentes dos publicados por Cohen & Allen (1978), reforçando a importância do uso taxonômico dessas estruturas. Em função do grande número de espécies e por conta de estruturas mal ilustradas, algumas características morfológicas de *Baetodes* ainda permanecem dúbias.

O acesso a equipamentos de microscopia mais modernos permite aos pesquisadores atuais analisar estruturas cada vez menores e com maior precisão. Dessa forma, é possível revisar a morfologia, melhorar descrições genéricas e específicas e, assim, embasar futuros trabalhos de filogenia.

## 2. Objetivos

---

- I. Ampliar a descrição genérica, reavaliando características anteriormente utilizados das ninfas de *Baetodes*, à luz de novos estudos comparativos;
- II. Diagnosticar e ilustrar as características de variação interespecífica;
- III. Propor uma padronização da terminologia utilizada nas descrições das ninfas;
- IV. Propor uma chave para as ninfas de *Baetodes* da América do Sul, incluindo 26 novas espécies.

## 3. Material & Métodos

---

### 3.1 Coleções científicas

O estudo morfológico do gênero foi feito em conjunto à equipe de pesquisadores da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES - CEUNES), São Mateus, ES. Foram feitas visitas às seguintes coleções científicas: Fundación-Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina (IFML); Museu de Zoologia da Universidade Federal de São Paulo, São Paulo, Brasil (MZSP); Coleção Zoológica Norte Capixaba, Universidade Federal do Espírito Santo, campus São Mateus, Espírito Santo, Brasil (CZNC).

O material das seguintes coleções também foi analisado por meio de empréstimo ou fotografias da série-tipo: Purdue Entomological Researcher Collection, EUA (PERC) – fotografias; coleção entomológica da Universidade da Flórida A&M (FAMU) – empréstimo; coleção entomológica da California Academy of Science (CAS) – fotografias.

O trabalho foi realizado no Laboratório de Transmissores de Leishmanioses, setor de Entomologia Médica e Forense, Instituto Oswaldo Cruz (Fiocruz) e, no Laboratório de Entomologia (LabEnt) da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ). O material coletado previamente pela equipe de pesquisadores do LabEnt também foi utilizado e está depositado na Coleção Entomológica Prof. José Alfredo Pinheiro Dutra, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro (DZRJ).

### 3.2 Microscopia

Foram montadas lâminas permanentes com as peças bucais, antenas, pernas, esternitos e tergitos abdominais, brânquias e filamentos caudais dos exemplares. Para tal, as partes dissecadas são colocadas em álcool absoluto e, subsequentemente, arranjadas em lâminas contendo Euparal®.

Para observação do material no microscópio eletrônico de varredura os espécimes, antes conservados em etanol 90%, foram reidratados inteiros através de série alcoólica decrescente seguida da imersão dos espécimes em solução tampão de cacodilato de sódio 0,1M, pH 7,2. Após esse processo, o material foi fixado em solução de glutaraldeído 2,5% durante 1h e depois lavado três vezes em solução tampão de cacodilato de sódio 0,1M, pH 7,2. O material foi então pós-fixado em solução de ósmio 2% diluído em solução tampão de cacodilato de sódio 0,2M por 45 min e depois submetido a três lavagens na solução tampão supracitada. Os espécimes foram novamente desidratados em série alcoólica crescente (7,5%, 15%, 30%, 50%, 70%, 90% e 100%) de 10 min cada e então submetidos à secagem ao ponto crítico usando CO<sub>2</sub> líquido. Os espécimes foram dissecados após esse processo, as peças dispostas em *stubs* e o material submetido à metalização com ouro.

### 3.3 Figuras

As fotografias foram produzidas com auxílio do microscópio eletrônico de varredura (JEOL JSM-6390LV) na Plataforma de Microscopia Eletrônica Rudolf Barth do Instituto Oswaldo Cruz (Fiocruz). Também foram feitas fotografias com auxílio de microscópio estereoscópico (Leica MZ16) com câmera acoplada (Leica DFC420) e, fotografias sob microscópio óptico (Leica DM 4000 - aumento máximo de 1000x). Algumas imagens foram combinadas usando o software CombineZP (Hadley, 2010). As fotografias foram tratadas e organizadas em pranchas utilizando o software Adobe Photoshop 12.0.

### 3.4 Orientação dos apêndices e mensurações realizadas

O trabalho de Hubbard (1995) foi usado para nortear a orientação dos apêndices e as mensurações realizadas, a fim de que estas pudessem ser reproduzidas por outros autores futuramente. Ambas estão resumidas e ilustradas nas figuras 1–6.

As medidas foram feitas através de fotografias feitas sob microscópio estereoscópico. Para tal, em uma placa de petri, os exemplares foram imersos em álcool em gel 65% e a placa preenchida por álcool 65% líquido. As imagens foram capturadas através de uma câmera acoplada. As mensurações foram feitas com auxílio do software ImageJ (Rasband, 1997–2014).

### 3.5 Matriz de dados

Uma matriz com as características morfológicas das espécies de *Baetodes* foi montada no programa gratuito DELTA (Description Language for TAXonomoy) (Dallwitz 1980) com base no material examinado e na literatura. Nesse programa, os dados morfológicos listados geram descrições automaticamente, facilitando a observação das características que variam entre as espécies e as características que se mantêm inalteradas dentro do gênero.

### 3.6 Chave dicotômica

A chave dicotômica de identificação das espécies de *Baetodes* também foi feita com auxílio do programa DELTA. Como parte do pacote do programa DELTA, o IntKey gera uma chave interativa, que embora não tenha sido utilizada na íntegra, nortear a elaboração da chave dicotômica apresentada nos resultados. No IntKey, uma ou mais características são selecionadas e, então, é dada uma lista das espécies que compartilham aquelas características e outra lista com as espécies excluídas.

Trabalhamos apenas com as espécies da América do Sul na confecção da chave de identificação porque as espécies da América Central e da América do Norte ainda precisam ser revisadas. Incluí-las na chave dicotômica tornaria a ferramenta confusa e dificultaria seu uso.

## 4. Resultados e discussão

---

### 4.1 Descrição genérica

#### *Baetodes Needham & Murphy*

**Ninfas.** Comprimento do corpo (Fig. 6): 2,8 – 10,0 mm; antenas curtas: cerca de 1,5x – 2,0x o comprimento da cápsula cefálica (Figs. 2 e 7); abdômen medindo cerca de 1,5x o comprimento do tórax (Fig. 6 e 9); cercos longos, medindo no mínimo o comprimento do corpo; paracercos reduzidos, medindo cerca de 0,08x o comprimento dos cercos e cerca de 1,5 – 2,0x o comprimento do tergo X (Fig. 5).

**Cabeça.** Quilha frontal ausente. Ramo lateral da sutura epicranial sinuosa (Fig. 7). **Antenas** (Figs. 7 e 11). Comprimento do escapo subigual ao pedicelo; escapo com sensilas flamiformes espalhadas sobre a superfície (ver comentários); margem externa do escapo com cerdas curtas (Fig. 11B), pedicelo com uma fileira longitudinal de cerdas longas e simples; primeiro flagelômero mais comprido que os demais, cada flagelômero com sensilas flamiformes na margem distal (Fig. 11A).

**Peças bucais** (Figs. 12–19). **Labro** (Figs. 11–12). Margem distal com uma fileira de cerdas plumosas longas, bifurcadas desde a metade basal (Fig. 13A), aumentando em comprimento em direção à margem lateral (Fig. 12B); margem lateral com uma fileira de cerdas longas, finas e simples. Dorsalmente com uma fileira subapical de cerdas (arco dorsal) e com cerdas finas espalhadas sobre a superfície (Fig. 12). Ventralmente com margens laterais fortemente esclerosadas (Fig. 13), com uma fileira submarginal de cerdas robustas, plumosas e basalmente bífidas (Fig. 13C) e, uma única cerda espiniforme na metade distal (Fig. 13B). **Mandíbulas** (Figs. 15–16). Incisivos fusionados desde a base até o ápice, com dentículos visíveis; área entre a prosteca e a mola reta e sem cerdas; tufo de cerdas espiniformes na base da mola ausente; mola com dentículos não constrictos; metade basal com cerdas simples espalhadas sobre a superfície (Fig. 15A). *Mandíbula esquerda*: prosteca robusta com ápice denteado (Fig. 15A); processo subtriangular robusto, acima do nível entre a prosteca e a mola; ápice da mola sem cerdas. *Mandíbula direita*: prosteca em forma de cerda plumosa (Fig. 16B); dentículo mais interno fortemente pontiagudo (Fig. 16A); ápice da mola com uma ou duas cerdas pectinadas (ver observações) (Fig. 16C). **Maxila** (Fig. 17). Coroa da gálea-lacínia com três caninos; margem externa com uma cerda na base do canino (Fig. 17C); margem interna com duas fileiras de cerdas: fileira dorsal e ventral (Fig. 17A); fileira dorsal de cerdas da margem interna portando duas cerdas dentiformes: uma robusta próxima aos caninos e uma mais delgada e pectinada (Fig. 17B); medialmente com cerdas espiniformes longas (Fig. 12D); palpo bissegmentado sem constrição; artigo I subigual ao comprimento do artigo II, coberto por microporos e cerdas finas escassas (Fig. 17G), artigo II coberto por cerdas finas, mais concentradas no ápice (Figs. 12E e F). **Hipofaringe** (Fig. 14). Língua com comprimento subigual ao da superlíngua; superlíngua não expandida; margem distal da língua e da superlíngua coberta por cerdas pequenas, finas e simples. **Lábio** (Figs. 18–19). *Glossa*: menor que a paraglossa; inserida ventralmente no lábio, mas se curva dorsalmente sobre a paraglossa; larga na base, estreitando-se abruptamente em direção ao ápice; dorsalmente com

ao menos uma cerda pectinada no ápice margeada por duas cerdas robustas curtas (uma de cada lado da cerda pectinada) e outras cerdas longas, finas e plumosas (Fig. 19A); ventralmente com uma fileira de cerdas espiniformes curtas na margem interna (Fig. 18B) e uma cerda espiniforme robusta no ápice (Fig. 18A); metade basal com cerdas finas espalhadas sobre a superfície. *Paraglossa*: ventralmente com três fileiras de cerdas pectinadas: duas mais proximais com cerdas robustas e a mais distal com cerdas delgadas (Fig. 18C); metade basal com uma única cerda curta e fina; dorsalmente com uma fileira longitudinal de cerdas pectinadas (Fig. 19B). *Palpo*: tri-segmentado, artigo I coberto com cerdas finas escassas e com microporos; artigo II coberto por cerdas finas, fileira dorsal de cerdas espiniformes reduzida a uma única cerda (Fig. 19C); artigo III arredondado, mais longo que largo, ventralmente com cerdas simples espalhadas sobre a superfície e com cerdas espiniformes robustas no ápice (Fig. 18D).

**Tórax** (Figs. 8–10, 20–27). Borda anterior do pronoto côncava com os cantos anterolaterais agudos (Fig. 8). Tecas alares posteriores rudimentares (Fig. 10). **Pernas**. Alongadas, medindo cerca de 1,5x o comprimento do tórax (Figs. 8–9); fêmur discretamente mais curto que a tíbia; tarso nunca alcançando a metade da tíbia; garras tarsais curtas, medindo cerca de 0,1x o comprimento da tíbia (Fig. 23). **Coxa**. Expandida dorsolateralmente, forma uma crista dorsal coberta por cerdas finas escassas (Fig. 20); nas pernas posteriores essa crista é mais proeminente que nas demais. **Fêmur**. Dorsalmente com uma fileira de cerdas longas, finas e simples alternadas com cerdas robustas (Fig. 23A); apicalmente com um par de cerdas robustas contíguas (Fig. 23C); abaixo da fileira dorsal há uma fileira de sensilas flamiformes (Fig. 23B); ventralmente com microporos, cerdas finas e uma fileira de cerdas espiniformes (Fig. 23F); superfície anterior coberta por espinhos, sensilas flamiformes e sensilas tétrades (Figs. 23D e E); superfície posterior com sensilas flamiformes escassas, apicalmente com uma fileira transversal de cerdas finas (Fig. 24). **Tíbia**. Metade apical retorcida (Figs. 21 e 22); sutura tibio-patelar longitudinal (Fig. 21) e quebra transversal/longitudinal (Figs. 21 e 22) presentes em todas as pernas; superfície posterior coberta por sensilas flamiformes, e com uma fileira transversal e uma fileira apical de cerdas espiniformes (Fig. 22A); anteriormente com uma fileira densa e longitudinal de cerdas finas, longas e simples e com sensilas flamiformes (Fig. 21). **Tarso**. Dorsalmente com sensilas flamiformes sobre a superfície (Fig. 25); ventralmente com uma fileira de cerdas espiniformes robustas (Fig. 26). **Garra tarsal**. Com uma única fileira de denticulos, aumentando em tamanho em direção ao ápice (Figs. 26 e 27); uma cerda longa, fina e simples presente próxima à base do último denticulo (Figs. 26 e 27); no lado oposto à cerda posterior há uma cerda curta simples (Fig. 27).

**Abdômen** (Figs. 8–9, 28–33). **Tergito** (Fig. 28). Margem posterior com espinhos diminutos concentrados medialmente e sensilas flamiformes e tétrades (Fig. 28B); se presentes, tubérculos nunca pareados ou bífidos (Fig. 8 e 9), cobertos por sensilas flamiformes escassas (Fig. 28A). **Esternito** (Fig. 29). Superfície coberta por microporos mais concentrados lateralmente (Fig. 29A) e sensilas flamiformes na porção medial (Fig. 29B); borda anterior com placas de atrito (Figs. 29C e D) e sensilas flamiformes (Fig. 32). **Brânquias**. Presentes nos segmentos I – V, voltadas para a região ventral do corpo, de tamanho reduzindo no segmento V (Fig. 9 e 29); brancas com margem lisa, sem costelas (Fig. 30) e com sensilas flamiformes; superfície com microporos concentrados principalmente na porção central da

brânquia (Fig. 30A). **Paraprocto** (Fig. 33). Margem posterior sem denticulos; superfície com cerdas simples e microporos. **Cerco**. Longo, medindo ao menos o comprimento do corpo; cerdas natatórias ausentes; margem posterior de cada artículo denteada e com sensilas flamiformes (Fig. 31). **Paracerco**. Reduzido em tamanho e número de artículos (13 – 19 artículos) (Fig. 9).

## **Discussão**

**Ninfas.** Embora as ninfas de *Baetodes* apresentem uma morfologia bem conspícua dentro de sua linhagem, poucas características podem ser consideradas únicas do gênero. O padrão plesiomórfico dentro de Ephemeroptera são ninfas com corpo adaptado para natação: corpo delgado, abdômen longo e tórax relativamente curto, cercos não longos, com cerdas natatórias primárias (Kluge, 2004). *Baetodes*, por outro lado, assim como outros gêneros reófilos de Baetidae não aparentados, apresenta as seguintes características: pernas alongadas com longas cerdas ao menos na margem dorsal do fêmur, tarso relativamente rotacionado, redução ou perda de brânquias, brânquias pouco traqueadas ou não traqueadas, redução ou perda completa das cerdas mediais (cerdas natatórias) dos cercos, redução parcial ou total do filamento caudal mediano (paracercos) (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999) e redução do comprimento do abdômen (Kluge, 2004). Dentro de Baetidae apenas *Baetodes* apresenta brânquias abdominais nos segmentos I–V (Kluge, 2004) e a quebra transversal na tíbia.

**Sensilas.** O que antes era chamado de cerdas simples e finas na margem distal dos flagerômeros e dos cercos (De-Souza *et al.*, 2011; Salinas *et al.*, 2011; Nieto, 2010), são na verdade, sensilas flamiformes (*flat-tipped sensilla*) (Figs. 23B e 32). Essas estruturas, apresentam uma base cilíndrica e o ápice em forma de chama. As sensilas flamiformes possivelmente, apresentam função quimiorreceptora, devido ao poro apical, que seria responsável por captar partículas químicas e; mecanorreceptora, devido à sua localização (ex. Fig. 11A) (em geral entre dois artículos: a porção proximal fica na borda posterior de um artículo e a parte flamiforme encostada na base do artículo adjacente) (Gaino & Reborá, 1996). Essas sensilas foram descritas inicialmente nos artículos antenais de três espécies reófilas de Ephemeroptera: uma de Baetidae *Baetis rhodani* (Pictet, 1843), e outros dois Heptagenidae, *Rhithrogena loyolaea* Navás, 1922 e *Epeorus sylvicola* (Pictet, 1843). E, posteriormente, foram reportadas também nos cercos e urotergitos (Gaino & Reborá, 1999b). Em *Baetodes* além das antenas, cercos e tergitos, essas sensilas flamiformes também foram encontradas nos esternitos, paracercos, nas brânquias e em grande quantidade nas pernas: ora espalhadas, ora formando fileiras. A presença/ausência, localização e formato da porção apical das sensilas flamiformes podem prover dados morfológicos para estudos filogenéticos e taxonômicos (Gaino & Reborá, 1996, 1999). O ápice das sensilas encontradas em *Rhithrogena*, por exemplo, possui o mesmo formato das sensilas de *Epeorus*. Esses dois gêneros, além de serem da mesma família, são considerados gêneros-irmãos (Gaino & Reborá, 1996). Nos exemplares de *Baetodes* aqui estudados sob MEV as sensilas flamiformes apresentam uma única conformação.

Outro grupo de sensilas também foi encontrado na margem anterior dos fêmures e nos tergitos. Essa sensila apresenta uma base única inserida na cutícula de onde partem quatro

cerdas (Fig. 23E). Acreditamos que se trate da mesma estrutura encontrada em Chaoboridae (Insecta: Diptera), com cinco cerdas e que apresenta função quimio e mecanorreceptora (Gaino & Reborá, 1999b). Os autores não definiram um nome para essa estrutura, então estamos chamando de sensila tétrade.

**Labro.** A fileira de cerdas bífidas e plumosas na margem distal do labro (Figs. 12A e 13A) está presente não só em *Baetodes* como também na maior parte dos gêneros de Baetidae e em Siphlaenigmatidae, sendo proposta como uma das sinapomorfias que unem filogeneticamente essas duas famílias (Kluge, 2004). A fileira submarginal de cerdas robustas, plumosas e basalmente bífidas na superfície ventral do labro de *Baetodes* (Fig. 13C) foi descrita inicialmente por Koss (1972) como fileira sublateral de cerdas espiniformes (Niéto, 2004) e, também ocorre em *Mayobaetis* (Waltz & McCafferty, 1985) e em *Prebaetodes* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996. Outros gêneros do Complexo *Baetodes* também apresentam a margem ventral do labro esclerosada (*Lugoiops*, *Mayobaetis* e *Moribaetis*). A cerda espiniforme na superfície ventral do labro de *Baetodes* (Fig. 13B) parece ser o resquício da fileira de cerdas espiniformes encontrada na mesma posição em muitos outros gêneros de Baetidae (eg. *Mayobaetis*, *Cloeodes* e *Callibaetis*) (ver Cruz *et al.*, 2009; Massariol & Salles, 2011). Em alguns espécimes, foram encontradas, ao invés de uma, duas cerdas em uma metade do labro, e apenas uma na metade oposta.

**Mandíbulas.** Com exceção a pouco espécimes, todos os demais indivíduos analisados possuem uma cerda no ápice da mola da mandíbula direita (Fig. 16B) assim como descrito por Mayo (1972). No MEV foi possível ver que essa cerda é pectinada. Alguns indivíduos analisados, entretanto, parecem possuir duas cerdas, mas sob microscópio óptico não conseguimos saber se trata-se de um artefato de técnica. Os indivíduos cuja mola não possui a cerda no ápice podem tê-la perdido no processo de montagem da lâmina. Por outro lado, em nenhum espécime estudado ou nos indivíduos cujas peças bucais foram ilustradas, a mandíbula esquerda apresentou cerdas no ápice da mola.

**Maxila.** Nas espécies descritas por De-souza *et al.* (2011) e Salinas *et al.* (2011) são reportados quatro denticulos (caninos) na maxila ao invés de apenas três. Tal confusão aconteceu por conta da semelhança entre a primeira cerda dentiforme e os caninos (Fig. 17B). À primeira vista duas cerdas pectinadas se destacam das demais por serem mais robustas se comparadas às demais cerdas pectinadas da fileira dorsal e ventral e foram consideradas como cerdas dentiformes por De-souza *et al.* (2011) e Salinas *et al.* (2011). Kluge (comunicação pessoal) entretanto, acredita que apenas a cerda mais próxima à primeira cerda dentiforme (semelhante aos caninos) pode ser considerada uma das cerdas dentiformes em função da sua base ser alargada como a da primeira (Fig. 17B). Sob essa ótica, *Baetodes* e *Indobaetis* Müller-Liebenau & Morihara, 1982 possuem apenas duas cerdas dentiformes na maxila (Kluge & Novikova, 2014), uma condição derivada dentro do agrupamento taxonômico Tridentisetae criado por Kluge *et al.* (1995). No presente trabalho estamos seguindo a proposta de Kluge em relação à maxila e consideramos que *Baetodes* possui apenas duas cerdas dentiformes.

**Lábio.** O lábio de *Baetodes* mantém as características que seguem o que Kluge (2004) chama de padrão geral de Baetidae (Turbanoculata – Kluge, 1997), como por exemplo: a glossa possui a base alargada e estreita apicalmente, estando situada a maior parte desta entre

as paraglossas; paraglossas inseridas apicalmente no mento (Fig. 18). De igual modo, em *Baetodes* as paraglossas mantêm a fileira longitudinal de cerdas da superfície dorsal (Fig. 19B) como nos demais Baetidae e Siphlaenigmatidae e perde a fileira ventral como na maioria dos Baetidae (Kluge, 2004).

A presença de ao menos uma cerda pectinada no ápice da glossa fica dúbia por conta do trabalho de Mayo (1972) e Nieto (2004). No trabalho de Mayo (1972) a autora ilustra, mas não descreve as peças bucais e em algumas dessas figuras não apresentam vestígios de cerdas pectinadas. Por essa razão, Nieto (2004) considera essas estruturas ausentes em *Baetodes chilloni* Mayo, 1972 e *B. solus* Mayo, 1972. Não se sabe a autoria dos desenhos: se foram feitos diretamente por Mayo ou por algum desenhista não especialista no grupo e, por isso, é importante que haja uma análise da série-tipo para que a ausência de cerdas pectinadas no ápice da glossa nessas espécies seja confirmada ou refutada.

As cerdas do ápice da glossa antes descritas como cerdas longas e finas ou finas e simples (eg. Salles & Polegatto, 2008; De-Souza *et al.*, 2011; Salinas *et al.*, 2011) na verdade são cerdas plumosas, distinguidas apenas sob microscópio eletrônico de varredura. O artigo II do palpo labial possui apenas uma cerda na superfície dorsal (Fig. 19C), em contraste com a fileira de cerdas encontrada em muitos outros gêneros de Baetidae (eg. *Acentrella* – Sroka & Arnekleiv, 2010; *Cloeodes* – Massariol & Salles, 2011).

**Teca alar posterior.** Segundo McCafferty *et al.* (1996) e McCafferty & Baumgardner (2003), a teca alar posterior pode estar completamente ausente na maior parte das espécies de *Baetodes*. No presente estudo, entretanto, as tecas alares posteriores estão presentes em todos os indivíduos analisados (Fig. 10), sendo difíceis de serem observadas nos indivíduos em estágios mais iniciais.

**Brânquias coxais.** Na margem posterior das coxas dos três pares de pernas das ninfas de *Baetodes*, podem estar presentes estruturas alongadas, não articuladas, chamadas brânquias coxais, cuja função ainda é discutível. Estruturas semelhantes podem ser observadas entre as coxas e os esternitos (brânquias torácicas – e.g. Nieto, 2004) das ninfas de outros gêneros reófilos como *Camelobaetidius* Demoulin, 1966, *Baetiella* Ueno, 1931 e *Heterocloeon* McDunnough, 1925 (Kluge, 2004). É possível que as brânquias coxais e torácicas estejam associadas à aquisição do hábito agarrante, entretanto, nenhum estudo foi feito para verificar tal relação. Não foram observadas variações intra-específicas no número das brânquias coxais como descrito por Cohen & Allen (1978), e, portanto, sugerimos que essa característica continue a ser usada na distinção entre as espécies.

**Tibia.** A tibia dos imaturos de *Baetodes* apresenta uma “quebra” transversal membranosa vista tanto nas superfícies anterior como posterior do artículo (Figs. 21 e 22), decorrente do processo de torção da tibia. Segundo Koss (1972), essas áreas conferem certa flexibilidade no segmento e atuam na absorção de choques mecânicos, contribuindo para o hábito agarrante das ninfas.

**Garra tarsal.** Dentro de Baetidae + Siphlaenigmatidae (Kluge, 2004) a garra tarsal com duas fileiras de denticulos é uma condição plesiomórfica. Em Baetidae, a fileira de denticulos mais próxima à superfície posterior pode estar reduzida (ex. *Acanthiops* Waltz & McCafferty, 1987) ou completamente ausente, como em *Baetodes* e demais gêneros do

agrupamento Baetungulata (Kluge & Novikova, 2011; Kluge, 2014). O número de fileiras de denticulos é usado para definir as duas maiores subfamílias de Baetidae (Gillies, 1991).

Garras tarsais em Baetidae podem apresentar cerdas subapicais em duas posições: (1) próxima ao denticulo mais apical (Fig. 26) ou (2) mais próxima ao ápice da garra (ver Sroka & Arnekleiv, 2010). Em *Baetodes* a cerda subapical está sempre na posição 1 e é uma das sinapomorfias que agrupam os gêneros do Complexo *Baetodes* (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996; Nieto, 2010). Entretanto, esta condição está presente não apenas nesse agrupamento como também em *Caribaetis* Kluge 1992, *Indobaetis* Müller-Liebenau & Morihara 1982, *Papuanatula* Lugo-Ortiz & McCafferty 1999 e alguns *Baetis* Leach 1815 (Kluge & Novikova, 2014), fomentando a discussão sobre o monofiletismo do Complexo *Baetodes*.

**Abdômen.** Em geral, as brânquias abdominais se inserem dorsalmente ou lateralmente nos segmentos (Dominguez *et al.*, 2006), mas em *Baetodes* e em *Afrobaetodes* as brânquias se inserem ventralmente (Fig. 29) (Kluge, 2004). O arranjo ventral das brânquias de *Baetodes* decorre do fato dos tergitos abdominais serem mais largos que os esternitos, assim, a inserção das brânquias, adjacente à pleura, fica mais próxima do centro do esternito que do centro do tergito (Mayo, 1968). Lugo-Ortiz & McCafferty (1996) sugerem que a disposição ventral das brânquias de *Baetodes* seja uma adaptação ao hábito agarrante, conferindo superfícies adicionais de atrito com o substrato, assim como ocorre em Heptageniidae.

As placas de atrito encontradas nos esternitos abdominais de *Baetodes* também estão presentes na mesma posição em *Acentrella* Bengtson, 1912 (ver Waltz & McCafferty, 1987) e *Indobaetis* (Kluge & Novikova, 2014).

Os cercos de *Baetodes* foram descritos por Needham & Murphy (1924) e citado por outros autores (eg. McCafferty & Baumgardner, 2003) como nús, por não apresentarem as densas cerdas natatórias presentes em grupos não-reófilos. Porém, Nieto (2010) chama atenção para a presença de pequenas cerdas simples nos cercos quando analisados sob microscópio óptico. Sob microscópio eletrônico de varredura, entretanto, é possível observar que essas cerdas finas são sensilas flamiformes.

#### 4.2 Caracteres com variação interespecífica

**Corpo.** Cabeça e tórax podem ser recobertos dorsalmente por espinhos diminutos.

**Cabeça.** Sutura epicranial: ramos laterais formando um ângulo de 90° (Fig. 34) ou com a curvatura atenuada (Fig. 35). **Antena:** enquanto o pedicelo sempre possui uma fileira longitudinal de cerdas, no 1° flagerômero essa característica pode ser variável (ver comentários) (Figs. 36 e 37).

**Peças bucais. Labro.** Semicircular (Fig. 38) ou subrectangular (Fig. 39), mais largo do que longo na maioria das espécies (Fig. 40), mas pode ser tão largo quanto longo ou, mais raramente, mais longo que largo (Fig. 39); margem distal emarginada (Figs. 38, 39 e 42) ou quase reta (Figs. 40 e 43); arco dorsal de cerdas contínuo (Fig. 41) ou descontínuo (Figs. 42 e 43); cerdas da porção mediana do arco dorsal de tamanho subigual, exceto por duas cerdas mais longas que outras (Figs. 40 e 43) ou, com cerdas curtas alternando cerdas longas (Figs. 38 e 42). **Mandíbulas.** Incisivos retos (Fig. 45) ou encurvados (Fig. 44); margem distomedial reta (Fig. 46) ou côncava (Figs. 44 e 45); margem externa com cerdas longas (Fig. 47) ou com

cerdas curtas (Figs. 15B e 48); prosteca esquerda com denticulos pontiagudos de tamanho aproximado (Fig. 49) ou com alguns denticulos truncados (Fig. 50). **Hipofaringe.** Língua com margem distal arredondada (Fig. 52) ou língua com margem distal afilada (Fig. 51). **Lábio.** *Glossa:* ápice com uma (Fig. 55), duas (Fig. 56) ou três cerdas pectinadas (Fig. 57). *Palpo:* artículo II com (Fig. 53) ou sem protuberância distomedial (Fig. 54).

**Tórax. Pronoto.** *Margem posterior:* (1) sem protuberância (Figs. 58 e 59) ou, (2) com um único tubérculo simples (Figs. 60 e 61) ou, (3) com um único tubérculo apicalmente bifido (ver tubérculo medial na Fig. 64) ou, (4) com dois tubérculos (Fig. 62) ou, (5) com três tubérculos: um maior na margem posterior e dois subapicais (Fig. 63) ou, (7) com três tubérculos na margem posterior: o medial mais longo e bifido e dois menores e simples (Fig. 64). **Mesonoto.** Sem tubérculos ou, com dois tubérculos subapicais (Fig. 65) ou, com um simples tubérculo na margem posterior (Fig. 66). **Metanoto.** *Margem posterior* – Tubérculo do metanoto (TM) x tubérculo do 2º segmento abdominal (T2A): (1) TM>T2A (Fig. 67) ou, (2) TM=T2A (Fig. 68) ou, (3) TM<T2A (Fig. 69). **Mesoesterno.** Borda do apódema esternal com ou sem projeção esclerosada. **Brânquias coxais.** *Número:* 0 (Fig. 70), 1 (Fig. 71), 2 (Fig. 72) ou 1 com uma pequena projeção na base (Figs. 73 e 74). *Tamanho:* menor ou maior que o trocânter. **Coxa III.** *Crista dorsal:* com (Fig. 75) ou sem constrição (Fig. 76); com (Figs. 72 e 76) ou sem uma densa fileira de cerdas finas e longas (Fig. 75). **Fêmur.** *Região basal:* com (Figs. 77 e 78) ou sem uma fileira transversal de cerdas clavadas na superfície anterior. Superfície ventral: com cerdas espiniformes longas (Fig. 77) ou curtas. *Margem dorsal:* com cerdas robustas e clavadas (Fig. 79), com cerdas robustas achatadas (Fig. 80) ou cerdas robustas espiniformes (Fig. 81). *Cerdas robustas:* curtas (menos de 1/3 da largura máxima do fêmur) ou longas (cerca de 1/2 da largura máxima do fêmur). **Garra tarsal.** Algumas espécies com poucos denticulos (5, 6) e outras com muitos denticulos (ex. 12); denticulos basais curtos (Fig. 82) ou alongados (Fig. 83).

**Abdômen. Tubérculos.** *Formato:* pontiagudos (Fig. 88) ou arredondados (Figs. 89 e 90). *Segmentos:* ausentes (Figs. 84 e 85), presentes em todos os segmentos (Figs. 86 e 87) ou presentes em apenas alguns segmentos (eg. I–VIII, I–IX, ou II–IV). *Tubérculo do segmento 1 (T1) x Tubérculo do segmento 2 (T2):* T1<T2, T1=T2, T1>T2. *Inclinação:* (1) eretos – formando um ângulo de 90° com a superfície do tergo, (2) oblíquos – formando um ângulo aproximado de 45° com a superfície do tergo (Fig. 90), (3) voltados para trás – formando um ângulo menor que 45° com a superfície do tergo (Fig. 88). **Esterno.** Placas de atrito com denticulos curtos e ocupando uma pequena parte do esternito (Figs. 29 C e D, 96) ou com denticulos longos (Fig. 95) ocupando mais da metade do esternito (Fig. 94); margem posterior com (Figs. 91 e 92) ou sem longas cerdas espiniformes (Fig. 93). **Brânquias.** Redondas (Fig. 97); em forma de gota (Fig. 98); subretangulares (Fig. 100) ou com a margem interna curva e a externa reta (Fig. 99). **Paracercos.** Vestigial (menor que a metade do segmento X) (Fig. 101) ou rudimentar (ao menos do tamanho do segmento X) (Fig. 102).

## Discussão

Assim como todos os demais efemerópteros, *Baetodes* apresenta 3 ocelos: dois laterais e um medial (Fig. 7). Em *Baetodes itatiyanus* Demoulin 1955, entretanto, os ocelos não foram observados pelo autor da espécie e por Nieto (2004), que teve acesso a alguns síntipos depositados no L'Institute Royal des Sciences Naturelles, Bruxelas, Bélgica. Em análise de fotos dos síntipos, não conseguimos observar os ocelos da mesma forma que os demais autores. Após coletas, das ninfas encontradas na localidade-tipo todas apresentavam ocelos e brânquias coxais (De-Souza, 2010). Demoulin (1955), ressalta na descrição original da espécie que o material é proveniente de uma excursão ao Brasil entre 1922 e 1923 e sofreu um longo período de dessecação antes de serem recolocados em álcool. O estado de conservação do material, portanto, é precário e tal fato pode ser responsável pela impossibilidade de se observar os ocelos. Desta forma, ainda permanece em dúvida a real ausência dessas estruturas, necessitando de uma análise mais detalhada do material-tipo de *B. itatiyanus* e novas coletas na localidade-tipo.

As cerdas nos artículos basais das antenas de *Baetodes* foram ilustradas na descrição original da espécie-tipo e negligenciadas nas descrições subsequentes, tendo registro dessas cerdas apenas nos trabalhos de Flowers (1987), Nieto (2004) e De-Souza *et al.* (2011). Por esta razão, torna-se mais difícil saber como essa característica varia dentro do gênero. Enquanto que nas antenas de *Baetodes*, o pedicelo sempre possui uma conspícua fileira longitudinal de cerdas, as cerdas do escapo são mais curtas e mais difíceis de serem observadas (Fig. 11). Na maior parte do material examinado essas cerdas não formam uma fileira bem marcada, sendo mais semelhante a um tufo que pode se alongar desde a borda anterior do escapo até próximo à borda posterior do artículo ou ficarem mais concentradas próximas à borda anterior.

Em todos espécimes examinados também foi encontrada uma fileira de cerdas tão longas quanto as cerdas do pedicelo na margem externa do 1º flagerômero (Fig. 11). No trabalho de Flowers (1987), entretanto, ilustrando as antenas de *B. tritus* Cohen & Allen, 1972, *B. velmae* Cohen & Allen, 1978 e *B. deficiens* Cohen & Allen, 1972, o autor não desenhou cerdas apenas no escapo e flagerômero I de *B. deficiens* (Ver Figs. 16–18 em Flowers, 1987). De igual modo, Nieto (2004) embora não mencione nas descrições a ausência/presença de cerdas nos flagerômeros, estas cerdas estão ausentes no desenho da antena de *Baetodes cochunaensis* Nieto, 2004 (Fig. 37). Como as cerdas no flagerômero I não apresentam grandes dificuldades de serem vistas sob microscópio ótico, estamos considerando a presença/ausência da fileira de cerdas no flagerômero I como uma característica de variação interespecífica.

Os tubérculos de *Baetodes*, tanto do tórax quanto do abdômen, são estruturas que geram grandes confusões entre os pesquisadores. Isso porque essas protuberâncias variam muito em forma, tamanho e inclinação, e as categorias criadas para agrupar essa variação são muito relativas e refletem o conhecimento dos autores acerca do universo das espécies de *Baetodes* no momento das descrições. Tubérculos, por exemplo, antes considerados protuberantes para algum autor podem não passar de tubérculos moderados a reduzidos para outro.

As placas de atrito (Figs. 29 C e D) na maioria das espécies são difíceis de serem vistas sob microscópio óptico e estereoscópico, logo, não é de se estranhar que essas estruturas não tenham sido registradas para o gênero até o presente trabalho. Nas espécies estudadas, com exceção a duas espécies, todas as demais apresentam o padrão de placas de atrito com denticulos curtos (Fig. 96). Após observar as placas de atrito com auxílio do microscópio eletrônico de varredura e, portanto, já sabendo a posição em que se encontram no esternito e seu aspecto geral foi possível observá-las sob microscópio óptico com auxílio da objetiva de imersão (100x). Por outro lado, as placas de atrito com denticulos alongados (Figs. 94 e 95) podem ser vistas até no microscópio estereoscópico sob a forma de manchas mais escuras em especial nos esternitos I–III. No primeiro segmento abdominal as placas podem chegar a ocupar quase completamente toda a superfície central do esternito (Fig. 94). Diferenças na extensão das placas de atrito são encontradas também nas espécies de *Acentrella*. Segundo Waltz & McCafferty (1987), nas espécies relacionadas à *A. lapponica* Bengtsson 1912 as placas de atrito apresentam áreas de cobertura maiores que as demais espécies, podendo cobrir 1/3 da superfície do esternito.

#### 4.3 Terminologia

No presente trabalho estamos usando o termo “arco dorsal” pra definir a fileira de cerdas subapicais + fileira sublateral do labro, ambas na superfície dorsal da estrutura. A escolha do termo visa padronizar a nomenclatura de *Baetodes* seguindo a nomenclatura usada em outros gêneros de Baetidae (ver Boldrini & Pes, 2014; Cruz & De-Souza, 2014). Adicionalmente, o termo parece ser mais adequado por haver, em muitos casos, uma grande dificuldade em definir onde termina a fileira subapical e onde começa a fileira sublateral. No caso em que há claramente um espaço entre as duas fileiras estamos chamando de arco dorsal descontínuo (Figs. 42 e 43) e quando não há essa divisão chamamos de arco dorsal contínuo (Fig. 41).

A coxa dos três pares de pernas possui uma expansão dorsolateral (Koss, 1972) que Mayo (1972) chamou de crista dorsal da coxa. Na coxa III essa estrutura é mais proeminente que nas demais e pode: (1) se estender por todo comprimento da coxa ou (2) estar limitada à metade distal da coxa (Koss, 1972). Propomos que as condições 1 e 2 categorizadas por Koss (1972) sejam chamadas de crista dorsal sem constrição (Fig. 76) e crista dorsal com constrição (Fig. 75), respectivamente (De-Souza *et al.*, 2011).

As cerdas clavadas da margem dorsal do fêmur (termo proposto por Koss, 1972) nem sempre apresentam uma clava no ápice. Por outro lado, estas sempre são mais espessas e esclerosadas em relação às cerdas finas adjacentes. Desta forma, o termo “cerdas robustas” proposto por De-Souza (2010) seria mais adequado por abranger as cerdas mais espessas, independente do formato do ápice, podendo ser robustas clavadas (Fig. 79) ou robustas espiniformes (Fig. 81).

Estamos usando o termo “cerda posterior” proposto por Kluge & Novikova (2014) para definir a cerda adjacente ao denticulo mais distal da garra tarsal (Fig. 26). Dessa forma é possível distinguir a posição da cerda ao longo da garra (cerda posterior – adjacente ao

dentículo distal, com em *Baetodes*; cerda subapical – mais próxima ao ápice da garra, como em *Acentrella*).

No abdômen, os autores chamam toda protuberância de tubérculo, podendo ser pouco discerníveis, reduzidos, moderados e bem desenvolvidos (= protuberantes). No tórax, a nomenclatura é mais confusa. Os autores chamam de protuberância o que seria um tubérculo pequeno ou então, margem elevada para indicar um tubérculo pouco discernível.

Propomos que seja chamada de “protuberância” ou “tubérculo” toda e qualquer elevação do tergo que forme uma concavidade. Desta forma, tanto um tubérculo bem desenvolvido (ver o pronoto na fig. 24 de Nieto, 2004) quanto o que De-Souza *et al.* (2011) chamou de “margem do pronoto levemente elevada” (ver pronoto na fig. 1 de De-Souza *et al.*, 2011) são protuberâncias. Sob essa ótica, temos as seguintes condições: (1) pronoto sem protuberância – quando a margem do pronoto em vista dorsal segue uma linha reta (pronoto sem tubérculo ou elevação) (Fig. 59) ou quando a margem do pronoto em vista dorsal forma um pequeno triângulo medial mas que não forma uma concavidade (margem elevada); (2) pronoto com protuberância – quando a margem do tergo forma uma concavidade. Há um linha tênue entre as condições 1 e 2 quando a protuberância é pouco discernível, e por isso, essas categorias devem ser usadas com cautela. O grau de desenvolvimento dos tubérculos pode ser dada com proporções, como por exemplo: tão longo quanto largo, ou 2x mais comprido que largo ou ainda mais largo que longo (pouco discernível).

O tamanho do tubérculo do metanoto não varia entre os indivíduos de uma mesma espécie, podendo ser reduzido ou proeminente independentemente do tamanho dos demais tubérculos. Como indicação de tamanho desses tubérculos metatorácicos, De-Souza *et al.* (2011) e Salinas *et al.* (2011) comparam o comprimento do tubérculo do metanoto com o tubérculo do segmento abdominal I. Essa proporção se mostrou pouco funcional em termos taxonômicos, uma vez que o tubérculo abdominal I também apresenta uma grande variação de tamanho entre as espécies, e, portanto, fazer essa proporção é comparar duas estruturas altamente variáveis. Dessa forma, *Baetodes iuaquita* De-Souza, Salles & Nessimian, 2011 (Fig. 69), por exemplo, que apresenta o tubérculo do metanoto muito curto e os tubérculos abdominais moderados, entraria na mesma categoria que *B. gibbus* Nieto, 2004, que apresenta o tubérculo do metanoto moderado e o tubérculo abdominal medindo o dobro do comprimento dos demais. Sob essa ótica, propomos que os tubérculos tanto do metanoto quanto do segmento abdominal I sejam comparados com o tubérculo abdominal II, cujo comprimento, em geral, é muito próximo aos tubérculos subsequentes.

O que Mayo (1968) na descrição de *Baetodes spinae* Mayo, 1968 chama de “pronoto com uma protuberância medial com dois espinhos” – até aquele momento, tanto os tubérculos como algumas outras estruturas de *Baetodes*, mesmo apresentando origens e características completamente diferentes eram chamadas de espinhos (ver Koss, 1972) – e mais tarde, Nieto (2004) chamou de “pronoto com dois tubérculos”, estamos chamando de “pronoto bifido” (ver tubérculo medial da Fig. 64). O termo nos parece mais adequado, uma vez que a protuberância possui uma base única, bifurcando apenas no ápice, em contraste com os dois tubérculos no pronoto de *B. sp12*, que não compartilham a mesma base e se encontram numa posição mais lateral do noto (Fig. 62).

A confusão causada pelos tubérculos abdominais se concentra na presença ou ausência dessas estruturas. Alguns tubérculos podem ser tão pequenos que chegam a ser imperceptíveis em vista lateral. Propomos que a presença ou ausência dos tubérculos abdominais seja determinada após análise do indivíduo em vista dorsal. Se a margem do tergo segue uma linha reta, então dizemos que o tubérculo está ausente (Fig. 85). Por outro lado, se a parte medial do tergo forma um pequeno triângulo, dizemos que o tubérculo está presente, embora pouco discernível.

Próximo à margem anterior do esternito encontra-se uma área com vários conjuntos de denticulos. Estamos chamando essa estrutura de placa de atrito (Fig. 29 C e D) em analogia à mesma estrutura encontrada em *Acentrella* Bengtson, 1912 (ver Waltz & McCafferty, 1987). Mas ainda se faz necessário que a função dessas placas seja testada para saber se o termo está sendo bem aplicado. Essas placas de atrito também estão presentes na mesma posição nos esternitos de *Indobaetis* (Kluge & Novikova, 2014) e os autores chamam essa estrutura de “denticulos no canto antero-lateral do esternito”.

#### 4.4 Características adicionais

As espécies descritas por Cohen e Allen (1972, 1978) geram alguns problemas taxonômicos dentro do gênero *Baetodes*. Além de as peças bucais dessas espécies não serem descritas, os autores tampouco informam com precisão o número de brânquias coxais. Além disso, dentro da mesma série-tipo de algumas espécies, uns indivíduos apresentam números diferentes de brânquias coxais. É importante que o material-tipo das espécies de Cohen & Allen (1972, 1978) seja revisado e as descrições complementadas. Análises de fotografias dos holótipos de *Baetodes adustrus*, *B. fuscipes* e *B. noventus* descritas por esses autores nos permitiram acrescentar algumas características às descrições originais.

#### *Baetodes adustrus* Cohen & Allen, 1972

**Cabeça.** Ramos laterais da sutura epicranial formando um ângulo de 90°; escapo de tamanho subigual ao pedicelo. **Tórax.** Pronoto e mesonoto sem elevação ou tubérculo; metanoto com tubérculo arredondado, ereto e de tamanho moderado subigual ao tamanho do tubérculo abdominal II. **Abdômen.** Tubérculos abdominais arredondados, presentes nos segmentos I–VII; eretos nos primeiros segmentos e curvando-se posteriormente nos segmentos seguintes.

**Comentários.** Os autores da espécie descrevem o pronoto com uma elevação. Analisando das fotos do holótipo, entretanto, o pronoto não apresenta qualquer tipo de protuberância. Não foi possível precisar o número de brânquias coxais.

#### *Baetodes fuscipes* Cohen & Allen, 1972

**Comentários.** Os autores da espécie afirmam que há uma elevação razoavelmente desenvolvida na margem posterior do pronoto. E essa característica é usada por Mayo (1973)

para separar *Baetodes fuscipes* de *B. furvus* Mayo, 1973. O holótipo de *B. fuscipes*, entretanto, não apresenta qualquer projeção ou elevação no pronoto.

***Baetodes noventus* Cohen & Allen, 1972**

**Cabeça.** Ramo lateral da sutura epicranial formando um ângulo de 90°. **Tórax.** Pronoto com um pequena tubérculo; coxa III com constrição; cada coxa com 2 brânquias coxais longas (aproximadamente 2x o comprimento do trocânter). **Abdômen.** Tubérculos arredondados, presentes nos segmentos I – IX, pouco discerníveis nos segmentos VIII e IX; brânquias redondas, traquéias não-pigmentadas.

**Comentários.** Os autores da espécie dizem que há um tubérculo proeminente no pronoto. A margem posterior do pronoto, entretanto, apresenta apenas um tubérculo curto, mais largo que longo. Cohen & Allen (1972, 1978) se limitam a dizer que *Baetodes noventus* possui brânquias coxais, sem mais detalhes. Análise do holótipo revela que as pernas possuem duas longas brânquias coxais.

4.5 Chave para ninfas das espécies conhecidas de *Baetodes* da América do Sul

1. Sem ocelos ----- ***B. itatiyanus***
- 1a. Com ocelos (Fig. 7) ----- 2
2. Brânquias coxais ausentes (Fig. 70) ----- 3
- 2a. Brânquias coxais presentes (Figs. 71 e 72) ----- 10
3. Paracercos muito curtos, medindo menos que a metade do tergo X (Fig. 101), glossa muito curta, não ultrapassando a metade basal da paraglossa ----- ***B. traversae***
- 3a. Paracercos medindo ao menos o comprimento do tergo X (Fig. 102), glossa pouco menor que a paraglossa, ultrapassando a metade basal da paraglossa ----- 4
4. Labro com arco dorsal contínuo, medialmente composto por um grande número de cerdas (mais de 10) de tamanho subigual (Fig. 41) ----- 5
- 4a. Labro com arco dorsal descontínuo, medialmente composto por um número reduzido de cerdas (cerca de 5) de tamanho desigual, alternando uma longa, uma curta (Fig. 38) ----- 6
5. Tubérculos abdominais presentes (Figs. 86 e 87), mandíbulas com denticulos encurvados (Fig. 44) ----- ***B. rutilus***
- 5a. Tubérculos abdominais ausentes (Figs. 84 e 85), mandíbulas com denticulos retos (Fig. 45) ----- ***B. copiosus***
6. Tubérculos abdominais ausentes (Figs. 84 e 85) ----- 7
- 6a. Tubérculos abdominais presentes (Figs. 86 e 87) ----- 8
7. Ninfas medindo cerca de 4,5 mm, artigo I do palpo labial com projeção distomedial (Fig. 53) ----- ***B. cochunaensis***
- 7a. Ninfas medindo cerca de 3 mm, artigo I do palpo labial sem projeção distomedial (Fig. 54) ----- ***B. solus***

8. Mandíbulas com margem distomedial reta (Fig. 46), glossa com três cerdas pectinadas apicais (Fig. 57) ----- **B. sp6**
- 8a. Mandíbulas com margem distomedial côncava (Fig. 45), glossa com uma única cerda pectinada apical (Fig. 55) ----- 9
9. Ninfas medindo cerca de 2,8 – 3,8 mm, prosteca esquerda com dentículos distais truncados (Fig. 50), tergitos abdominais com manchas anterolaterais escuras --- **B. sp16**
- 9a. Ninfas medindo cerca de 4,5 – 7,0 mm, prosteca esquerda com dentículos alongados e pontiagudos (Fig. 49), tergitos abdominais sem manchas anterolaterais escuras -----  
----- **B. serratus**
10. Uma brânquia em cada coxa (Figs. 71 e 74) ----- 11
- 10a. Duas brânquias em cada coxa (Fig. 72) ----- 26
11. Tubérculos abdominais ausentes (Figs. 84 e 85) ----- **B. sancticatarinae**
- 11a. Tubérculos abdominais presentes (Figs. 86 e 87) ----- 12
12. Cabeça e tórax cobertos por espinhos diminutos ----- **B. sp4**
- 12a. Cabeça e tórax sem espinhos na superfície ----- 13
13. Mesonoto com dois tubérculos subapicais pontiagudos (Fig. 65) ----- **B. sp13**
- 13a. Mesonoto sem tubérculos ----- 14
14. Pronoto com três tubérculos: um na margem posterior e dois subapicais (Fig. 63) -----  
----- **B. sp15**
- 14a. Pronoto com um único tubérculo ou sem tubérculos (Figs. 58 – 61) ----- 15
15. Labro com arco dorsal medialmente composto por um grande número de cerdas (mais de 10) de tamanho subigual (Fig. 40) ----- 16
- 15a. Labro com arco dorsal medialmente composto por um número reduzido de cerdas (cerca de 5) de tamanho desigual, alternando uma longa, uma curta (Fig. 38) ----- 19
16. Tubérculos abdominais pontiagudos (Fig. 88), brânquia coxal com uma projeção basal (Figs. 73 e 74), mandíbulas com incisivos retos (Fig. 45), lábio com duas cerdas pectinadas no ápice da glossa (Fig. 56) ----- **B. diasae**
- 16a. Tubérculos abdominais arredondados (Fig. 89), brânquia coxal sem uma projeção basal (Fig. 71), mandíbulas com incisivos curvados (Fig. 44), lábio com uma única cerda pectinada no ápice da glossa (Fig. 55) ----- 17
17. Fêmur com cerdas robustas clavadas e não-achatadas (Fig. 79), tubérculos abdominais presentes nos segmentos I – VIII ----- **B. sp17**
- 17a. Fêmur com cerdas robustas clavadas e achatadas (Fig. 80), tubérculos abdominais nos segmentos I – IX ----- 18
18. Tubérculo do metanoto tão longo quanto o tubérculo do segmento abdominal I -----  
----- **B. sp18**
- 18a. Tubérculo do metanoto com cerca de metade do comprimento do tubérculo do segmento abdominal II (Fig. 69) ----- **B. iuaquita**
19. Lábio com duas cerdas pectinadas no ápice da glossa (Fig. 56) ----- 20
- 19a. Lábio com uma única cerda pectinada no ápice da glossa (Fig. 55) ----- 21
20. Ninfas pequenas, medindo cerca de 3 mm, brânquia coxal mais longa que a coxa, cerdas robustas mais longas, ou ao menos do mesmo tamanho que as finas, tubérculos de tamanho moderado ----- **B. uruguai**

- 20a. Ninfas grandes, medindo cerca de 6 mm, brânquia coxal mais curta que a coxa, cerdas robustas menores que as cerdas finas, tubérculos reduzidos ----- **B. sp9**
21. Tubérculos abdominais pontiagudos (Fig. 88) ----- 22
- 21a. Tubérculos abdominais arredondados (Figs. 89 e 90) ----- 23
22. Paraglossa com uma cerda não-pectinada, margem dorsal do fêmur com cerdas robustas pouco discerníveis ----- **B. peniculus**
- 22a. Paraglossa sem cerdas não-pectinadas, margem dorsal do fêmur com cerdas robustas discerníveis ----- **B. sp14**
23. Pronoto com tubérculo moderado (ao menos tão longo quanto largo) (Fig. 61) -----  
----- **B. proscolus**
- 23a. Pronoto com tubérculo pouco discernível (mais largo que longo) ----- 24
24. Fêmur com cerdas robustas medindo cerca de  $\frac{1}{2}$  do comprimento das cerdas finas -----  
----- **B. santatereza**
- 24a. Fêmur com cerdas robustas medindo ao menos  $\frac{3}{4}$  do comprimento das cerdas finas -----  
----- 25
25. Tubérculos abdominais moderados, tamanho corporal entre 4,2 – 5,0 mm, padrão de cor com manchas escuras bem marcadas no pronoto e mesonoto ----- **B. liviae**
- 25a. Tubérculos abdominais proeminentes, tamanho corporal em torno de 3,0 – 3,8 mm, padrão de cor sem manchas escuras bem marcadas no pronoto e mesonoto -----  
----- **B. capixaba**
26. Tubérculos abdominais ausentes (Figs. 84 e 85) ----- 27
- 26a. Tubérculos abdominais presentes (Figs. 86 e 87) ----- 29
27. Ápice da glossa com duas cerdas pectinadas (Fig. 56) ----- **B. pehuenche**
- 27a. Ápice da glossa sem cerdas pectinadas ----- 28
28. Ápice da glossa com uma cerda espiniforme ----- **B. andamagensis**
- 28a. Ápice da glossa apenas com cerdas longas e finas ----- **B. chilloni**
29. Margem posterior dos esternitos com longas cerdas espiniformes (Figs. 91 e 92) -----  
----- **B. sp5**
- 29a. Margem posterior dos esternitos sem cerdas longas (Fig. 93) ----- 30
30. Mesonoto com tubérculos subapicais ----- 31
- 30a. Mesonoto sem tubérculos ----- 34
31. Margem posterior do pronoto com dois tubérculos sublaterais e medialmente sem tubérculos (Fig. 62), mandíbulas com margem distomedial reta ----- **B. sp12**
- 31a. Margem posterior com um tubérculos na porção medial podendo ser um único tubérculo simples (Fig. 61) ou bífido ou; com um tubérculo medial bífido margeado por dois tubérculos simples menores (Fig. 64), mandíbulas com margem distomedial côncava (Fig. 45) -----32
32. Margem posterior do pronoto com um único tubérculo simples (Fig. 61), tubérculo abdominal I maior que o tubérculo abdominal II ( $TA I \cong 1,5 TA II$ ) ----- **B. sp11**
- 32a. Margem posterior do pronoto com ao menos um tubérculo bífido, tubérculo abdominal I de tamanho subigual ao do tubérculo abdominal II ----- 33
33. Margem posterior do pronoto apenas com um tubérculo bífido, tubérculo do metanoto medindo aproximadamente a metade do tubérculo abdominal II ----- **B. spinae**

- 33a. Margem posterior do pronoto com um tubérculo bífido e dois tubérculos menores adjacentes (Fig. 64), tubérculo do metanoto medindo aproximadamente o dobro do tubérculo abdominal II ----- **B. pseudospinae**
34. Tubérculos abdominais muito reduzidos, podendo ser observados em vista lateral apenas a partir do segmento IV ----- 35
- 34a. Tubérculos abdominais moderados, podendo ser observados em vista lateral ao menos a partir do segmento II ----- 36
35. Ápice da glossa com duas cerdas pectinadas (Fig. 56), margem dorsal do fêmur com cerdas robustas medindo a metade do comprimento das cerdas finas ----- **B. yuracare**
- 35a. Ápice da glossa com três cerdas pectinadas (Fig. 57), margem dorsal do fêmur com cerdas robustas medindo ao menos 2/3 do comprimento das cerdas finas ----- **B. awa**
36. Margem posterior do pronoto com um tubérculo simples não-bífido (Fig. 61) ----- 37
- 36a. Margem posterior do pronoto sem tubérculos (Fig. 59) ----- 39
37. Ápice da glossa com duas cerdas pectinadas (Fig. 56), tubérculo do metanoto medindo a metade do tubérculo abdominal II, tubérculo abdominal I medindo o dobro do tubérculo abdominal II ----- **B. gibbus**
- 37a. Ápice da glossa com uma cerda pectinada (Fig. 55), tubérculo do metanoto de tamanho subigual ou maior que o tubérculo abdominal II, tubérculos abdominais de tamanho aproximados ----- 38
38. Ninfas pequenas, medindo 3 mm de comprimento, tubérculo do metanoto medindo o dobro do comprimento tubérculo abdominal II, margem dorsal do fêmur com 15–17 cerdas robustas, apódema mesoesternal sem projeção esclerosada ----- **B. sp8**
- 38a. Ninfas grandes, medindo 6 mm de comprimento, tubérculo do metanoto de comprimento subigual ao tubérculo abdominal II, margem dorsal do fêmur com seis cerdas robustas, apódema mesoesternal com projeção esclerosada ----- **B. proiectus**
39. Tubérculos abdominais pontiagudos ao menos os mais distais (Fig. 88) ----- 40
- 39a. Todos tubérculos abdominais arredondados (Figs. 89 e 90) ----- 41
40. Ninfas medindo cerca de 5,8 mm, labro com fileira de cerdas de tamanho subigual (Fig. 40) ----- **B. sp2**
- 40a. Ninfas medindo cerca de 4,0 mm, labro com fileira de cerdas de tamanho desigual alternando uma longa, uma curta (Fig. 38) ----- **B. sp7**
41. Tubérculo abdominal I de tamanho diferente dos demais ----- 42
- 41a. Tubérculo abdominal I de tamanho subigual aos demais segmentos ----- 43
42. Tubérculo abdominal I muito curto, não visível em vista lateral ----- **B. sp10**
- 42a. Tubérculo abdominal I robusto com base larga e com cerca de 1,5 x o comprimento do tubérculo abdominal II ----- **B. pseudogibbus**
43. Ápice da glossa com três cerdas pectinadas (Fig. 57) ----- **B. sp3**
- 43a. Ápice da glossa com duas cerdas pectinadas (Fig. 56) ----- 44
44. Base do fêmur com uma fileira transversal de cerdas robustas clavadas (Figs. 77 e 78), apódema mesoesternal com projeção esclerosada ----- **B. sp1**
- 44a. Base do fêmur sem uma fileira transversal de cerdas robustas clavadas, apódema mesoesternal sem projeção esclerosada ----- 45

45. Ninfas com 3,0–4,0 mm de comprimento, margem dorsal do fêmur com 6–7 cerdas robustas, garra tarsal com 5–6 denticulos ----- *B. levis*
- 45a. Ninfas com cerca de 5,5 mm de comprimento, margem dorsal do fêmur com 10–11 cerdas robustas, garra tarsal com 10–11 denticulos ----- *B. huaico*

## 5. Conclusões

---

A descoberta das sensilas e placas de atrito em *Baetodes* nos mostram como o uso de microscópios cada vez mais potentes nos permite avançar ainda mais no conhecimento morfológico dos representantes do gênero. As peças bucais, brânquias coxais e os tubérculos abdominais demonstraram ser de grande utilidade para a distinção entre as espécies.

A ampliação da descrição genérica, bem como a listagem e ilustração das características de variação interespecíficas são apenas o primeiro passo para entender um gênero tão diverso, confuso e pouco estudado comparativamente. Compreender melhor a morfologia de *Baetodes* nos proporciona um melhor direcionamento para os futuros estudos filogenéticos e taxonômicos envolvendo *Baetodes* e gêneros relacionados.

Até o presente momento, o uso dos tubérculos terciais como uma ferramenta taxonômica era feito pelos especialistas de forma independente e confusa. Seguir a proposta de padronização apresentada nesse trabalho para o uso dessas e de outras estruturas morfológicas proverá um melhor entendimento entre os autores.

O uso de instrumentos de microscopia mais potentes nos permitiu registrar pela primeira vez para as espécies de *Baetodes* algumas estruturas como sensilas e placas de atrito, antes negligenciadas ou não-observadas sob microscópio óptico.

Ainda é necessário que algumas questões sejam elucidadas como as que envolvem *Baetodes itatiyanus* e as espécies da América Central de Cohen & Allen (1972, 1978). Apenas após uma revisão mais detalhada dessas espécies será possível elaborar uma chave de identificação que contemple todas as espécies conhecidas de *Baetodes*.

## 6. Referências bibliográficas

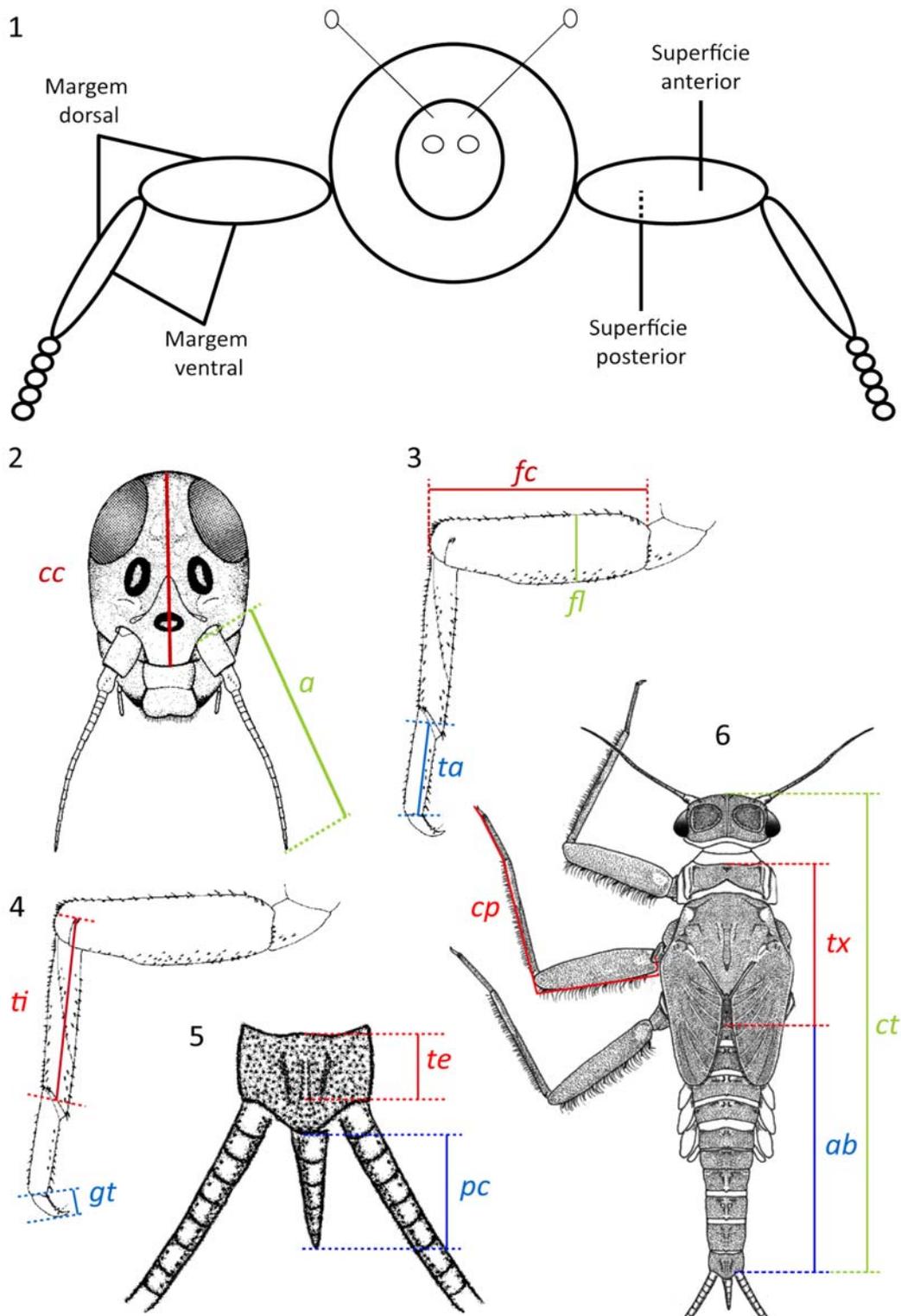
---

- BOLDRINI, R. & PES, A.M.O. 2014. Five new species of *Camelobaetidius* Demoulin, 1966 (Ephemeroptera: Baetidae), and redescription of *Camelobaetidius mexicanus* (Traver & Edmunds, 1968). *Zootaxa*, **3796** (3): 545–567.
- COHEN, S. & ALLEN, R. 1972. New Species of *Baetodes* from Mexico and Central America. *Pan-Pacific Entomologist*, **48** (2): 123–135.
- COHEN, S.D. & ALLEN, R.K. 1978. Generic revisions of Mayfly Nymphs III. *Baetodes* in North and Central America (Baetidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **51** (2): 253–269.
- CRUZ, P.V. & DE-SOUZA, M.R. 2014. Two new species of *Apobaetis* Day, 1955 (Ephemeroptera: Baetidae) from Brazil. *Zootaxa*, **3866** (4): 591–599.

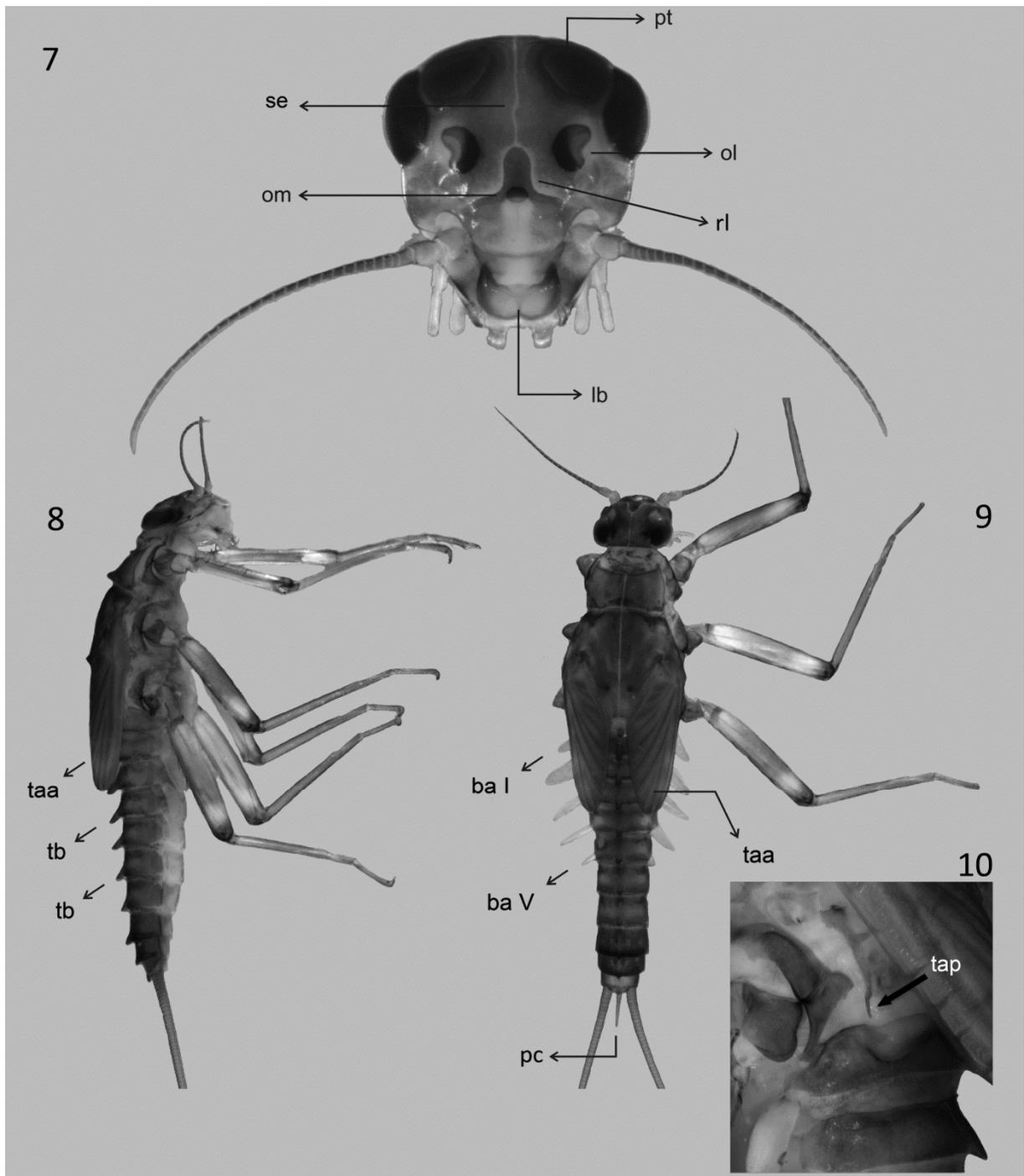
- Cruz, P.V.; Salles, F.F. & Hamada, N. 2009. Two new species of *Callibaetis* Eaton (Ephemeroptera: Baetidae) from Southeastern Brazil. **Zootaxa**, **2261**: 23–38.
- DALLWITZ, M. J. 1980. A general system for coding taxonomic descriptions. **Taxon**, **29**: 41–6.
- DEMOULIN, G. 1955. Une mission biologique belge au Brésil. Éphéméroptères. **Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique**, **31**: 1–32.
- DE-SOUZA, M.R. 2010. **Taxonomia do gênero *Baetodes* Needham & Murphy (Insecta: Ephemeroptera) no Sudeste brasileiro**. Dissertação de mestrado do programa de pós-graduação em Ciências Biológicas – modalidade zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro/ Museu Nacional, xvi + 93p.
- DE-SOUZA, M.R.; SALLES, F.F.; NESSIMIAN, J.L. 2011. Three new species of *Baetodes* Needham & Murphy (Ephemeroptera: Baetidae) from Espírito Santo State, Brazil. **Aquatic insects**, **33** (2): 96–104.
- DOMÍNGUEZ, E.; MOLINERI, C.; PESCADOR, M.L.; HUBBARD, M.D. & NIETO, C. 2006. ***Ephemeroptera of South America***. In: Addis, J.; Arias, J.R; Rueda-Delgado, G. & Wantzen, K.M (Eds.): Aquatic Biodiversity in Latin America (ABLA). Vol 2. Pensoft, Sofia-Moscú, 646 pp.
- FLOWERS, R.W. 1987. The adult stage of three Central American *Baetodes* (Ephemeroptera: Baetidae) with notes on the genus. **Aquatic Insects**, **9** (1): 1–10.
- GAINO, E. & REBORA, M. 1996. Fine structure of flat-tipped antennal sensilla in three species of mayflies (Ephemeroptera). **Invertebrate Biology**, **115** (2): 145–149.
- GAINO, E. & REBORA, M. 1999. Flat-tipped sensillum in Baetidae (Ephemeroptera): a microcharacter for taxonomic and phylogenetic considerations. **Invertebrate Biology**, **118** (1): 68–74.
- GAINO, E. & REBORA, M. 1999b. Larval Antennal Sensilla in Water-Living Insects. **Microscopy Research and Technique**, **47**: 440–457.
- Gillies MT. 1991. **A diphyletic origin for the two-tailed baetid nymphs occurring in East African stony streams with a description of the new genus and species *Tanzaniella spinosa* gen. nov. sp. nov.** Pages 175-187 in J. Alba-Tercedor & A. Sanchez-Ortega (eds.), Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera, Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida. Disponível em [http://www.ephemeroptera-galactica.com/pubs/pub\\_g/pubgilliesm1991p175.pdf](http://www.ephemeroptera-galactica.com/pubs/pub_g/pubgilliesm1991p175.pdf)
- HADLEY, A. 2010. CombineZP, Image Stacking Software. Disponível em <http://combinezp.software.informer.com/download/>.
- HUBBARD, M.D. 1995. **Toward a standard methodology for the description of mayflies (Ephemeroptera)**. Pages 361 – 369 in Corkum L.D.; Ciborowski J.J.H. (Eds.): Current Directions in Research on Ephemeroptera. Canadian Scholars' Press, Inc. Toronto.
- KLUGE, N.J. & NOVIKOVA, E.A. 2011. Systematics of the mayfly taxon *Acentrella* (Ephemeroptera: Baetidae), with description of new Asian and African species. **Russian Entomological Journal**, **20** (1): 1–56.
- KLUGE, N.J. & NOVIKOVA, E.A. 2014. Systematics of *Indobaetis* Müller-Liebenau & Morihara 1982, and related implications for some other Baetidae genera (Ephemeroptera). **Zootaxa**, **3835** (2): 209–236.

- KLUGE, N.J. 2004. *The Phylogenetic System of Ephemeroptera*. Vol. 1 Kluwer Academic Publishers, London, 456 pp.
- KLUGE, N.J.; Studemann, D.; Landolt, P. & Gonser, T. 1995. A reclassification of Siphonuroidea (Ephemeroptera). *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, **68**: 103–132.
- KLUGE, N.J. 1997. **Classification and phylogeny of the Baetidae (Ephemeroptera) with description of the new species from the Upper Cretaceous resins of Taimyr**. In: P. Landolt & M. Sartori (eds.). *Ephemeroptera & Plecoptera. Biology-Ecology-Systematics (Proc. VIII Int. Conf. on Ephemeroptera and XII Int. Symposium on Plecoptera, August 1995, Losanne)*. Mauron+ Tinguely & Lacht SA, Fribourg/Switzerland: 527–535.
- KOSS, R.W. 1972. New species and new records for North America (Ephemeroptera: Baetidae). *Entomological News*, **83**: 93–102.
- LUGO-ORTIZ, C. & MCCAFFERTY, W.P. 1996. Phylogeny and classification of the *Baetodes* complex (Ephemeroptera: Baetidae), with description of a new genus. *Journal of the North American Benthological Society*, **15**: 367–380.
- MASSARIOL, F.C. & SALLES, F.F. 2011. Two new species of *Cloeodes* Traver (Ephemeroptera: Baetidae) from Espírito Santo, Southeastern Brazil. *Zootaxa*, **3058**: 1–21.
- MAYO, V. 1968. Two New Species of the Genus *Baetodes* from Ecuador (Ephemeroptera: Baetidae). *Pan-Pacific Entomologist*, **44** (3): 251–257.
- MAYO, V. 1972. New Species of the Genus *Baetodes*. *Pan-Pacific Entomologist*, **48** (4): 226–241.
- MAYO, V. 1973. Four New Species of the Genus *Baetodes*. *Pan-Pacific Entomologist*, **49** (4): 308–314.
- MCCAFFERTY, W. P. & BAUMGARDNER, D. E. 2003. *Luogoiops maya*, a new genus and species of Ephemeroptera (Baetidae) from Central America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **105** (2): 397–406.
- NEEDHAM, J. & MURPHY, H. 1924. Neotropical Mayflies. *Bulletin of the Lloyd Library Number 24, Entomological Series*, **4**: 1–79.
- NIETO, C. 2004. The Genus *Baetodes* (Ephemeroptera: Baetidae) in South America with Description of New Species from Argentina, Bolivia and Peru. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **39** (1): 63–79.
- NIETO, C. 2010. Cladistic analysis of the family Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) in South America. *Systematic Entomology*, **35**: 512–525.
- RASBAND, W.S. 1997–2014. *ImageJ – Image Processing and Analysis in Java*, v. 1.47. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Disponível em: <<http://imagej.nih.gov/ij/>>. Acesso em janeiro de 2013.
- SALINAS, L.G.; DIAS, L.G.; SALLES, F.F. & BACCA, T. 2011. Three new species of *Baetodes* Needham & Murphy (Ephemeroptera: Baetidae) from Colombia. *Zootaxa*, **3110**: 61–68.
- SALINAS, L.G. 2014. **Composição e taxonomia do complexo *Baetodes* (Insecta: Ephemeroptera) na Região Andina da Colômbia**. Dissertação de mestrado do programa de pós-graduação em Biodiversidade Tropical da Universidade Federal do Espírito Santo, Centro Universitário Norte do Espírito Santo (UFES/CEUNES), 97p.

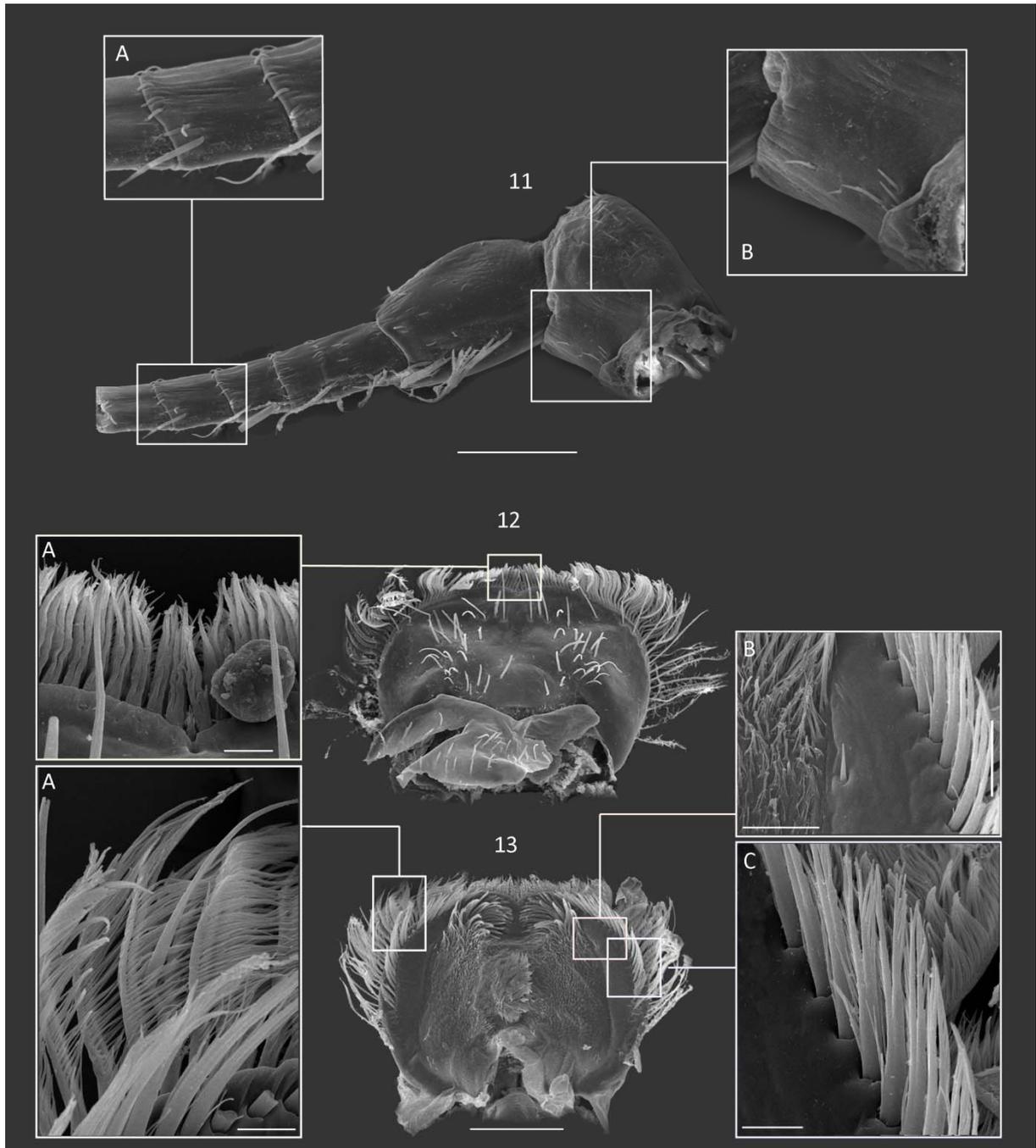
## 7. Figuras



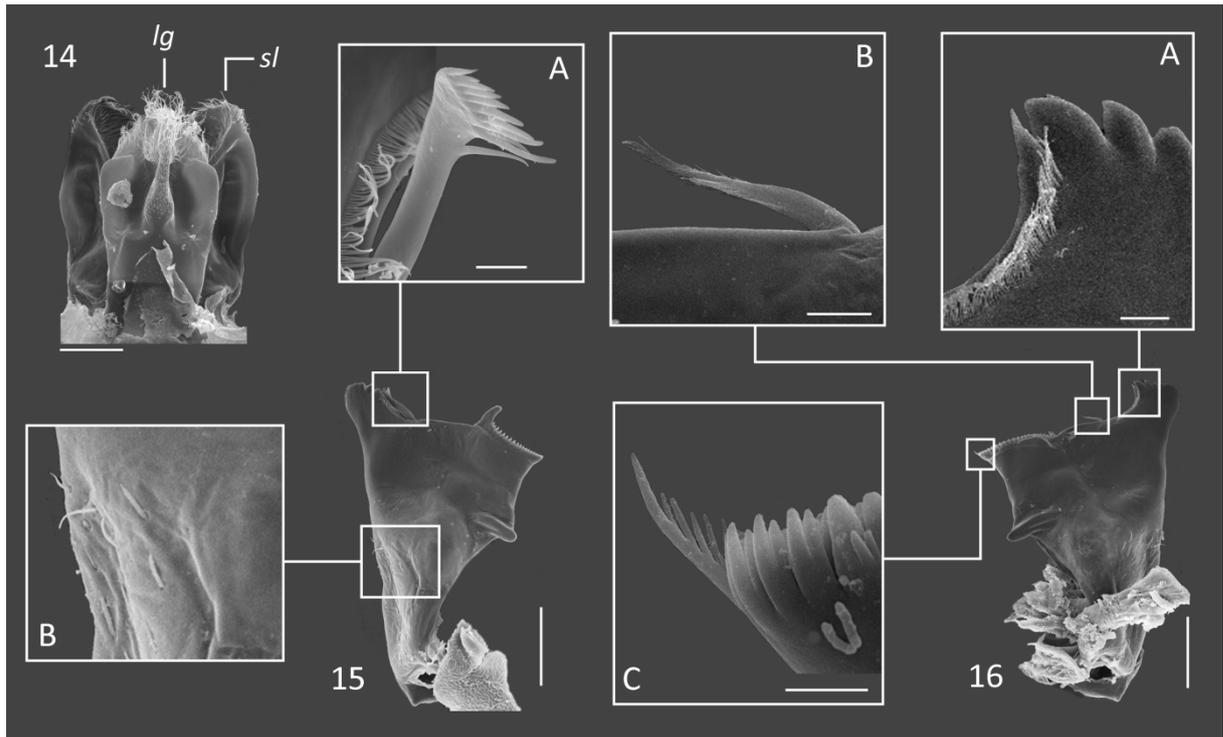
Figs. 1–6. (1) Orientação das pernas (adaptado de Hubbard, 1995); (2–6) mensurações realizadas. a – antena, ab – abdômen, cc – cápsula cefálica, cp – comprimento total da perna, ct – comprimento total do corpo, fc – comprimento do fêmur, fl – largura do fêmur, gt – garras tarsais, pc – paracercos, ta – tarso, te – tergito X, ti – tibia, tx – tórax. Figs 2–4, adaptadas de Waltz & McCafferty, 1985. Figs. 5–6, adaptadas de Salles & Polegatto, 2008.



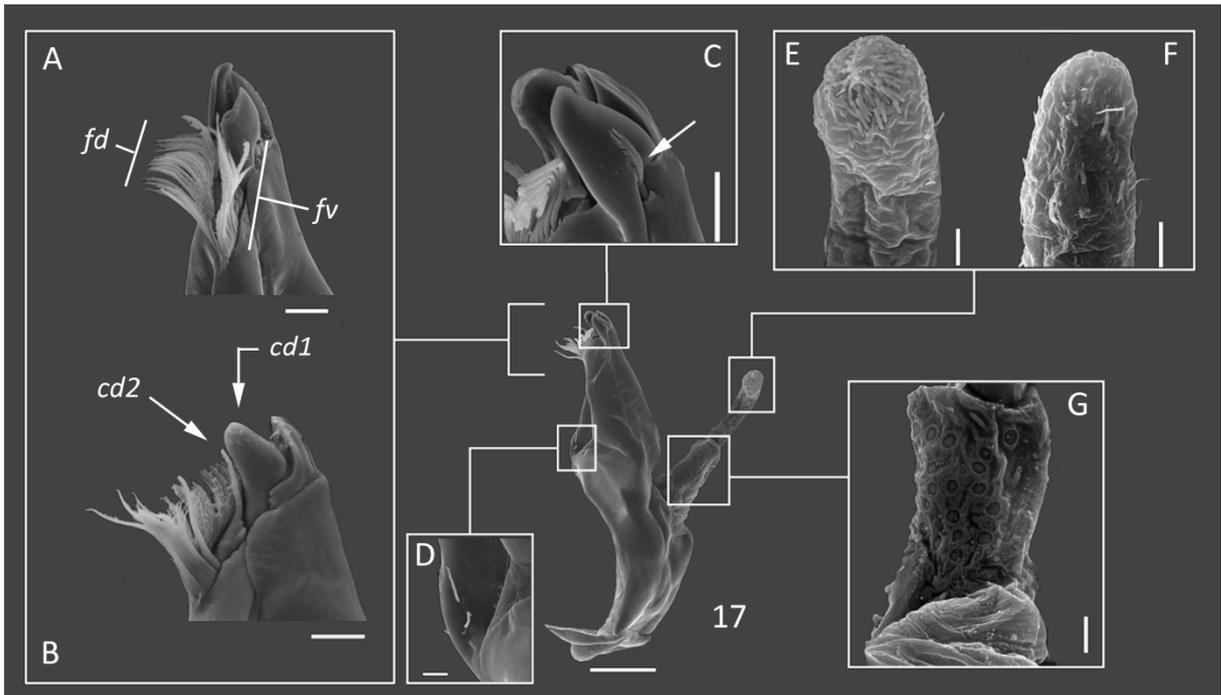
**Figs. 7–10.** Características gerais das ninfas de *Baetodes*. (7) cabeça em vista frontal; (8) corpo em vista lateral; (9) corpo em vista dorsal; (10) detalhe do metatórax. *ba I* = brânquia abdominal I; *ba V* = brânquia abdominal V; *lb* = labro; *ol* = ocelo lateral; *om* = ocelo medial; *pc* = paracercos; *pt* = porção turbinada dos olhos; *rl* = ramo lateral da sutura epicranial; *se* = sutura epicranial; *taa* = teca alar anterior; *tap* = teca alar posterior; *tb* = tubérculo.



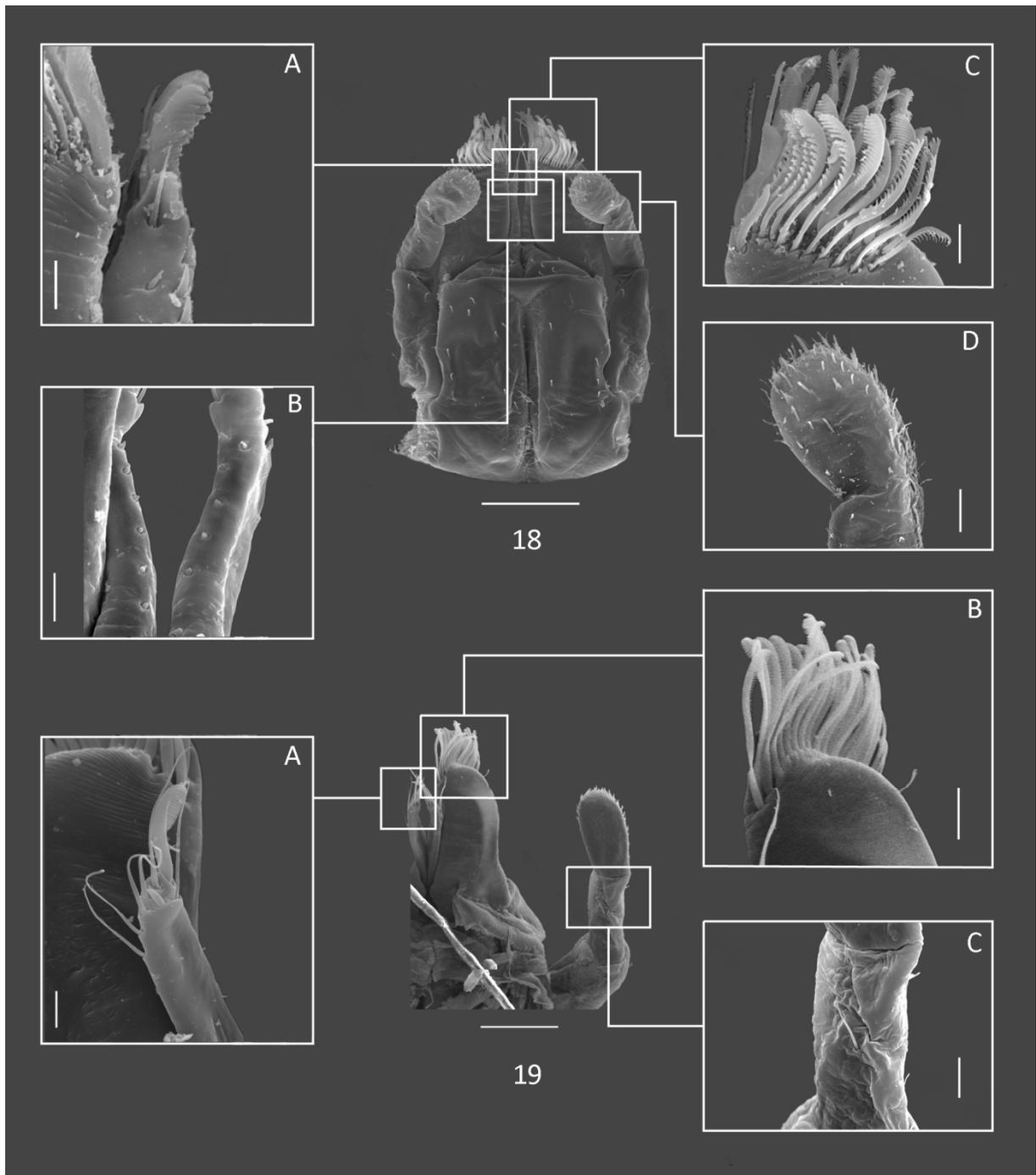
**Figs. 11–13.** Fig. 11 – antena; (A) margem posterior dos flagerômeros com sensilas flamiformes; (B) cerdas na margem externa do escapo. Fig. 12 – labro, vista dorsal; (A) cerdas plumosas bífidas da margem distal. Fig. 13 – labro, vista ventral; (A) cerdas plumosas bífidas da margem distal, mais longas na porção lateral; (B) única cerda espiniforme na metade distal; (C) fileira submarginal de cerdas robustas, plumosas e basalmente bífidas. Escala: 11, 12, 13 –100 $\mu$ m; detalhes –20  $\mu$ m.



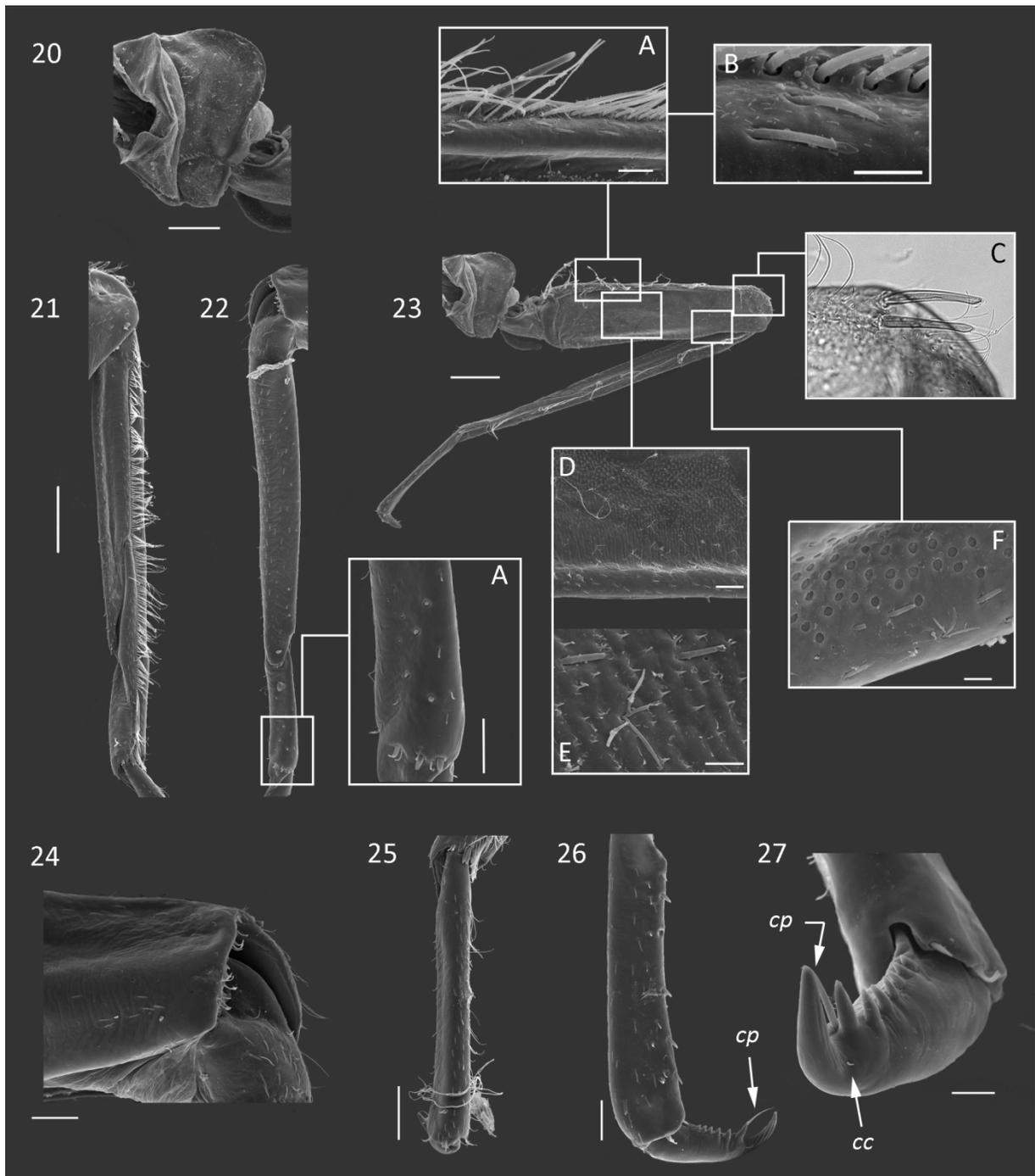
**Figs. 14 –16.** Fig. 14 – hipofaringe. Fig. 15 – mandíbula esquerda; (A) prosteca; (B) detalhe da metade basal com cerdas simples espalhadas sobre a superfície. Fig. 16 – mandíbula direita; (A) detalhe do denticulo mais interno pontiagudo; (B) prosteca em forma de cerda plumosa; (C) detalhe do ápice da mola com uma cerda pectinada. *lg* – língua, *sl* – superlíngua. Escalas: fig. 14– 50 $\mu$ m; fig. 15 – 50 $\mu$ m; A – 10 $\mu$ m ; fig. 16 – 100 $\mu$ m; A, B – 10 $\mu$ m; C – 5 $\mu$ m.



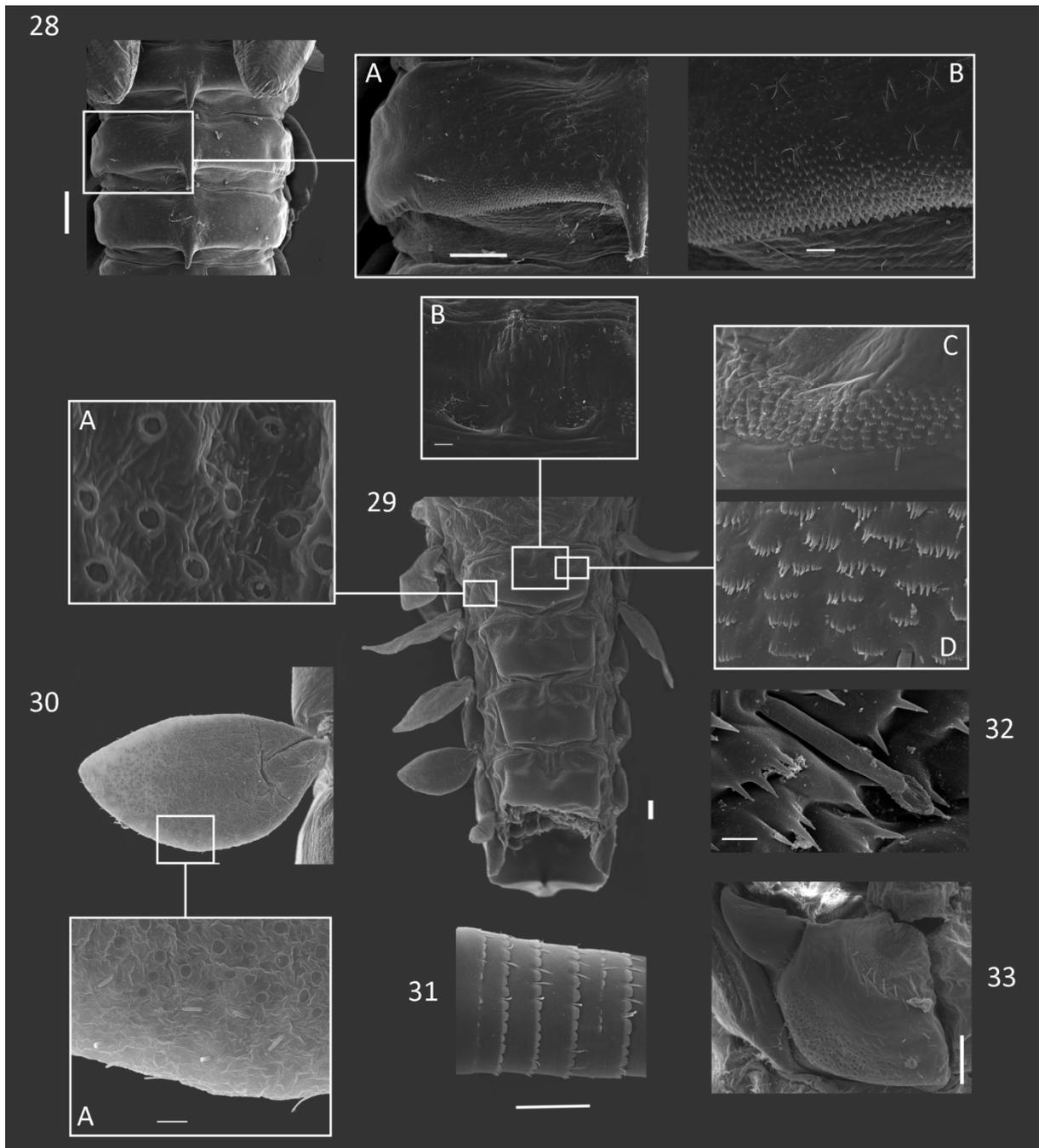
**Fig. 17.** Maxila; (A) detalhe da margem interna com duas fileiras de cerdas; (B) detalhe da fileira dorsal com duas cerdas dentiformes; (C) detalhe da margem externa com uma cerda na base do canino; (D) detalhe da porção medial com cerdas longas; (E) e (F) detalhe do ápice do artículo II coberto por cerdas finas; (G) detalhe do artículo I coberto por microporos. Escalas: maxila – 100 $\mu$ m; A, B, C – 20 $\mu$ m; D, E, F, G – 10 $\mu$ m.



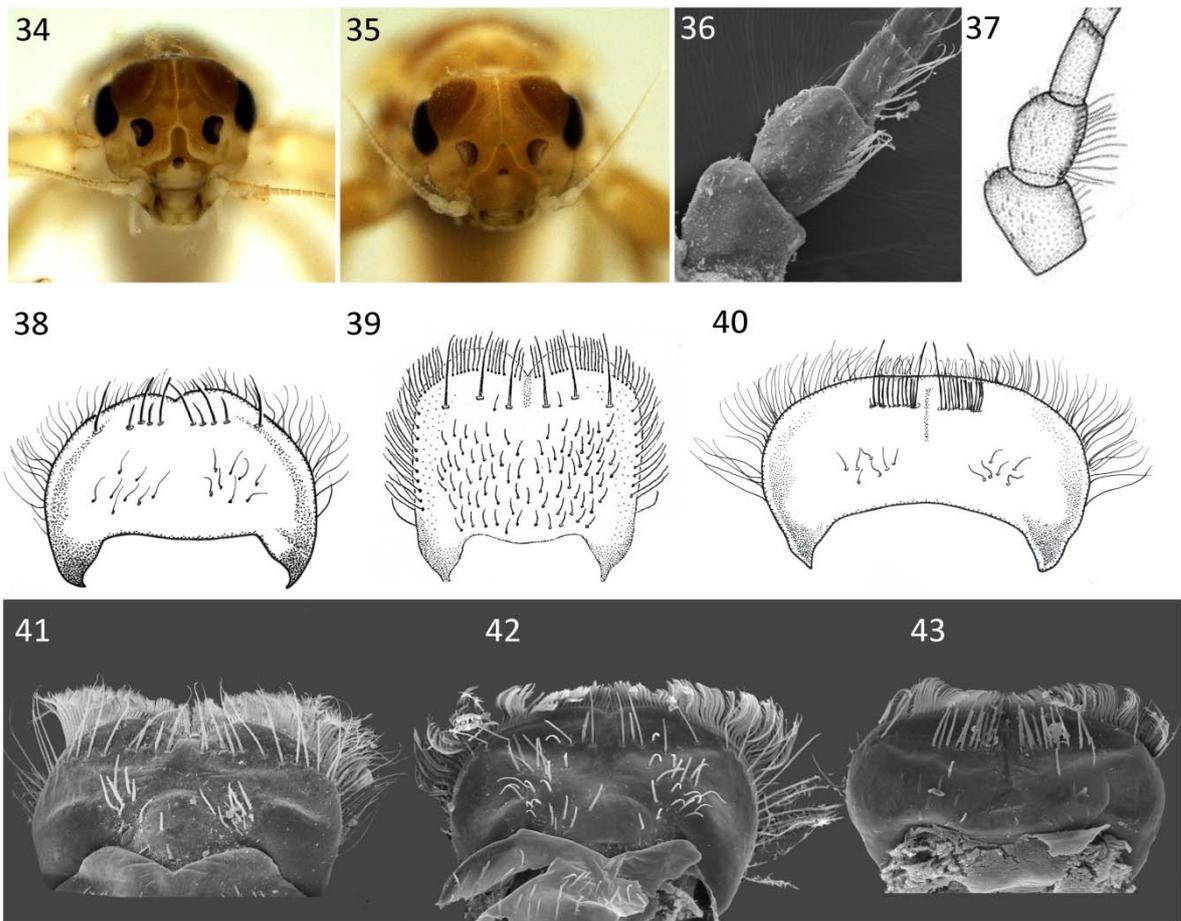
**Figs. 18–19.** Lábio. Fig. 18 – lábio em vista ventral; (A) ápice da glossa com uma cerda espiniforme; (B) margem interna com uma fileira de cerdas espiniformes curtas; (C) ápice da paraglossa com três fileiras de cerdas pectinadas; (D) ápice do artículo III do palpo com cerdas espiniformes robustas. Fig. 19 – lábio em vista dorsal; (A) ápice da glossa com uma cerda pectinada margeada por duas cerdas robustas curtas (apenas uma visível) cerdas longas, finas e plumosas; (B) ápice com uma fileira longitudinal de cerdas pectinadas; (C) artículo II com uma única cerda espiniforme. Escalas: fig. 18 – 100 $\mu$ m; A, B, C – 10 $\mu$ m; D – 20 $\mu$ m; fig. 19 – 100 $\mu$ m; A – 10 $\mu$ m; B, C – 20 $\mu$ m.



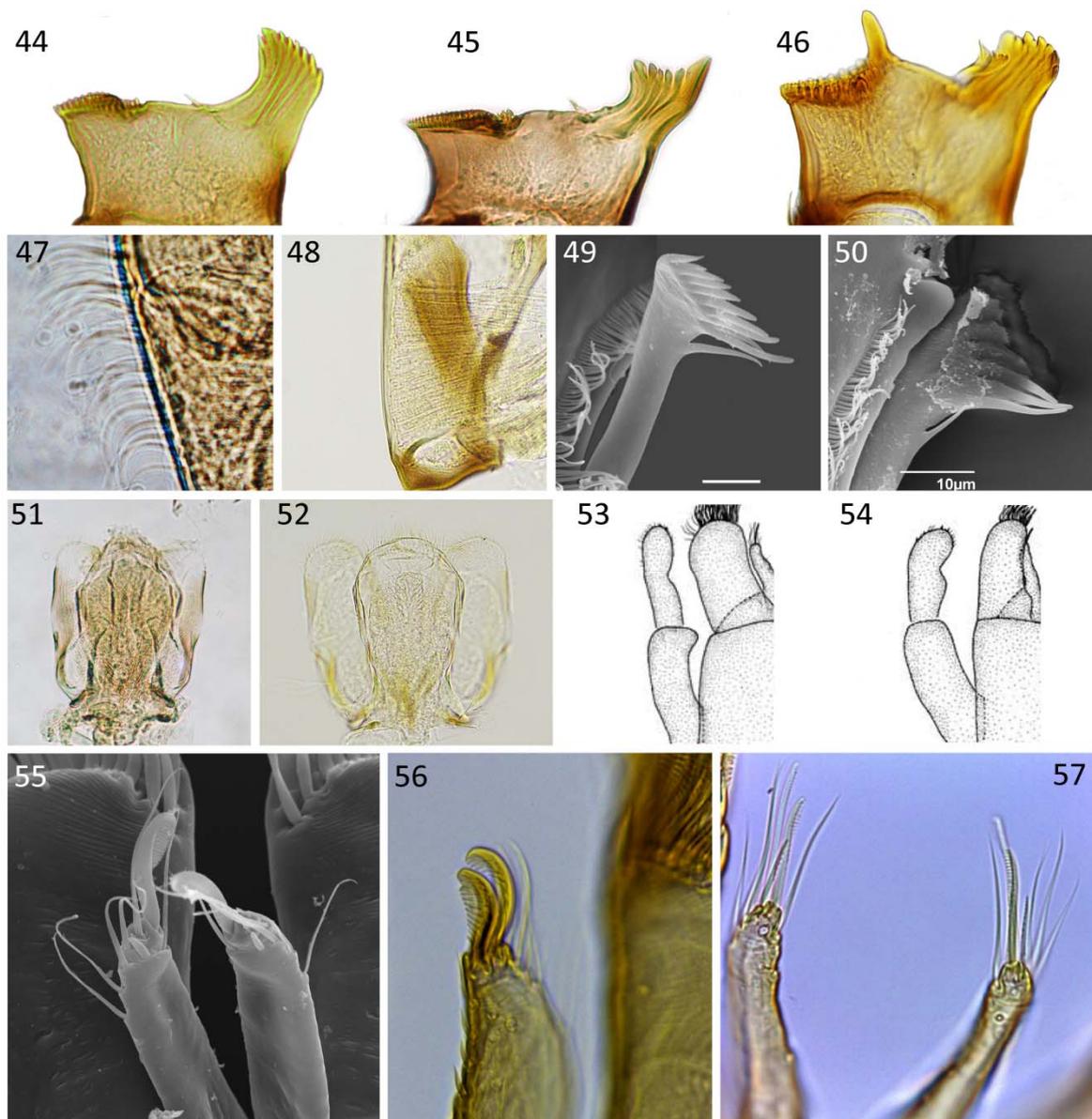
**Fig. 20–27.** Pernas. Fig. 20 – coxa. Fig. 21 – tíbia, superfície anterior. Fig. 22 – tíbia, superfície posterior; (A) fileira transversal e fileira apical de cerdas espiniformes. Fig. 23 – perna, superfície anterior; (A) margem dorsal com cerdas robustas e finas; (B) sensilas flamiformes abaixo das cerdas dorsais; (C) ápice com duas cerdas robustas contíguas; (D) superfície anterior; (E) detalhe da superfície anterior mostrando uma sensila tétrade, sensilas flamiformes e espinhos; (F) superfície ventral com microporos, sensilas tétrade e flamiformes. Fig. 24 – ápice do fêmur, superfície anterior com uma fileira transversal de cerdas. Fig. 25 – tarso, superfície dorsal com sensilas flamiformes. Fig. 26 – tarso, vista lateral com sensilas flamiformes e, margem ventral com fileira de cerdas espiniformes. Fig. 27 – garra tarsal. *cp* – cerda posterior longa; *cc* – cerda posterior curta. Escalas: fig. 20 - 100 $\mu$ m; figs 21 e 22 – 100 $\mu$ m; A – 50 $\mu$ m; fig. 23 – 200 $\mu$ m; A – 20 $\mu$ m; B, E, F – 10 $\mu$ m; D – 50 $\mu$ m; fig. 24 – 50 $\mu$ m; figs. 25 e 26 – 100 $\mu$ m; fig. 27 – 20 $\mu$ m.



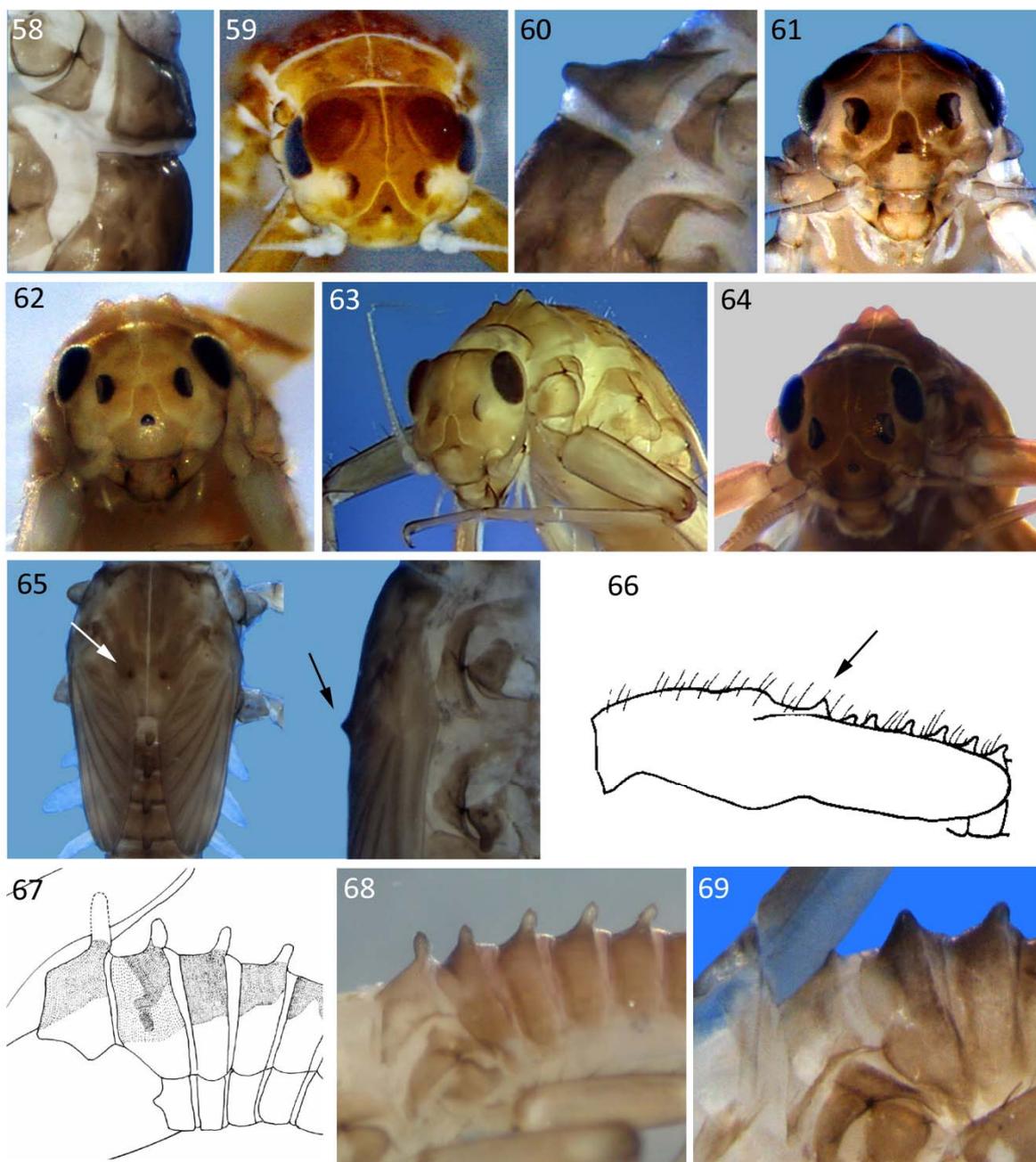
**Figs 28–33.** Abdômen. Fig. 28 – tergitos; A – superfície com sensilas flamiformes e tétrades, tubérculos cobertos por sensilas flamiformes escassas; B – margem posterior com espinhos diminutos concentrados medialmente. Fig. 29 – esternitos; A - superfície coberta por microporos mais concentrados lateralmente; B – grupo de sensilas flamiformes na porção medial; C – borda anterior com placas de atrito; D – detalhe dos denticulos da placa de atrito. Fig. 30 – brânquia IV; A – detalhe da lateral da brânquia com sensilas flamiformes e microporos. Fig. 31 – cercos, margem posterior de cada artículo denteada e com sensilas flamiformes. Fig. 32 – detalhe de uma sensila flamiforme entre as placas de atrito. Fig. 33 – paraproctos. Escalas: fig. 28 – 20 $\mu$ m; A – 100 $\mu$ m; B – 20 $\mu$ m; fig. 29 – 100 $\mu$ m; B – 10 $\mu$ m; fig. 30 – 100 $\mu$ m; A – 10 $\mu$ m; fig. 31 – 50 $\mu$ m; fig. 32 – 2 $\mu$ m; fig. 33 – 50 $\mu$ m.



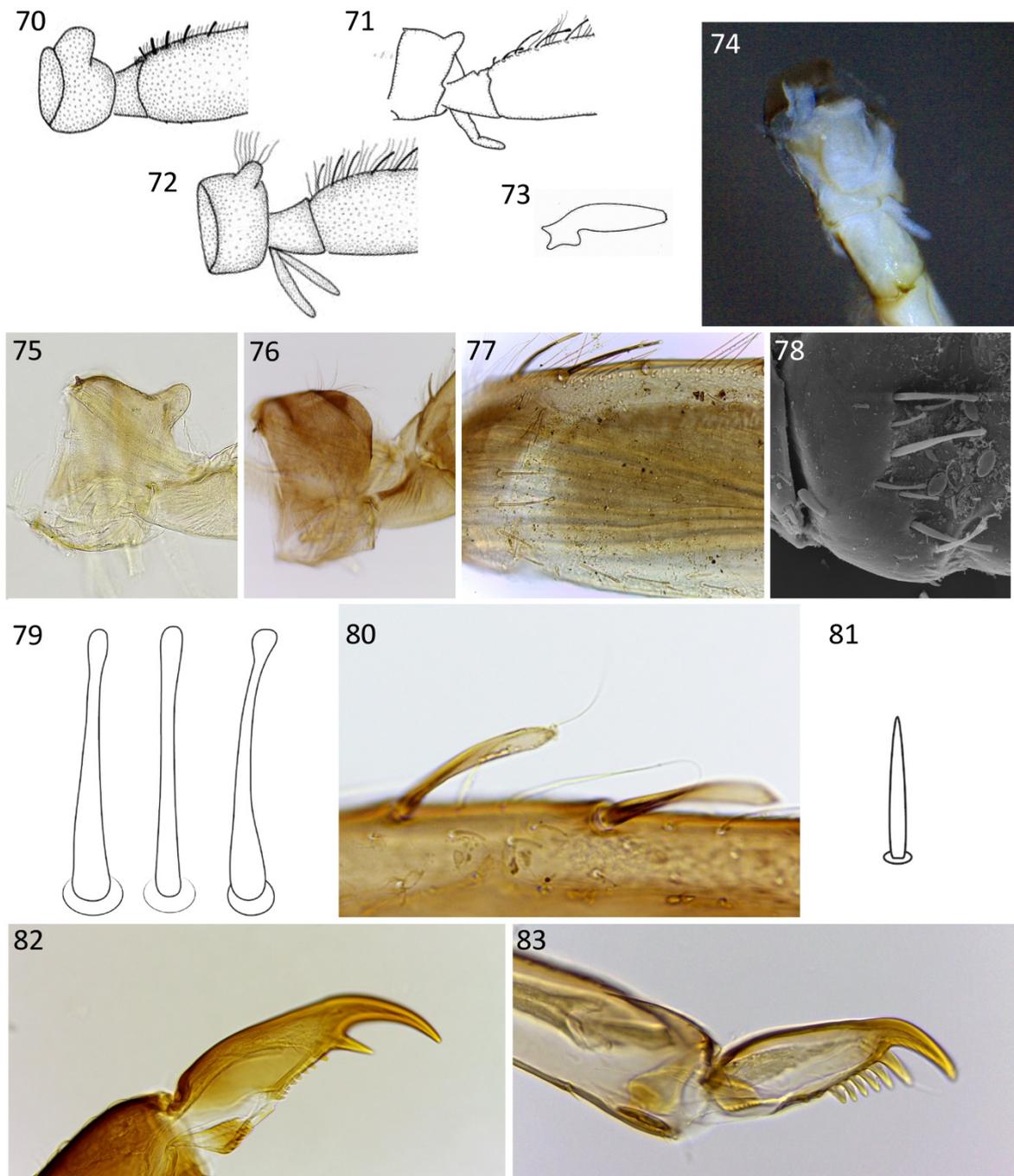
**Figs. 34–43.** Cabeça. Figs. 34–35 – cabeça em vista frontal; (34) *Baetodes uruguayi*; (35) *B. yuracare*. Figs. 36–37 – antena; (36) *B. copiosus* cf.; (37) *B. cochunaensis*. Figs. 38–43 – labro; (38) *B. proscolus*; (39) *B. longus*; (40) *B. iuaquita*; (41) *B. copiosus* cf.; (42) *B. sp16*; (43) *B. sp18*. Fig. 37 – adaptado de Nieto, 2004. Fig. 39 – adaptado de Mayo, 1973.



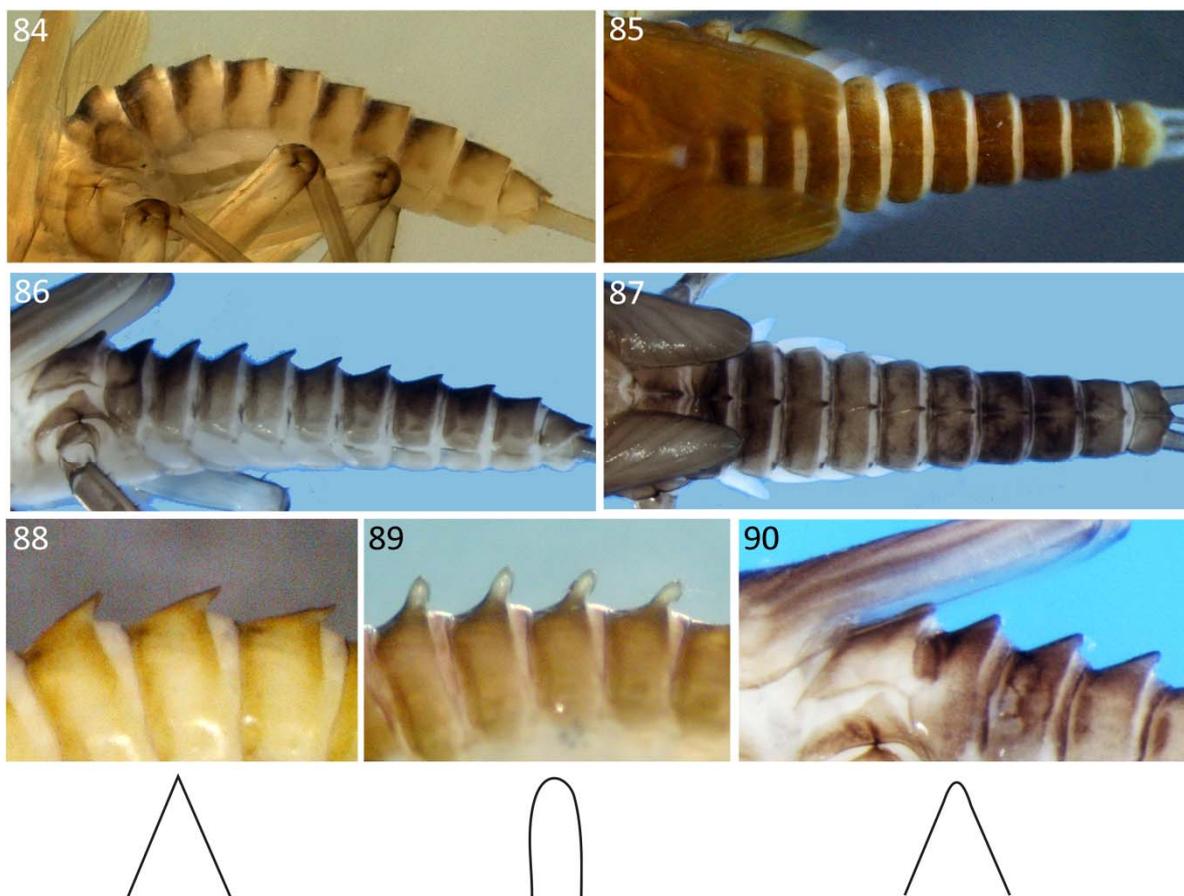
**Figs. 44–57.** Peças bucais. Figs. 44–48 – mandíbula; (44) *Baetodes* sp18; (45) *B.* sp15; (46) *B. awa*; (47) *B. rutilus*; (48) *B. proscolus*. Figs. 49–50 – prosteca esquerda; (49) *B.* sp17; (50) *B.* sp16. Figs. 51–52 – hipofaringe; (51) *B.* sp16; (52) *B. capixaba*. Figs. 53–54 (adaptadas de Nieto, 2004) – palpo labial; (53) *B. cochunaensis*; (54) *B. copiosus*. Figs. 55–57 – glossa; (55) *B.* sp18; (56) *B. diasae*; (57) *B.* spp.



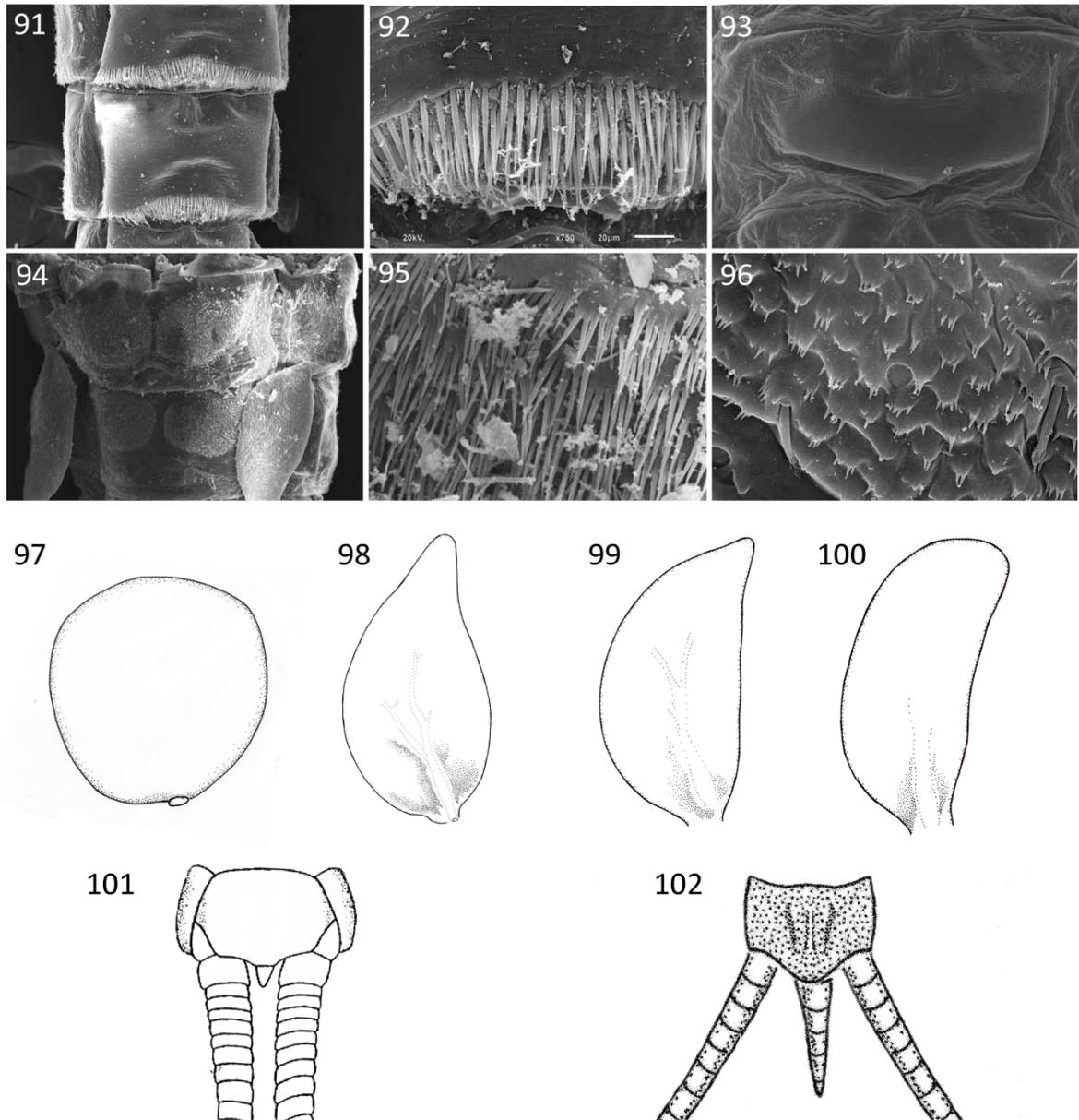
**Figs. 58 – 69.** Tubérculos torácicos. Figs. 58–64 – pronoto; (58) *Baetodes serratus*; (59) *B. copiosus* cf.; (60) *B. proscolus*, vista lateral; (61) *B. proscolus*, vista dorsal; (62) *B. sp12*; (63) *B. sp15*; (64) *B. pseudospinae*. Figs. 65–66 – mesonoto; (65) *B. sp13*, setas indicando os tubérculos subapicais; (66) *B. edmundsi*, seta indicando o tubérculo na margem posterior. Figs. 67–69 – metanoto; (67) *B. pseudospinae*; (68) *B. sp15*; (69) *B. iuaquita*. Figs. 62 e 64 – adaptada de Salinas, 2014. Fig. 66 – adaptado de Koss, 1972. Fig. 67 – adaptada de Salinas *et al.*, 2011.



**Figs. 70–83.** Pernas. Figs. 70–74 – brânquias coxais; (70) *Baetodes rutilus*; (71) *B. proscolus*; (72) *B. pehuenche*; (73) detalhe da brânquia coxal de *B. diasae*; (74) *B. diasae*. Figs. 75–76 – Coxa III; (75) *B. proscolus*; (76) *B. diasae*. Figs. 77–78 – *B. sp1*; (77) fêmur; (78) detalhe da fileira transversal de cerdas clavadas do fêmur. Figs. 79–81 – cerdas robustas da margem dorsal do fêmur; (79) cerdas clavadas; (80) cerdas achatadas; (81) cerda espiniforme. Figs. 82–83 – garra tarsal; (82) *B. sp1*; (83) *B. awa*. Figs. 70 e 72 – adaptadas de Nieto, 2004. Fig. 73 – adaptada de Salinas *et al.*, 2011. Fig. 79 e 81 – adaptada de Salinas, 2014.



**Figs. 84 – 90.** Tubérculos abdominais. Figs. 84 e 85 – *Baetodes copiosus cf.*; (84) vista lateral; (85) vista dorsal. Figs 86–87 – *B. serratus*; (86) vista lateral; (87) vista dorsal; (87) tubérculos pontiagudos. Fig. 89 – *B. sp15*, tubérculos arredondados. Fig. 90 – *B. sp16*, tubérculos arredondados.



**Figs. 91–102.** Abdômen. Figs. 91 e 92 – *Baetodes* sp1 (adaptadas de Salinas, 2014); (91) esternito; (92) detalhe da margem posterior com cerda espiniformes. Fig. 93 – *B. serratus*, esternito. Fig. 94 e 95 – *B. copiosus* cf.; (94) esternito; (95) detalhe das placas de atrito com denticulos alongados. Fig. 96 – *B. sp18*, placas de atrito. Fig. 97 – *B. noventus*, brânquia redonda. Fig. 98 – *B. capixaba*, brânquia em gota. Fig. 99 – *B. proscolus*, brânquia com uma margem reta e outra encurvada. Fig. 100 – *B. iuaquita*, brânquia subretangular. Fig. 101 – *B. traversae*, paracercos vestigiais (adaptado de Mayo, 1972). Fig. 102 – *B. santatereza*, paracercos rudimentares (adaptado de Salles & Polegatto, 2008).

## Anexos

Tabela 1. Lista de espécies de *Baetodes* com ninfas conhecidas, autor e ano da espécie e sua respectiva distribuição geográfica.

<b>Espécies</b>	<b>Autor e Ano</b>	<b>Distribuição geográfica</b>	<b>Observações</b>
<i>B. adustrus</i>	Cohen & Allen, 1972	México, Guatemala, Panamá	
<i>B. alleni</i>	McCafferty & Provonsha, 1993	EUA	
<i>B. andamagensis</i>	Mayo, 1972	Peru	
<i>B. arizonensis</i>	Koss, 1972	EUA	
<i>B. awa</i>	Salinas <i>et al.</i> , 2011	Colômbia	
<i>B. bibranchius</i>	McCafferty & Provonsha, 1993	EUA	
<i>B. capixaba</i>	De-Souza <i>et al.</i> , 2011	Brasil	
<i>B. caritus</i>	Cohen & Allen, 1972	México e América Central	
<i>B. chilloni</i>	Mayo, 1972	Peru	
<i>B. cochunaensis</i>	Nieto, 2004	Argentina	
<i>B. copiosus</i>	Nieto, 2004	Argentina	
<i>B. deficiens</i>	Cohen & Allen, 1972	México e América Central	
<i>B. deludens</i>	Lugo-Ortiz & McCafferty, 1995	Costa Rica, Guatemala	
<i>B. diasae</i>	Salinas <i>et al.</i> , 2011	Colômbia	
<i>B. edmundsi</i>	Koss, 1972	EUA	
<i>B. fortinensis</i>	Mayo, 1972	México	
<i>B. fuscipes</i>	Cohen & Allen, 1972	México e América Central	
<i>B. gibbus</i>	Nieto, 2004	Bolívia	
<i>B. huaico</i>	Nieto, 2004	Argentina	
<i>B. inermis</i>	Cohen & Allen, 1972	México, EUA, Guatemala	
<i>B. itatiyanus</i>	Demoulin, 1955	Brasil	
<i>B. iuaquita</i>	De-Souza <i>et al.</i> , 2011	Brasil	
<i>B. levis</i>	Mayo, 1968	Equador	
<i>B. liviae</i>	Salles & Polegatto, 2008	Brasil	
<i>B. longus</i>	Mayo, 1973	México, Guatemala	
<i>B. noventus</i>	Cohen & Allen, 1972	América Central	
<i>B. obesus</i>	Mayo, 1972	México	
<i>B. pallidus</i>	Cohen & Allen, 1972	México e América Central	
<i>B. pehuenche</i>	Nieto, 2004	Argentina	
<i>B. peniculus</i>	Mayo, 1973	Venezuela	

Tabela 1. Continuação.

<b>Espécies</b>	<b>Autor e Ano</b>	<b>Distribuição geográfica</b>	<b>Observações</b>
<i>B. pictus</i>	Cohen & Allen, 1972	México, Guatemala	
<i>B. proiactus</i>	Mayo, 1973	Bolívia	
<i>B. proscolus</i>	De-Souza <i>et al.</i> , 2011	Brasil	
<i>B. pseudogibbus</i>	Nieto, 2004	Peru	
<i>B. pseudospinae</i>	Salinas <i>et al.</i> , 2011	Colômbia	
<i>B. rutilus</i>	Nieto, 2004	Bolivia	
<i>B. sancticatarinae</i>	Mayo, 1972	Brasil	
<i>B. santatereza</i>	Salles & Polegatto, 2008	Brasil	
<i>B. serratus</i>	Needham & Murphy, 1924	Brasil	
<i>B. solus</i>	Mayo, 1972	Peru	
<i>B. spinae</i>	Mayo, 1968	Equador	
<i>B. traversae</i>	Mayo, 1972	Peru	
<i>B. tritus</i>	Cohen & Allen, 1972	México e América Central	
<i>B. uruguayi</i>	Nieto, 2004	Argentina	
<i>B. velmae</i>	Cohen & Allen, 1978	Panamá	
<i>B. yuracare</i>	Nieto, 2004	Bolivia	
<i>B. sp1</i>	Salinas, 2014	Colômbia	
<i>B. sp2</i>	Salinas, 2014	Colômbia	
<i>B. sp3</i>	Salinas, 2014	Colômbia	
<i>B. sp4</i>	Salinas, 2014	Colômbia	
<i>B. sp5</i>	Salinas, 2014	Colômbia	
<i>B. sp6</i>	Salinas, 2014	Colômbia	
<i>B. sp7</i>	Salinas, 2014	Colômbia	
<i>B. sp8</i>	Salinas, 2014	Colômbia	
<i>B. sp9</i>	Salinas, 2014	Colômbia	
<i>B. sp10</i>	Salinas, 2014	Colômbia	
<i>B. sp11</i>	Salinas, 2014	Colômbia	
<i>B. sp12</i>	Salinas, 2014	Colômbia	
<i>B. sp13</i>	De-Souza, 2010	Brasil	<i>B. cornutus</i> em De-Souza (2010)
<i>B. sp14</i>	De-Souza, 2010	Brasil	<i>B. inesae</i> em De-Souza (2010)
<i>B. sp15</i>	De-Souza, 2010	Brasil	<i>B. trituberculatus</i> em De-Souza (2010)
<i>B. sp16</i>	De-Souza, 2010	Brasil	<i>B. maculatus</i> em De-Souza (2010)
<i>B. sp17</i>	De-Souza, 2010	Brasil	<i>B. tijuca</i> em De-Souza (2010)
<i>B. sp18</i>	De-Souza, 2010	Brasil	<i>B. francischettii</i> em De-Souza (2010)

## **CAPÍTULO II**

### **FILOGENIA DO COMPLEXO *BAETODES* LUGO-ORTIZ & MCCAFFERTY (EPHEMEROPTERA: BAETIDAE)**

## Resumo

---

O Complexo *Baetodes* é um grupo com seis gêneros neotropicais de Baetidae: *Baetodes*, *Lugoiops*, *Moribaetis*, *Mayobaetis*, *Prebaetodes* e *Spiritiops* suportado pela presença da cerda posterior na garra tarsal. Embora *Baetis*, *Caribaetis*, *Indobaetis* e *Papuanatula* também apresentem essa cerda, esses gêneros não foram inclusos no Complexo, fomentando a discussão acerca do monofiletismo do Complexo. A relação de parentesco entre os gêneros do complexo ainda é controversa. O objetivo do trabalho é testar o monofiletismo do Complexo *Baetodes* e obter hipóteses de parentesco entre os gêneros desse agrupamento. O grupo interno foi composto por 16 espécies dos seis gêneros do Complexo *Baetodes* e o grupo externo composto por 11 espécies: duas de Siphlaenigmatidae e nove de Baetidae (cinco gêneros), uma dela de *Indobaetis*. A reconstrução filogenética foi conduzida sob o critério da máxima parcimônia e pela inferência Bayesiana. Nas análises de parcimônia foram feitas buscas heurísticas com 100.000 réplicas com adição aleatória de táxons e rearranjo de ramos do tipo TBR. Para o suporte dos ramos foi realizado um bootstrap não paramétrico com 1.000 réplicas, adição aleatória de táxons e rearranjo do tipo TBR. Foi feita a reconstrução do estado ancestral com base na árvore de consenso estrito. Para a inferência bayesiana foram usados os seguintes parâmetros:  $nst=1$   $rates=gamma$ . Foram feitas duas corridas independentes com quatro cadeias de Markov cada com 5.000.000 gerações e topologias salvas a cada 100 gerações. Os 25% iniciais das árvores amostradas foram descartadas como *burnin*. O suporte dos ramos encontrados no filograma de consenso de maioria foi dado pela probabilidade posterior dos cladogramas. Foram codificados 69 caracteres morfológicos não-ordenados baseados no estágio ninfal e um no estágio adulto. Todos caracteres foram informativos para parcimônia. Foram recuperadas 5 árvores igualmente mais parcimoniosas com 185 passos,  $IC = 0,562$  e  $IR = 0,817$ . A análise de inferência bayesiana da mesma matriz apresentou um filograma de consenso de maioria com média harmônica do LogL pós *burnin* de -863,53. Tanto a análise de Parcimônia quanto a inferência bayesiana resultaram em topologias muito semelhantes entre si. Ambas recuperaram o monofiletismo do Complexo *Baetodes* com exclusão de *Spiritiops* e inclusão de *Indobaetis*, suportados pela presença da cerda posterior na garra tarsal e projeção distomediana no artigo 1 dos fórceps. *Prebaetodes* foi recuperado como grupo irmão de *Baetodes*, assim como *Lugoiops* foi recuperado como grupo irmão de *Mayobaetis*. Ambos agrupamentos formam um clado monofilético mais abrangente suportado pela presença da fileira longitudinal de cerdas no pedicelo, perda da dentição dos paraproctos e algum grau de redução do paracercos. Os casos de extrema redução do paracercos (*Lugoiops* e *Acentrella*), bem como a perda das cerdas natatórias dos cercos (*Lugoiops*, *Baetodes* e *Acentrella*) surgiram independentemente em diferentes linhagens.

**Palavras-chave:** Insecta, Parcimônia, Inferência Bayesiana, monofiletismo, cerda posterior da garra tarsal.

# Abstract

---

## Phylogeny of *Baetodes* Complex Lugo-Ortiz & McCafferty (Ephemeroptera: Baetidae)

*Baetodes* Complex groups six Neotropical genera of Baetidae: *Baetodes*, *Lugoiops*, *Moribaetis*, *Mayobaetis*, *Prebaetodes* e *Spiritiops* which share the presence of posterior seta on tarsal claws. Although *Baetis*, *Caribaetis*, *Indobaetis* e *Papuanatula* bear the same kind of setae, these genera was not added to Complex, fomenting the discussion about monophyly of *Baetodes* Complex. Relationship among genera of Complex is still controversial. The aim of this work is to test the monophyly of *Baetodes* Complex and to recover relationship hypothesis among genera of this group. The ingroup has 16 species of the six genera of *Baetodes* Complex and outgroup composed by 11 species: two of Siphlaenigmatidae and nine of Baetidae (five genera), which one of *Indobaetis*. Phylogenetic reconstruction was conducted by Maximum parsimony criterion and Bayesian inference. On parsimony analysis heuristic searches were carried out with tree bisection reconnection (TBR), and branch swapping with 100.000 random taxon addition replicates. Branch support was obtained by non-parametric bootstrap. Ancestral state reconstruction was made based on strict consensus tree. Bayesian inference was performed using follow parameters: nst=1; rates=gamma. For it were done two independent analyses using four Markov chains with 5.000.000 generations and one topology retained for each 100 generations. The first 25% of sampled topologies were discarded (burnin). Branch support was evaluated based on clade posterior probabilities of the majority rule consensus phylogram obtained. Sixty nine unordered were obtained based on nymphs and one based on adult. All characters were informative to parsimony. Five most parsimonious trees were recovered with 185 steps, CI= 0,562 and RI = 0,817. Bayesian inference analysis using the same matrix recovered a majority rule consensus phylogram with harmonic mean after burnin = -863,53. Parsimony and Bayesian inference recovered both similar topologies. The two analyses recovered the monophyly of *Baetodes* Complex excluding *Spiritiops* and adding *Indobaetis*, supported by presence of posterior seta on tarsal claw and distomedial projection on article I of forceps. *Prebaetodes* and *Baetodes* were recovered to sister-group, as well *Lugoiops* and *Mayobaetis*. Both clades were recovered into a monophyletic group supported by presence of a longitudinal row of setae on pedicel, loss of dentition on paraprocts and somewhat shortening of paracercus. Extreme reduction of paracercus (*Lugoiops* e *Acentrella*) and loss of natatory setae on cerci (*Lugoiops*, *Baetodes* e *Acentrella*) occurred independently on different lineages.

**Keywords:** Insecta, Parsimony, Bayesian inference, monophyly, posterior seta on tarsal claw.

# 1. Introdução

---

O Complexo *Baetodes* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996 foi proposto para agrupar espécies de quatro gêneros reófilos Neotropicais: *Baetodes* Needham & Murphy, 1924; *Moribaetis* Waltz & McCafferty, 1985; *Mayobaetis* (Waltz & McCafferty, 1985) e *Prebaetodes* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996. O monofiletismo do Complexo foi suportado pela presença de ao menos uma forte cerda na porção subapical das garras tarsais e pela projeção distomediana no segmento I do fórceps (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996), embora o adulto de *Prebaetodes* até aquele momento ainda fosse desconhecido. Os autores do Complexo *Baetodes* propuseram uma história evolutiva na qual os caracteres associados à natação foram considerados plesiomórficos, enquanto caracteres associados ao hábito agarrador foram tidos como apomórficos. Sob essa ótica, os autores consideraram *Moribaetis* e *Mayobaetis* gêneros com caracteres plesiomórficos, *Baetodes* o táxon com caracteres derivados e *Prebaetodes* o detentor de caracteres intermediários (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996).

Essa hipótese se baseia no fato de que outros grupos reófilos não aparentados de Baetidae (ex. *Acentrella* Bengtson, 1912; *Rheoptilum* Gattolliat, 2001) apresentam características morfológicas muito semelhantes a *Baetodes*, como pernas alongadas, redução ou perda de brânquias, redução ou perda completa das cerdas mediais (cerdas natatórias) dos cercos, redução parcial ou total do filamento caudal mediano (paracercos) (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999).

Mais tarde, McCafferty & Baumgardner (2003) propõem um novo gênero, *Lugoiops*, e o incluem no Complexo por apresentar cerdas pré-apicais na garra tarsal e por compartilhar com *Mayobaetis*, *Prebaetodes* e *Baetodes* a perda da dentição na margem do paraprocto e a presença de cerdas desenvolvidas nos artículos basais da antena. *Lugoiops* e *Baetodes*, segundo essa nova análise, constituem a linhagem com diversificação mais recente dentro do complexo.

Kluge (2004), entretanto, propõe uma classificação hierárquica não-lineana da ordem Ephemeroptera na qual o Complexo *Baetodes* não é mencionado e que inclui *Prebaetodes* ao gênero *Baetodes*. O trabalho é exposto no site do autor (<http://www.insecta.bio.spbu.ru/z/Eph-phyl/Classif.htm>), mas ainda não foi concluído, sendo esta proposta de classificação não adotada pela comunidade científica.

*Spiritiops* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998 embora apresente a cerda pré-apical nas garras tarsais apenas foi incluído mais tarde no complexo com a análise filogenética de Nieto (2010) em estudos sobre a família Baetidae da América do Sul. A autora apresenta pela primeira vez uma hipótese de relação de parentesco entre os gêneros do complexo baseada em métodos estatísticos para construção de cladogramas. E discorda, em parte, do posicionamento filogenético dos gêneros proposto anteriormente, situando o clado *Lugoiopsis* + *Baetodes* mais próximo a *Mayobaetis*, ao invés de mais próximos a *Prebaetodes*. Nesse mesmo ano, os imagos de *Prebaetodes* foram descritos e estes não apresentam a projeção distomediana no primeiro artículo do fórceps (Chacón *et al.*, 2010). Nas análises de Nieto (2010) esse caráter não foi significativo para suportar o monofiletismo do grupo.

Além dos representantes do Complexo *Baetodes*, espécies dos gêneros: *Caribaetis* Kluge 1992, *Indobaetis* Müller-Liebenau & Morihara 1982, *Papuanatula* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999 e alguns *Baetis* Leach 1815 apresentam a cerda subapical da garra (Kluge & Novikova, 2014). Portanto, ou essa estrutura surgiu independentemente dentro de Baetidae ou o Complexo *Baetodes* é um agrupamento não natural. Dessa forma, o monofiletismo do Complexo *Baetodes* e a relação de parentesco entre seus gêneros, ainda permanece controversa (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996; McCafferty & Baumgardner, 2003; Nieto, 2010; Kluge & Novikova, 2014.) o que indica a necessidade de uma análise filogenética direcionada ao complexo.

O Complexo *Baetodes* tem distribuição restrita ao Continente Americano e, até o momento, é representado por 6 gêneros: *Baetodes* (53 spp – EUA até Argentina), *Lugoiops* (1 sp – Guatemala), *Moribaetis* (4 spp – Costa Rica, Guatemala, México e Panamá), *Mayobaetis* (1 spp – Costa Rica, Equador e Peru), *Prebaetodes* (2 spp – Colômbia, Equador e Venezuela) e *Spiritiops* (2 spp – Brasil, Guiana Francesa, Suriname e Venezuela) (Nieto, 2010).

## 2. Objetivos

---

- I. Testar o monofiletismo do Complexo *Baetodes*;
- II. Propor uma relação de parentesco entre os gêneros do Complexo *Baetodes*;

## 3. Material e Métodos

---

### 3.1 Coleções científicas

Foram feitas visitas às seguintes coleções científicas: Fundación-Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina (IFML); Coleção Zoológica Norte Capixaba, Universidade Federal do Espírito Santo, campus São Mateus, Espírito Santo, Brasil (CZNC). Também foram analisadas fotografias do material-tipo das coleções da Universidade Do Estado de São Petersburgo, Rússia (USSP) e Purdue Entomological Reseacher Collection, EUA (PERC).

O trabalho foi realizado no Laboratório de Transmissores de Leishmanioses, setor de Entomologia Médica e Forense, Instituto Oswaldo Cruz (Fiocruz) e, no Laboratório de Entomologia (LabEnt) da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ). O material da coleção do local de estudo também foi utilizado e está depositado na Coleção Entomológica Prof. José Alfredo Pinheiro Dutra, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro (DZRJ).

### 3.2 Figuras

As fotografias foram produzidas com auxílio do microscópio eletrônico de varredura (JEOL JSM-6390LV) na Plataforma de Microscopia Eletrônica Rudolf Barth do Instituto Oswaldo Cruz (Fiocruz). Também foram feitas fotografias com auxílio de microscópio estereoscópico (Leica MZ16) com câmera acoplada (Leica DFC420) e, fotografias sob microscópio óptico (Leica DM 4000 - aumento máximo de 1000x). Algumas imagens foram combinadas usando o software CombineZP (Hadley, 2010). Também foram utilizadas ilustrações da literatura. As imagens foram tratadas e organizadas em pranchas utilizando o software Adobe Photoshop 12v.

### 3.3 Matriz morfológica

A matriz de caracteres morfológicos discretos foi feita no programa gratuito DELTA (Description Language for TAXonomy) (Dallwitz 1980) e exportada em formato nexus. Foram analisados os caracteres morfológicos das espécies disponíveis, fotos enviadas por curadores e dados da literatura (Tabela 1). As mensurações feitas seguiram a padronização de Hubbard (1995).

### 3.4 Escolha dos grupos terminais

O grupo interno foi composto por 16 espécies, das quais seis do gênero *Baetodes*, uma de *Lugoiops*, duas de *Mayobaetis*, três de *Moribaetis*, duas de *Prebaetodes* e duas de *Spiritiops*. O grupo externo foi formado pelas duas espécies de *Siphlaenigma* (*Siphlaenigmatidae*) e pelos seguintes gêneros de Baetidae: *Americabaetis* (2 spp), *Acentrella* (2 spp), *Callibaetis* (2 spp), *Cloeodes* (2 spp) e *Indobaetis* (1 sp). A escolha desses gêneros foi feita com base em três trabalhos: 1) análise cladística mais recente da família Baetidae de Nieto (2010), 2) classificação não-lineana de Kluge (2004) e 3) Kluge & Novikova (2014). As espécies utilizadas estão listadas na tabela 1.

As duas espécies de *Siphlaenigma* foram sinonimizadas por McCafferty (1999), sendo *S. Janae* o sinônimo sênior. O autor, entretanto, se baseou apenas em um possível erro nos dados de coleta, não apresentando argumentos morfológicos. Por conta disso, no presente trabalho, as duas espécies são tratadas em separado.

### 3.5 Construção das árvores filogenéticas

A reconstrução filogenética foi conduzida sob o critério da máxima parcimônia e pela inferência Bayesiana, utilizando os programas computacionais PAUP 4b10 (Swofford, 2001) e MrBayes 3.2.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001), respectivamente.

Nas análises de parcimônia foram feitas buscas heurísticas com 100.000 réplicas com adição aleatória de táxons e rearranjo de ramos do tipo TBR (Tree Bisection and Reconnection). Para avaliar o suporte dos ramos, foi realizado um bootstrap não paramétrico

(BP – Felsenstein, 1985) com 1.000 réplicas, adição aleatória de táxons e rearranjo do tipo TBR. Para entender o caminho evolutivo de cada caráter foi feita uma análise de reconstrução do estado ancestral com base na árvore de consenso estrito.

Para a inferência bayesiana foram usados os seguintes parâmetros:  $nst=1$   $rates=gamma$ . Foram feitas duas corridas independentes com quatro cadeias de Markov cada com 5.000.000 gerações e topologias salvas a cada 100 gerações. Os 25% iniciais das árvores amostradas foram descartadas como *burnin*, a fim de eliminar as topologias obtidas antes da estabilização das análises. O suporte dos ramos encontrados no filograma de consenso de maioria foi dado pela probabilidade posterior dos cladogramas (PP – Huelsenbeck *et al.*, 2002).

## 4. Resultados e Discussão

---

### 4.1 Matriz morfológica

Um total de 70 caracteres morfológicos discretos não-ordenados foram codificados, sendo 69 deles baseados no estágio imaturo e apenas um baseado no estado adulto. Todos os 70 caracteres foram informativos para a parcimônia. A matriz de táxons e estados de caracteres gerada encontram-se na Tabela 2. Alguns dos caracteres aqui listados foram previamente usados em outros estudos filogenéticos, sendo nesse caso, mencionada a referência bibliográfica de origem.

A seguir é apresentada a listagem comentada de todos os caracteres codificados e seus respectivos estados. Para os comentários, foram considerados os resultados obtidos com a análise de parcimônia, sendo os caracteres otimizados na árvore de consenso estrito das árvores mais parcimoniosas resultantes da análise. Para facilitar a narrativa de como os caracteres morfológicos estão distribuídos nas topologias encontradas, nomeamos cada clado recuperado com valores de bootstrap acima de 50, exceto pelo clado formado por um único gênero (Fig. 1). Na tabela 3 estão resumidas as sinapomorfias recuperadas para cada clado nomeado na figura 1 que também tenha sido recuperado pela inferência bayesiana com valores de suporte de ramos acima de 0,5.

1) Cabeça, sutura epicranial e ocelos laterais: (0) ramos laterais ao nível dos ocelos (Fig.1); (1) ramos laterais abaixo dos ocelos (Figs. 2–4).

O estado 1 foi proposto por Wang & McCafferty (1996) para distinguir as ninfas de Baetidae das demais famílias. Enquanto em Baetidae os ramos laterais passam por baixo dos ocelos laterais, nas demais famílias de Ephemeroptera (nas nossas análises representadas por Siphlaenigmatidae) essa sutura tem seu fim no encontro com os ocelos. O estado 1 foi recuperado como sinapomórfico para a família Baetidae nas árvores encontradas.

2) Cabeça, sutura epicranial, formato dos ramos laterais: (0) retos (Figs. 1 e 3); (1) curvados (Fig. 4); (2) sinuosos (Fig. 2).

Os ramos laterais da sutura epicranial variam em tamanho e formato em Baetidae. Dentre as espécies analisadas, a sutura com ramos laterais retos aparece em parte do grupo

externo (*Siphlaenigma* – *Siphlaenigmatidae*) e adquire o formato curvo no ancestral de Baetidae. O estado sinuoso, também codificado por Nieto (2010) como “em forma de sino”, foi recuperado como sinapomorfia do clado E + *Americabaetis* (Fig. 78) com reversão ao estado 0 em *Indobaetis* e *Lugoiops*.

3) Cabeça, antena, escapo e pedicelo, formato: (0) subcilíndricos (Figs. 5 e 8); (1) achatados dorso-ventralmente (Fig. 6).

Assim como proposto por Lugo-Ortiz & McCafferty (1996), o estado 1 foi recuperado em nossas análises como autapomórfico para *Mayobaetis*.

4) Cabeça, antena, escapo e pedicelo, comprimento: (0) escapo subigual ao pedicelo (Figs. 5 e 8); (1) escapo 3x o comprimento do pedicelo (Fig. 6).

O estado 1 também foi proposto como autapomórfico para *Mayobaetis* por Lugo-Ortiz & McCafferty (1996) e Nieto (2010). Porém, analisando fotografias do holótipo e parátipo de *Lugoiops maya*, verificamos que o escapo dessa espécie também é alongado. Nas nossas análises o estado 1 foi recuperado como sinapomórfico para *Lugoiops* + *Mayobaetis*.

5) Cabeça, antena, escapo, densa fileira longitudinal de cerdas na margem externa: (0) ausente (Figs. 5 e 8); (1) presente (Figs. 6 e 7).

A fileira de cerdas no escapo é alvo de discussões. Na descrição original de *Prebaetodes sitesi* Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996, espécie-tipo do gênero, os autores afirmam que tanto o escapo quanto o pedicelo possui uma fileira de cerdas. Curiosamente, na descrição de *PreBaetodes*, apenas é mencionada a fileira de cerdas no pedicelo (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996). Mais tarde, McCafferty & Baumgardner (2003), descrevendo o gênero *Lugoiops* e propondo sua inclusão no Complexo *Baetodes* discutem a questão das cerdas nas antenas e dizem que *Prebaetodes* e *Baetodes* possuem setação na base das antenas essencialmente confinada ao pedicelo, enquanto em *Lugoiops* e *Mayobaetis* essa fileira é desenvolvida também no escapo. Ressaltando que McCafferty é um dos autores de *Prebaetodes* e que até aquele momento esse era um gênero monotípico, a presença de uma fileira de cerdas no escapo de *P. sitesi* é incerta. Mais tarde, uma segunda espécie de *Prebaetodes* é descrita: *P. meridinensis* Chacón, Pescador & Segnini, 2010, a qual não apresenta cerdas no escapo (Chacón *et al.*, 2010).

Nieto (2004) em uma revisão do gênero *Baetodes* na América do Sul afirma que as espécies estudadas apresentam cerdas tanto no escapo quanto no pedicelo. No capítulo 1 do presente trabalho vimos que na maior parte do material examinado as cerdas no escapo de *Baetodes* não formam uma fileira bem marcada, sendo mais semelhantes a um tufo que pode se alongar desde a borda anterior do escapo até próximo à borda posterior do artículo ou ficarem mais concentradas próximas à borda anterior. Está claro para nós que mesmo quando as cerdas no escapo de *Baetodes* se alongam até a borda posterior do artículo, essa fileira é inconspícua, com cerdas curtas e difere substancialmente da densa fileira de cerdas longas encontrada no escapo de *Lugoiops* e *Mayobaetis*. O estado (1) foi recuperado nas nossas análises como sinapomorfia do clado *Lugoiops* + *Mayobaetis*.

6) Cabeça, antena, pedicelo, fileira longitudinal de cerdas na margem externa: (0) ausente (Fig. 5); (1) presente (Figs. 6 e 8)

Ao contrário da fileira de cerdas no escapo, a presença de cerdas no pedicelo foi considerada desde a proposta do Complexo *Baetodes* como sinapomorfia dos gêneros do complexo *Baetodes*, excluindo *Moribaetis* (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996). Os mesmos resultados foram encontrados em McCafferty & Baumgardner (2003) e Nieto (2010), excluindo também *Spiritiops*, recém-incluso no agrupamento. Assim, como nos trabalhos anteriores, em nossas análises o estado 1 foi recuperado como sinapomórfico para o clado F (Fig. 78; Tabela 3).

7) Cabeça, antena, pedicelo, protuberâncias em forma de escamas: (0) ausente (Figs. 5 e 8); (1) presente (Fig. 6).

O estado (1) proposto por Lugo-Ortiz & McCafferty (1996) para distinguir *Mayobaetis* dos demais gêneros de Baetidae. No presente estudo, o estado 1 foi recuperado como homoplástico, ocorrendo independentemente em *Mayobaetis* e *Prebaetodes*.

8) Cabeça, labro, margem distal, emarginação medial: (0) quase reta (Fig. 9); (1) com profunda emarginação em forma de “U” (Fig. 10); (2) com emarginação subretangular (Fig. 11); (3) com emarginação rasa em forma de “W” (Figs. 12 e 15); (4) com emarginação rasa em forma de “V” (Figs. 13 e 16).

O estado 3 do caráter se distingue do estado 4 pela presença de uma protuberância na porção mediana da emarginação (Fig. 15), dessa forma, ao invés de ter aspecto de “V” (estado 4) a margem tem a forma de “W” (estado 3). Nas topologias recuperadas, o labro com margem distal em forma de “W” já está presente no ancestral do clado B (Fig. 78) e a protuberância medial é perdida em diferentes linhagens: *Acentrella barbarae*, *Moribaetis* e *Baetodes*. Labro com margem distal quase reta foi recuperado como uma condição plesiomórfica nas nossas análises ocorrendo, inicialmente, apenas em *Siphlaenigma*. Em *Lugoiops*, *Prebaetodes* e *Baetodes francischettii* ocorre reversão do estado 3 para o estado 0.

O labro de *Callibaetis* é altamente modificado e apresenta uma profunda emarginação em “U” em *C. pollens* que ultrapassa a metade do labro e, uma emarginação subretangular em *C. fluminensis*. Essas condições (1 e 2) surgiram apenas na linhagem de *Callibaetis*.

9) Cabeça, labro, margem distal, cerdas: (0) com cerdas bífidas e plumosas (Fig. 17); (1) com cerdas bífidas e simples ou serreadas no ápice (Fig. 18).

Assim como proposto por Kluge (2004), as cerdas bífidas e plumosas (estado 0) estão na maior parte das espécies, surgindo no ancestral de *Siphlaenigmatidae* + *Baetidae* e tornando-se derivado em *Callibaetis*.

10) Cabeça, labro dorsal, porção medial do arco dorsal de cerdas: (0) 1–3 cerda longa (Fig. 12); (1) fileira densa de cerdas (mais que 7) de tamanho aproximado (Fig. 9); (2) poucas cerdas (não mais que 5), alternando uma curta, uma longa (Fig. 13).

O estado 1 do caráter surge no ancestral de *Siphlaenigmatidae* + *Baetidae* e precede o estado 2 que surge independentemente em *Spiritiops tepuiensis*, *Moribaetis* e no clado F (Fig.

78). O estado 3 surge dentro de *Baetodes*, mas não foi possível traçar hipóteses sobre a série de transformação do caráter dentro do gênero.

O caráter não se aplica a *Callibaetis*, uma vez que, o labro é modificado e o arco dorsal secundariamente perdido nesse gênero.

11) Cabeça, labro ventral, margem lateral: (0) não esclerosada; (1) esclerosada (Fig. 16).

O estado 1 foi proposto por Flowers (1987) como característica genérica de *Baetodes* e, posteriormente por Nieto (2010) como sinapomorfia de *Mayobaetis* + (*Lugoiops* + *Baetodes*). Em uma análise mais detalhada, observamos que *Moribaetis* e *Indobaetis* também apresentam a margem lateral do labro esclerosada. Nas topologias encontradas, o estado 1 foi recuperado como sinapomórfico para o clado E (Fig. 78; Tabela 3) com reversão em *Prebaetodes*.

12) Cabeça, labro ventral, cerdas, fileira de cerdas espiniformes: (0) desenvolvida (Fig. 14 e 20); (1) reduzida a uma única cerda ou ausente (Fig. 19).

Nas topologias recuperadas, a fileira desenvolvida de cerdas espiniformes (com ao menos mais de 5 cerdas) foi recuperado como um caráter plesiomórfico, ocorrendo em todos gêneros até o ancestral de *Prebaetodes* + *Baetodes*. Nesse clado, a fileira sofreu redução, estando completamente ausente em *Prebaetodes* e, em *Baetodes* representada por uma única cerda.

13) Cabeça, mandíbulas, formato dos incisivos: (0) retos (Fig. 21); (1) encurvados (Fig. 22).

Assim como proposto por Lugo-Ortiz & McCafferty (1996), o estado 1 foi recuperado como sinapomorfia de *Prebaetodes*. Algumas espécies de *Baetodes*, entretanto, também apresentam os incisivos mandibulares curvados. Como nas topologias recuperadas não há hipóteses de parentesco entre as espécies de *Baetodes*, não foi possível resgatar a evolução do caráter dentro da linhagem *Prebaetodes* + *Baetodes*.

14) Cabeça, mandíbula direita, grau de fusão dos incisivos: (0) incisivos destacados desde a base (Figs. 24 e 28); (1) incisivos fusionados na base (Fig. 23); (2) incisivos fusionados desde a base até o ápice (Figs. 22 e 23).

Os incisivos destacados desde a base em ambas mandíbulas foram recuperados como estado plesiomórfico do caráter, ocorrendo em *Siphlaenigma* e *Callibaetis*. Os incisivos interno e externo podem apresentar diferentes graus de fusão dentro dos grupos de Baetidae, sendo essa fusão refletida não apenas na junção dos dois incisivos, como também na junção dos denticulos entre si, como no caso de *Moribaetis maculipennis*. Nas topologias encontradas o ancestral do clado C (Fig. 78) já apresentava os incisivos da mandíbula direita completamente fusionados (estado 2). O estado 1 surge em algumas linhagens independentes (*Cloeodes*, *Moribaetis* e *Mayobaetis*).

15) Cabeça, mandíbula direita, incisivo externo: (0) com denticulos visíveis (Fig. 25); (1) com denticulos não-visíveis (Fig. 23 e 26).

Tanto na mandíbula direita como na esquerda os incisivos externos apenas perdem os denticulos em *Moribaetis* e *Lugoiops*, sendo, portanto, o estado 1 homoplástico nas topologias encontradas (Fig. 78).

16) Cabeça, mandíbula direita, incisivo interno: (0) com denticulos visíveis (Fig. 25); (1) com denticulos não-visíveis (Fig. 26).

Assim como na mandíbula esquerda, a perda dos denticulos nos incisivos internos foi recuperada como um caráter homoplástico, ocorrendo apenas em *Moribaetis maculipennis* e *Lugoiops*.

17) Cabeça, mandíbula direita, forma da prosteca: (0) em forma de escova (como na Fig. 33); (1) cerda plumosa (Fig. 29); (2) fina, apicalmente bífida: ramo mais externo curto e mais interno longo (Fig. 30); (3) ápice denteado (Fig. 31).

A forma de escova da prosteca direita surge no ancestral de *Siphlaenigmatidae* + *Baetidae*, tornando-se derivada (estado 2) no ancestral de *Baetidae*. Dentro da família *Baetidae* a prosteca sofre uma série de transformações ao longo de sua história evolutiva dando origem a outros 2 estados do caráter. A primeira derivação ocorre no ancestral do clado C (Fig. 78), dando origem à prosteca com ápice denteado (estado 3). A segunda derivação ocorre no clado F + *Indobaetis* (Fig. 78), quando o estado 3 origina o estado 1. E a terceira derivação ocorre no clado *Lugoiops* + *Mayobaetis*, no qual há um retorno à condição plesiomórfica de *Baetidae* (estado 2), sendo essa reversão recuperada como sinapomorfia desse clado. Curiosamente, o estado 3 do caráter ocorre também na mandíbula esquerda, na qual é encontrada na maioria das espécies analisadas.

18) Cabeça, mandíbula direita, tufo de cerdas entre a prosteca e a mola: (0) presente (Figs. 24 e 30); (1) ausente (Figs. 22 e 29).

Nas topologias recuperadas, ambos estados se mostraram homoplásticos, não sendo possível inferir qual estado é o plesiomórfico e qual é o apomórfico. No ancestral do clado F + *Indobaetis* (Fig. 78) esse tufo de cerdas está ausente.

19) Cabeça, mandíbula direita, tufo de cerdas espiniformes na base da mola: (0) ausente (Fig. 22); (1) presente (Fig. 27).

A presença de cerdas espiniformes na base da mola foi recuperada como um caráter homoplástico, ocorrendo independentemente em *Callibaetis* e *Cloeodes*.

20) Cabeça, mandíbula esquerda, grau de fusão dos incisivos: (0) incisivos destacados desde a base (Fig. 36); (1) incisivos fusionados na base (como na Fig. 23); (2) incisivos fusionados desde a base até o ápice (Fig. 32).

Assim como na mandíbula direita, os incisivos destacados desde a base foram recuperados como uma condição plesiomórfica do caráter, ocorrendo não apenas em *Siphlaenigma* como também em *Callibaetis*. O estado 2 surge no ancestral do clado B (Fig. 78) e o estado 1 surge em *Mayobaetis*.

21) Cabeça, mandíbula esquerda, incisivo externo: (0) com dentículos visíveis (Fig. 36); (1) sem dentículos visíveis (Fig. 34).

Assim como na mandíbula direita, incisivos externos da mandíbula esquerda apenas perdem os dentículos em *Moribaetis* e *Lugoiops*, sendo, portanto, o estado 1 homoplástico nas topologias encontradas (Fig. 78).

22) Cabeça, mandíbula esquerda, incisivo interno: (0) com dentículos visíveis (Fig. 36); (1) com dentículos não visíveis (como na Fig. 26).

Assim como na mandíbula direita, a perda dos dentículos nos incisivos internos foi recuperada como um caráter homoplástico, ocorrendo apenas em *Moribaetis maculipennis* e *Lugoiops*.

23) Cabeça, mandíbula esquerda, forma da prosteca: (0) escova (Fig. 33); (1) em forma de fita (Fig. 34); (2) robusta, não bífida, apicalmente denteada (Fig. 35); (3) robusta e bífida (Fig. 36).

Assim como na mandíbula direita, a prosteca em forma de escova ocorre apenas em *Siphlaenigma*. Não foi possível propor hipóteses sobre a condição do caráter no ancestral de Baetidae, mas dentro desse clado a prosteca sofre duas primeiras derivações: uma que origina a prosteca robusta e bífida de *Callibaetis* (estado 3) e outra que dá origem ao estado 2 e que ocorre na maior parte das espécies analisadas. Em *Lugoiops* e *Moribaetis maculipennis* surge, independentemente, a prosteca em forma de fita.

24) Cabeça, mandíbula esquerda, tufo de cerdas espiniformes na base da mola: (0) ausente (Fig. 32); (1) presente (como na Fig. 27).

Assim como na mandíbula direita, a presença de cerdas espiniformes na base da mola foi recuperada como um caráter homoplástico, ocorrendo independentemente em *Callibaetis* e *Cloeodes*.

25) Cabeça, mandíbula esquerda, orientação do processo triangular: (0) acima do nível da área entre a prosteca e a mola (Fig. 32); (1) ao mesmo nível da área entre a prosteca e a mola (Fig. 28).

O estado 0 foi recuperado como plesiomórfico, ocorrendo em *Siphlaenigma* e *Callibaetis*. O estado 1 surge no ancestral do clado B (Fig. 78).

26) Cabeça, mandíbula esquerda, tufo de cerdas entre a prosteca e a mola: (0) presente (Fig. 28); (1) ausente (Fig. 32).

O estado 1 do caráter foi recuperado como plesiomórfico, ocorrendo desde o ancestral de Siphlaenigmatidae e Baetidae. Assim como na mandíbula direita, o estado 0 do caráter foi recuperado como homoplástico. Gillies (1991) ressalta que essas cerdas ocorrem em uma menor frequência na mandíbula esquerda se comparada com a direita. Obtivemos resultados semelhantes: essas cerdas foram encontradas apenas em *Callibaetis*, *Americabaetis* e *Moribaetis*.

27) Cabeça, maxila, fileira ventral de cerdas: (0) presente (Fig. 37); (1) ausente ou reduzidas a uma única cerda (Fig. 38).

Segundo Kluge (2004), no ancestral de *Siphlaenigmatidae* e *Baetidae* a maxila apresenta uma fileira ventral de cerdas finas (estado 1), sendo essa fileira reduzida vestigial ou perdida em *Baetidae*. Nossas análises resgataram resultados semelhantes, nos quais *Siphlaenigma* e *Callibaetis* apresentam o estado plesiomórfico, enquanto nos demais *Baetidae* essa fileira é reduzida a uma única cerda ou ausente.

28) Cabeça, maxila, palpo: (0) trissegmentado (Fig. 39); (1) bissegmentado, segundo artículo sem constrição (Fig. 40); (2) bissegmentado, segundo artículo com uma constrição.

Nas topologias recuperadas, *Siphlaenigma* apresenta o palpo com três artículos (estado 0), enquanto em *Baetidae* surge a condição bissegmentada (estado 2), ocorrendo em quase todos os gêneros analisados, exceto por *Spiritiops* e *Mayobaetis*, que apresentam uma pequena constrição no segundo artículo, dando ao palpo um aspecto trissegmentado (estado 2).

29) Cabeça, lábio, formato da glossa: (0) digitiforme, largura da base subigual à largura do ápice (Fig. 41); (1) larga na base, estreitando-se em direção ao ápice (Fig. 42); (2) larga na base, estreitando-se abruptamente em direção ao ápice (Fig. 43).

Com exceção a *Callibaetis*, que apresenta a glossa digitiforme, nos demais gêneros a glossa tem a base larga e ápice delgado. Ao longo da história evolutiva resgatada nas nossas análises, percebe-se uma tendência ao estreitamento da glossa. *Siphlaenigma* já apresenta o estado 1 do caráter, mas esse estreitamento ocorre mais conspicuamente (estado 2) no ancestral de *Americabaetis* + clado E (Fig. 78).

30) Cabeça, lábio, glossa: (0) não se sobrepõe à paraglossa (Fig. 42); (1) se sobrepõe à paraglossa (Fig. 46).

O estado 1 foi proposto por Nieto (2010) como sinapomórfico para o Complexo *Baetodes* (incluindo *Spiritiops*). Nas nossas análises, entretanto, o estado 1 também ocorre em *Americabaetis* e foi recuperado como sinapomórfico para o clado E + *Americabaetis* (Fig. 78).

31) Cabeça, lábio, ápice da glossa: (0) sem cerdas (Fig. 44); (1) com cerdas em forma de lâmina; (2) com cerdas espiniformes (Fig. 49); (3) com cerdas pectinadas em forma de lâmina e cerdas espiniformes (Fig. 50).

Nas topologias obtidas, a presença de alguma cerda no glossa surge no ancestral de *Baetidae*, inicialmente cerdas espiniformes (estado 2). No ancestral de *Prebaetodes* + *Baetodes* surgem as cerdas em forma de lâmina pectinadas (estado 3) e em *Mayobaetis* as cerdas em forma de lâmina (estado 1).

32) Cabeça, lábio, margem interna da glossa: (0) ventralmente sem cerdas (Fig. 44); (1) ventralmente com uma fileira de cerdas espiniformes longas (Figs. 45 e 49); (2) ventralmente com uma fileira de cerdas espiniformes curtas (Fig. 48).

Nas topologias encontradas, as cerdas na margem interna da glossa surgem no ancestral de Baetidae, a princípio como uma fileira de cerdas longas (estado 1). Em *Baetodes* essas cerdas são reduzidas dando origem a uma fileira de cerdas espiniformes curtas, sendo o estado 2 recuperado como sinapomórfico para o gênero. Em *Indobaetis* ocorre uma reversão, voltando à condição sem cerdas encontrada em *Siphlaenigma* (estado 0).

33) Cabeça, lábio, margem externa da glossa: (0) sem cerdas (Figs. 43 e 44); (1) com cerdas espiniformes (Fig. 42).

O estado 1 foi recuperado como sinapomórfico para o clado *Lugoiops* + *Mayobaetis*. Entretanto, o caráter se mostrou altamente homoplástico nas árvores resultantes, ocorrendo também em duas outras linhagens independentes.

34) Cabeça, lábio, forma da paraglossa: (0) curva em direção à margem interna (Fig. 41); (1) subretangular estreitando-se em direção ao ápice, ápice curvo (Fig. 47); (2) subretangular, ápice truncado (Fig. 46).

O estado 0 foi recuperado como plesiomórfico, ocorrendo em *Siphlaenigma* e *Callibaetis* e *Spiritiops*. O estado 1 surge independentemente tanto no ancestral de *Cloeodes* como no ancestral do clado D (Fig. 78). Dentro do clado D o caráter sofre derivação originando o estado 2 no ancestral de *Prebaetodes* e *Baetodes*, sendo recuperado como sinapomórfico para esse clado.

35) Cabeça, lábio, ápice da paraglossa: (0) com três fileiras de cerdas pectinadas (Fig. 50); (1) com duas fileiras de cerdas simples; (2) com três fileiras de cerdas espiniformes (Fig. 49).

O estado 1 foi recuperado como plesiomórfico, ocorrendo em *Callibaetis* e *Cloeodes*. O estado 0 surge no ancestral do clado D (Fig. 78) e, precedendo ao estado 2 em *Americabaetis alphas*. O estado 2 também ocorre em *Spiritiops*, mas com as topologias obtidas não foi possível traçar hipóteses sobre a condição do caráter no ancestral de *Spiritiops* + clado D (Fig. 78). Desta forma, tanto o estado 0 quanto o 1 podem ter dado origem ao estado 2 na linhagem de *Spiritiops*.

36) Cabeça, lábio, paraglossa, margem lateral: (0) com cerdas longas e finas na metade distal (Fig. 44); (1) sem cerdas (Fig. 43).

Cerdas longas na margem lateral da paraglossa foi recuperado como estado plesiomórfico do caráter. No ancestral do clado E (Fig. 78) essas cerdas são perdidas e são novamente adquiridas no clado *Lugoiops* + *Mayobaetis*. O estado 1 foi recuperado como sinapomórfico para o clado E, assim como a reversão para o clado G (Fig. 78; Tabela 3).

37) Cabeça, lábio, palpo: (0) ápice do artículo II mais largo que a base do artículo III (Figs. 42 e 43); (1) ápice do artículo II tão largo quanto a base do artículo III (Fig. 44).

O estado 0 do caráter foi recuperado como homoplástico, ocorrendo em *Siphlaenigma*, *Spiritiops* e *Americabaetis*.

38) Cabeça, lábio, palpo, proporção entre os artículos III e II: (0) III<II (Fig. 44 e 45); (1) III>II; (2) III subigual II (Fig. 43).

O estado 0 do caráter foi recuperado como plesiomórfico nas topologias encontradas. No ancestral de *Prebaetodes* + *Baetodes* o artículo III aumenta de comprimento, ficando mais longo que o artículo II (estado 1). Independentemente em *Baetodes*, *Mayobaetis* e *Callibaetis*, o artículo III adquire tamanho semelhante ao do artículo II (estado 2).

39) Cabeça, lábio, palpo, forma do artículo III: (0) cônico (Fig. 44); (1) ovóide (Fig. 45); (2) arredondado, mais longo do que largo (Fig. 43); (3) côncavo (Fig. 41).

O artículo III cônico foi recuperado como o estado plesiomórfico do caráter, ocorrendo desde *Siphlaenigma* até o ancestral do clado E + *Americabaetis* (Fig. 78). Em diferentes linhagens o caráter sofre diversificações gerando o estado 3 em *Callibaetis* e, o estado 1 em *Cloeodes*, *Acentrella* e clado E (Fig. 78). Dentro do clado E, ocorre uma outra diversificação originando o estado 2 no ancestral de *Baetodes* + *Prebaetodes*. O estado 1 foi recuperado como sinapomórfico para o clado E e o estado 2 sinapomórfico para o clado H (Fig. 78; Tabela 3).

40) Cabeça, lábio, palpo, artículo II, superfície dorsal: (0) com uma fileira de cerdas desenvolvida (Fig. 45); (1) fileira de cerdas reduzida a uma única cerda ou ausente.

A presença de uma fileira conspícua de cerdas ocorre em quase todos os grupos estudados, sendo recuperado como um caráter plesiomórfico. Essa fileira sofre redução no ancestral do clado F (Fig. 78), sendo representada por uma cerda em *Baetodes* e estando completamente ausente em *Prebaetodes* e *Mayobaetis*. Não tivemos acesso às lâminas de peças bucais de *Indobaetis* e *Lugoiops* e, por esta razão, não foi possível resgatar o estado ancestral do caráter no clado *Indobaetis* + clado F (Fig. 78) e em *Lugoiops*. A linhagem de *Spiritiops* perde independentemente essa fileira de cerdas.

41) Tórax, comprimento do fêmur (F) x tibia (T): (0) F = T (Fig. 53); (1) F > T (Fig. 52).

O alongamento das pernas é uma das características comumente encontrada em grupos adaptados à vida em correnteza forte. Por essa razão, ter pernas alongadas foi considerado por Lugo-Ortiz & McCafferty (1996) uma das sinapomorfias que agrupam, segundo os autores, os gêneros do complexo mais especializados até aquele momento: *Prebaetodes* e *Baetodes*. E mais tarde uma das sinapomorfias que unem *Prebaetodes* + *Baetodes* + *Lugoiops* sob a mesma argumentação (McCafferty & Baumgardner, 2003). Nieto (2010) também propõe que a tibia mais longa que o tarso seja uma sinapomorfia do Complexo *Baetodes*. No presente estudo, testamos a hipótese do alongamento das pernas com base em duas proporções: comprimento do tarso x tibia e, comprimento do fêmur x tibia, ambos não trouxeram resultados conclusivos.

Nas árvores obtidas, as primeiras linhagens a se diversificar apresentaram pernas com fêmur mais longo que a tibia. Essa condição se tornou derivada a partir do ancestral do clado C e também em *Callibaetis fluminensis* (Fig. 78). Sabendo-se que o clado C é composto tanto por gêneros reófilos como por não-reófilos, a medida utilizada parece não ser a mais adequada

para testar a hipótese de alongamento das pernas. É possível que, assim como a tíbia, o fêmur também tenha sofrido processo de alongamento.

42) Tórax, comprimento do tarso (Ta) x tíbia (Ti): (0)  $T_s > T$  (Fig. 52); (1)  $T_a = T_i$ ; (2)  $T_a < T_i$  (Fig. 53).

Nas topologias recuperadas, o tarso apresentou-se mais longo que a tíbia em *Siphlaenigma*, de comprimento igual à tíbia em *Callibaetis* e *Cloeodes* e, mais curto que a tíbia no ancestral do clado C (Fig. 78). Entretanto, com os resultados encontrados, não é possível saber se houve um encurtamento do tarso ou alongamento da tíbia. Portanto, o caráter não foi informativo para nossas análises.

43) Tórax, ventral, osmobrânquia procoxal: (0) ausente; (1) presente (Fig. 51).

O estado 1 foi recuperado como autapomórfico para *Moribaetis*, assim como recuperado nas análises de Nieto (2010).

44) Tórax, ventral, brânquias coxais: (0) ausentes (Fig. 54); (1) presentes (Fig. 55).

O estado 1 foi proposto por Mayo (1968) para distinguir espécies de *Baetodes* umas das outras. Dos gêneros estudados apenas *Baetodes* apresentou brânquias coxais. Com as topologias encontradas não foi possível resgatar hipóteses de parentesco entre as espécies do gênero e, conseqüentemente, da história evolutiva das brânquias coxais em *Baetodes*.

45) Perna III, coxa: (0) crista dorsal rudimentar; (1) crista dorsal desenvolvida.

O estado 1 foi proposto por Koss (1972) para distinguir as espécies de *Baetodes* dos demais gêneros de Baetidae. O estado 1 foi resgatado como autapomorfia de *Baetodes*.

46) Perna, fêmur: (0) sem cerdas adesivas; (1) com cerdas adesivas.

O estado 1 foi proposto por Kluge (2004) como sinapomorfia de Baetofemorata, representado nas nossas análises por *Acentrella*. O estado 1 foi recuperado como autapomórfico para *Acentrella*.

47) Perna, fêmur, lobos dorsais: (0) não orientados ventralmente (Fig. 52); (1) orientados ventralmente (Fig. 58).

O ápice do fêmur de Ephemeroptera possui dois lobos: um dorsal e um ventral, que podem estar fusionados ou destacados. Em Baetidae, o lobo dorsal se curva ventralmente mesmo quando fusionado ao lobo ventral (Wang & McCafferty, 1996), enquanto em *Siphlaenigma* os lobos estão destacados e o dorsal não se curva sobre o ventral (Fig. 52). Nas nossas análises estado 1 foi recuperado como sinapomórfico para a família Baetidae.

48) Perna, fêmur, lobos dorsal e ventral: (0) separados por uma incisão (Fig. 52); (1) fusionados (Figs. 53 e 58).

O estado 0 foi recuperado como plesiomórfico, ocorrendo em *Siphlaenigma* e *Callibaetis*. O estado 1 surge no ancestral do clado B (Fig. 78).

49) Perna, fêmur, margem dorsal: (0) com uma fileira de cerdas robustas (Fig. 52); (1) com uma fileira de cerdas robustas alternadas a cerdas finas (Figs. 53 e 55); (2) com uma fileira de cerdas plumosas.

A maior parte das espécies estudadas apresentam uma fileira de cerdas robustas na margem dorsal do fêmur (estado 0), ocorrendo desde *Siphlaenigma* até *Indobaetis* (Fig. 78). O estado 1 foi recuperado como sinapomórfico para o clado F (Fig. 78; Tabela 3) e o estado 2 autapomórfico para *Acentrella glareosa*.

50) Perna, fêmur, ápice do fêmur: (0) sem cerdas; (1) com uma fileira de cerdas robustas (Fig. 56); (2) um par de cerdas robustas contíguas (Fig. 57).

Nas topologias encontradas, o estado 1 apresentou-se plesiomórfico, ocorrendo desde *Siphlaenigma* até *Moribaetis*. O estado 2 surge independentemente em *Callibaetis pollens*, *Cloeodes* e no clado F + *Indobaetis* (Fig. 78). O estado 0 foi recuperado como autapomórfico para *Acentrella glareosa*.

51) Perna, tíbia: (0) sem uma quebra transversal transversal/longitudinal (Fig. 62); (1) com uma quebra transversal transversal/longitudinal (Fig. 52).

Assim como nas análises de Nieto (2010), o estado 1 foi recuperado como autapomórfico para *Baetodes*.

52) Perna, tíbia, sutura tibio-patelar: (0) desenvolvida apenas nas pernas II e III; (1) desenvolvida igualmente em todas as pernas.

O estado 1 foi proposto por Kluge (2004) como sinapomorfia de Anteropatellata, representado em nossas análises por Baetidae. O estado 1 foi recuperado como autapomórfico para a família Baetidae.

53) Perna, tíbia, arco subproximal de cerdas: (0) ausente (Fig. 53); (1) presente (Fig. 58).

O estado 1 foi proposto por Waltz & McCafferty (1987) para distinguir as ninfas de *Cloeodes* dos demais gêneros de Baetidae. Nas nossas análises o estado 1 foi recuperado como autapomórfico para *Cloeodes*.

54) Perna, tarso, garra, cerda posterior: (0) ausente (Fig. 61); (1) presente (Figs. 59 e 60).

A presença de ao menos uma cerda próxima ao denticulo apical da garra tarsal é a sinapomorfia que suporta o Complexo *Baetodes* nas três hipóteses filogenéticas atuais (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996; McCafferty & Baumgardner, 2003; Nieto, 2010). Nas nossas análises, entretanto, a presença da cerda na garra tarsal foi recuperada como sinapomorfia de duas linhagens distintas: *Spiritiops* e o clado E, que inclui *Indobaetis* (Fig. 78).

55) Perna, tarso, garra, fileira de denticulos: (0) 2 (Fig. 59); (1) 1 (Fig. 60); (2) 0 (Fig. 61).

Dentro de Baetidae + *Siphlaenigmatidae* (Kluge, 2004) a garra tarsal com duas fileiras de denticulos é uma condição plesiomórfica. Em Baetidae, a fileira de denticulos mais próxima à superfície posterior pode estar reduzida ou completamente ausente, sendo essa uma das características usadas para definir as duas maiores subfamílias: Cloeoninae (duas fileiras) e Baetinae (uma fileira) (Gillies, 1991).

Nas topologias obtidas, encontramos resultados semelhantes, com o estado 0 ocorrendo em *Siphlaenigma* e nas primeiras linhagens de Baetidae, e o estado 1 como sinapomorfia do clado D (Fig. 78; Tabela 3). Na linhagem de *Cloeodes* os denticulos de ambas as fileiras são perdidos, sendo o estado 2 recuperado como autapomórfico para o gênero.

56) Tórax, tecas alares posteriores: (0) ausentes; (1) rudimentares (Fig. 64); (2) desenvolvidas (Fig. 63).

A redução parcial ou total das tecas alares posteriores foi proposta por Lugo-Ortiz & McCafferty (1996) como sinapomorfia de *Prebaetodes* + *Baetodes*.

Nas árvores resultantes, entretanto, a história evolutiva do caráter é confusa. Desde *Siphlaenigma* até *Spiritiops* as tecas alares posteriores encontram-se desenvolvidas, sendo perdidas no ancestral do clado D (Fig. 78). Dentro desse clado ocorre uma série de derivações em linhagens independentes com retorno à condição plesiomórfica (estado 2) e a uma condição intermediária (estado 1). A primeira derivação ocorre em *Acentrella glareosa* apresentando tecas alares rudimentares. A segunda ocorre em *Moribaetis*, retornando a condição 2 do caráter (0 → 2). A terceira derivação ocorre no clado F, no qual, a ausência de tecas alares posteriores (estado 0) precede a condição rudimentar (estado 1). E por último, na linhagem de *Mayobaetis*, o caráter retorna à condição plesiomórfica (1 → 2). Desta forma, o estado 0 foi recuperado como sinapomorfia do clado D, o estado 1 como sinapomorfia do clado F e o estado 2 como autapomorfia de *Moribaetis* e *Mayobaetis* (Fig. 78; Tabela 3).

57) Abdômen, tergo, tubérculos: (0) ausentes (Fig. 66); (1) presentes (Fig. 65).

A presença de tubérculos dorsais é característica comumente encontrada em gêneros reófilos (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999), não apenas em Ephemeroptera como também em outras ordens de insetos aquáticos (Ex. Lecci & Froelich, 2011 – Plecoptera). Dentre as espécies estudadas, apenas *Acentrella* e *Baetodes* possuem tubérculos abdominais, sendo o estado 1 recuperado como homoplástico nas topologias encontradas.

58) Abdômen, brânquias VI e VII: (0) presentes; (1) ausentes.

O estado 1 foi recuperado como autapomórfico para *Baetodes*, assim como proposto por Lugo-Ortiz & McCafferty (1996), McCafferty & Baumgardner (2003) e Nieto (2010).

59) Abdômen, brânquia I: (0) ausente; (1) mais longa do que a metade do tergo II; (2) mais curta que a metade do tergo II.

A redução total ou parcial de brânquias é comumente observada em gêneros reófilos (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999). Dentre os táxons estudados, a redução da brânquia I foi recuperada como homoplástica, estando completamente ausente em *Americabaetis*, *Indobaetis* e *Lugoiops* e reduzida em *Prebaetodes* e *Acentrella barberae*.

60) Abdômen, brânquias, orientação: (0) dobradas dorsalmente sobre o abdômen (Fig. 68); (1) dobradas ventralmente sobre o abdômen (Fig. 67).

O estado 1 foi recuperado como autapomórfico para *Baetodes*.

61) Abdômen, brânquias, número de lamelas: (0) com uma única lamela (Fig. 70); (1) com duas lamelas (Fig. 71).

A maioria dos gêneros de Baetidae apresenta brânquias com apenas uma lamela, porém, em *Callibaetis*, um gênero potamófilo, essas brânquias são tão alargadas para otimizar a captação de oxigênio que chegam a se dobrar formando duas lamelas. O estado 1 foi recuperado como autapomórfico para *Callibaetis*.

62) Abdômen, brânquias, margem: (0) lisa (Fig. 70); (1) serreada (Fig. 69).

Em Nieto (2010) a perda da denticulação na margem distal das brânquias foi recuperada como uma sinapomorfia de *Mayobaetis* + *Lugoiops* + *Baetodes*. Nas nossas análises, o estado 1 foi recuperado como homoplástico, ocorrendo independentemente em *Callibaetis*, *Acentrella*, *Indobaetis*, *Mayobaetis* e *Baetodes*.

63) Abdômen, brânquias, costelas: (0) com costelas na margem costal e anal (Fig. 69); (1) sem costelas (Figs. 70 e 71).

Segundo Kluge (2004), tanto em *Siphlaenigmatidae* quanto em Baetidae as brânquias possuem margem esclerosadas, que ele chamou de costelas. Em alguns grupos essas costelas são reduzidas ou perdidas. Nas nossas análises, a perda das costelas ocorreu em duas linhagens distintas: *Callibaetis* e *Baetodes*, sendo recuperada como autapomórfica para *Baetodes*.

64) Abdômen, proporção entre os cercos (C) e o filamento caudal mediano (FM), comprimento: (0)  $FM = C$ ; (1)  $FM = 0,3-0,5 \times C$ ; (2)  $FM = 0,08 \times C$ ; (3) FM vestigial.

Nas três hipóteses atuais acerca da relação de parentesco do complexo *Baetodes*, o filamento mediano (paracercos) tão longo quanto os cercos foi resgatado como plesiomórfico, sofrendo redução no comprimento nas linhagens subsequentes (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996; McCafferty & Baumgardner, 2003 e; Nieto, 2010).

Para resgatar a história evolutiva do caráter usamos duas proporções: Filamento caudal mediano x cercos e, filamento caudal mediano x tergo X. A escolha de duas proporções para codificar o encurtamento do paracercos foi feita em função da dificuldade de padronizar as medidas baseadas em exemplares examinados com as medidas usando dados da literatura, uma vez que raramente são desenhados os cercos inteiros. Por outro lado, todos os grupos com filamento mediano curto foram desenhados juntamente com o último segmento abdominal.

Com ambas proporções resgatamos histórias evolutivas semelhantes, com algum grau de encurtamento do filamento mediano ocorrendo nas linhagens com diversificação mais recente. Porém, resultados obtidos foram discordantes em relação à linhagem na qual esse evento ocorre.

Filamento caudal mediano tão longo quanto os cercos foi recuperado como um estado plesiomórfico sofrendo encurtamento em linhagens independentes. Não foi possível reconstruir a condição do caráter no ancestral do clado F + *Indobaetis* (Fig. 78) e, assim, não sabemos qual a condição plesiomórfica para cada clado terminal desse agrupamento.

*Mayobaetis* e *Prebaetodes* apresentam o estado 1, *Baetodes* e *Indobaetis* apresentam o estado 2 e, *Acentrella* e *Lugoiops* apresentam o estado 3.

65) Abdômen, comprimento do filamento caudal mediano (FM) em relação ao tergo X (TX): (0) FM muito mais longo que TX; (1) FM = 3x TX; (2) FM = 1,5–2x TX; (3) FM < TX.

Filamento caudal mediano muito mais longo que o tergo X foi resgatado como um estado plesiomórfico, sofrendo encurtamento a partir do ancestral do clado D (estado 1) (Fig. 78). Em *Baetodes* e *Indobaetis*, o estado 1 precedeu homoplasticamente o estado 2. Em *Acentrella* e *Lugoiops* o filamento mediano sofre um encurtamento mais radical, dando origem ao estado 3. A proporção FM x Tergo X se mostrou mais informativa que a proporção FM x cercos.

66) Abdômen, cercos, margem interna, cerdas: (0) com cerdas natatórias (Fig. 74), (1) sem cerdas natatórias (Fig. 75).

A perda das cerdas natatórias foi proposto por McCafferty & Baumgardner (2003) como sinapomorfia de *Baetodes* + *Lugoiops*. Nas topologias encontradas no presente estudo, essa característica é homoplástica, ocorrendo independentemente em *Baetodes*, *Lugoiops* e *Indobaetis*.

67) Abdômen, paraproctos, margem posterior: (0) com espinhos (Fig. 72), (1) liso (Fig. 73)

Nas árvores resultantes, os espinhos na margem dorsal dos paraproctos foi recuperado como plesimórfico, sendo perdidos no ancestral do clado F (Fig. 78), assim como proposto previamente por McCafferty & Baumgardner (2003) e recuperado por Nieto (2010).

68) Abdômen, tergos, margem posterior: (0) com espinhos; (1) liso.

Assim como nas análises de Nieto (2010), tergos abdominais com margem posterior sem espinhos (estado 1) foi recuperado como autapomórfico para *Mayobaetis*.

69) Abdômen, esternitos, placas de atrito: (0) ausentes, (1) presente.

As placas de atrito são estruturas esternais pequenas e, em sua maioria, difíceis de serem notadas com auxílio do microscópio óptico (ver capítulo 1). E portanto, a presença ou ausência dessas, são difíceis de serem comprovadas com base na literatura. Por essa razão, não foi possível obter dados sobre o caráter nos seguintes táxons: *Siphlaenigma*, *Spiritiops tepuiensis*, *Moribaetis*, *Lugoiops*, *Mayobaetis spn1* e *Prebaetodes*.

Com os dados obtidos, nossas análises não resgataram resultados conclusivos sobre a história evolutiva do caráter, mas a presença dessas estrutura apenas nos táxons agarrantes (*Acentrella*, *Baetodes* e *Indobaetis*) é mais um indicativo de que as placas de atrito são adaptações à vida em forte correnteza.

70) Abdômen, fórceps, projeção distomedial: (0) ausente (Fig. 77), (1) presente (Fig. 76).

O estado 1 proposto como sinapomorfia do Complexo *Baetodes* por Lugo-Ortiz & McCafferty (1996) e McCafferty & Baumgardner (2003) foi recuperado nas nossas análises

como sinapomorfia do clado E (Fig. 78; Tabela 3), com redução em *Prebaetodes meridinesis*.

#### 4.2 Análise filogenética

Foram recuperadas 5 árvores igualmente mais parcimoniosas (comprimento = 185; Índice de Consistência – IC = 0,562 e; Índice de Retenção – IR = 0,817). Foi gerada uma árvore de consenso estrito com os valores de bootstrap para suporte de ramos (Fig. 1a). A análise de inferência bayesiana da mesma matriz apresentou um filograma de consenso de maioria (Fig. 1b) com média harmônica do LogL pós *burnin* de -863,53.

O monofiletismo da família Baetidae foi recuperado com valores máximos de suporte de ramos (BP = 100, PP = 1) e nenhum gênero estudado se apresentou parafilético nas topologias encontradas.

Tanto a análise de parcimônia quanto a inferência bayesiana resultaram em topologias muito semelhantes entre si. Ambas recuperaram o monofiletismo do Complexo *Baetodes* com exclusão de *Spiritiops* e inclusão de *Indobaetis* (Clado E – BP = 58, PP = 0,95) (Figs. 78 e 79). Tais resultados aumentam a discussão sobre a inclusão tardia de *Spiritiops* (Nieto, 2010) ao Complexo *Baetodes* e exclusão de outros gêneros que também apresentam cerda posterior na garra tarsal – *Indobaetis*, *Caribaetis*, *Papuanatula* e *Baetis* (Kluge & Novikova, 2014).

Dentro do clado E (Fig. 78) foram recuperados três agrupamentos monofiléticos (Figs. 78 e 79):

- Clado F: *Baetodes* + *Prebaetodes* + *Lugoiops* + *Mayobaetis* (BP = 53, PP = 0,97);
- Clado G: *Lugoiops* + *Mayobaetis* (BP = 64, PP = 0,99);
- Clado H: *Prebaetodes* + *Baetodes* (BP = 77, PP = 0,95).

Tanto a presença da cerda na garra tarsal como a presença da projeção distomediana no primeiro artigo do fôrcex, propostas anteriormente como sinapomorfias do Complexo *Baetodes* (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996; McCafferty & Baumgardner, 2003) foram recuperadas nas topologias do presente trabalho como sinapomorfias clado E (Fig. 78; Tabela 3).

Nieto (2010) propõe três sinapomorfias adicionais para o Complexo *Baetodes*: palpo maxilar robusto, glossa curvando-se sobre a paraglossa e tibia maior que o tarso. As figuras apresentadas pela autora não deixaram claro para nós como é o palpo maxilar robusto, por essa razão, esse caráter não foi testado em nossas análises. A glossa curvando-se sobre a paraglossa foi recuperada nas nossas análises como sinapomórfico para o clado E + *Americabaetis* (Fig. 78). A tibia mais longa que o tarso foi recuperada como sinapomorfia do clado C (resgatado apenas na parcimônia com baixo suporte de bootstrap – BP=55) (Figs. 78 e 79), no qual estão inclusos todos os gêneros do Complexo *Baetodes* juntamente com *Acentrella*, *Americabaetis* e *Indobaetis*.

Assim como proposto por McCafferty & Baumgardner (2003) e Nieto (2010), o clado F (Fig. 78; Tabela 3) foi suportado pela presença da fileira longitudinal de cerdas no pedicelo, perda da dentição dos paraproctos e apresentam algum grau de redução do filamento caudal mediano, embora esse último não seja uma sinapomorfia para o clado. Os casos de extrema redução do filamento caudal mediano (*Lugoiops* e *Acentrella*), bem como a perda das cerdas

natatórias dos cercos (*Lugoiops*, *Baetodes* e *Indobaetis*) ocorreram independentemente em diferentes linhagens.

Nieto (2010) recuperou outras duas sinapomorfias para o clado F (Fig. 78): Perda do tufo de cerdas entre a prosteca e a mola e, filamento mediano com  $2/3 - 1/2$  do comprimento dos cercos, ambas não corroboradas nas nossas análises. Na mandíbula direita a ausência dessas cerdas foi recuperada como homoplástica e na mandíbula esquerda como plesiomórfica. Embora algum grau de encurtamento do filamento ocorra no clado F, não foi possível nas nossas análises resgatar a história evolutiva do caráter nas árvores encontradas.

O clado *Prebaetodes* + *Baetodes* já havia sido proposto por Kluge (2004), mas o trabalho do autor não foi concluído e as sinapomorfias usadas não foram divulgadas (Kluge, *comunicação pessoal*). Nas nossas análises, o monofiletismo do grupo é baseado em três sinapomorfias: redução parcial ou completa da fileira ventral de cerdas espiniformes do labro, paraglossa retangular com ápice truncado e artículo III do palpo labial arredondado, mais comprido do que largo.

Foram recuperadas seis sinapomorfias do clado G: escapo maior que o pedicelo, portando uma densa fileira de cerdas na margem externa, prosteca direita apicalmente bífida e plumosa e margem externa da glossa com cerdas espiniformes (Tabela 3).

No presente estudo, o caráter “pernas alongadas” proposto por Lugo-Ortiz & McCafferty (1996) e McCafferty & Baumgardner (2003) como sinapomorfia de *Baetodes* + *Prebaetodes* + *Lugoiops* foi codificado como proporções entre fêmur e tarso em relação à tíbia, uma vez que era esperado que esse alongamento fosse mais conspicuo nesse último artículo. E, porque Nieto (2010) propõe que a tíbia mais alongada que o tarso surgiu no ancestral do Complexo *Baetodes*. Os dois caracteres, entretanto, apresentaram-se homoplásticos nas topologias encontradas. Dessa forma, nos resta a dúvida se o fêmur e o tarso podem ter sofrido alongamento, assim como a tíbia, e, por esta razão, as medidas usadas podem não ser as mais indicadas para entender a evolução do caráter ao longo da história evolutiva do grupo.

Nieto (2010) propõe que o labro com margem ventral esclerosada, bem como a perda dos espinhos na margem distal da brânquia são sinapomorfias do clado *Mayobaetis* + *Lugoiops* + *Baetodes*. Nas topologias encontradas, entretanto, a margem esclerosada do labro é compartilhada também com *Indobaetis*, sendo sinapomórfico para o clado E com redução em *Prebaetodes* (Fig. 78). O estado “brânquias com margem distal lisa” foi recuperado como homoplástico ocorrendo independentemente em *Mayobaetis*, *Baetodes*, *Acentrella* e *Callibaetis*.

Apesar das mandíbulas em Ephemeroptera serem assimétricas e, portanto, serem resultado de pressões seletivas distintas, tratar as mandíbulas em separado não foi informativo para alguns estados de caracteres. Os padrões de fusionamento dos denticulos nos incisivos, bem como o formato dos incisivos, a presença/ausência de cerdas entre a prosteca e a mola e, presença/ausência de cerdas espiniformes na base da mola, apresentaram padrões evolutivos iguais ou próximos nas duas mandíbulas. Por outro lado, as prostecas e grau de fusionamento dos incisivos tiveram histórias evolutivas diferentes em cada uma das peças.

## 5. Conclusões

---

O monofiletismo do Complexo *Baetodes* foi recuperado no presente estudo com a exclusão de *Spiritiops* e a inclusão de *Indobaetis* no agrupamento, suportado, assim como em estudos prévios, pela presença da cerda posterior na garra tarsal e projeção distomedial no artigo I dos fórceps, dentre outras sinapomorfias.

As nossas análises não contemplaram todos os gêneros de Baetidae que possuem a cerda posterior na garra tarsal. Novas estudos que incluam *Caribaetis*, *Papuanatula* e *Baetis* ainda se fazem necessários para testar a possível inclusão desses gêneros no Complexo *Baetodes* ou para verificar se a cerda posterior na garra tarsal surgiu independentemente nessas linhagens.

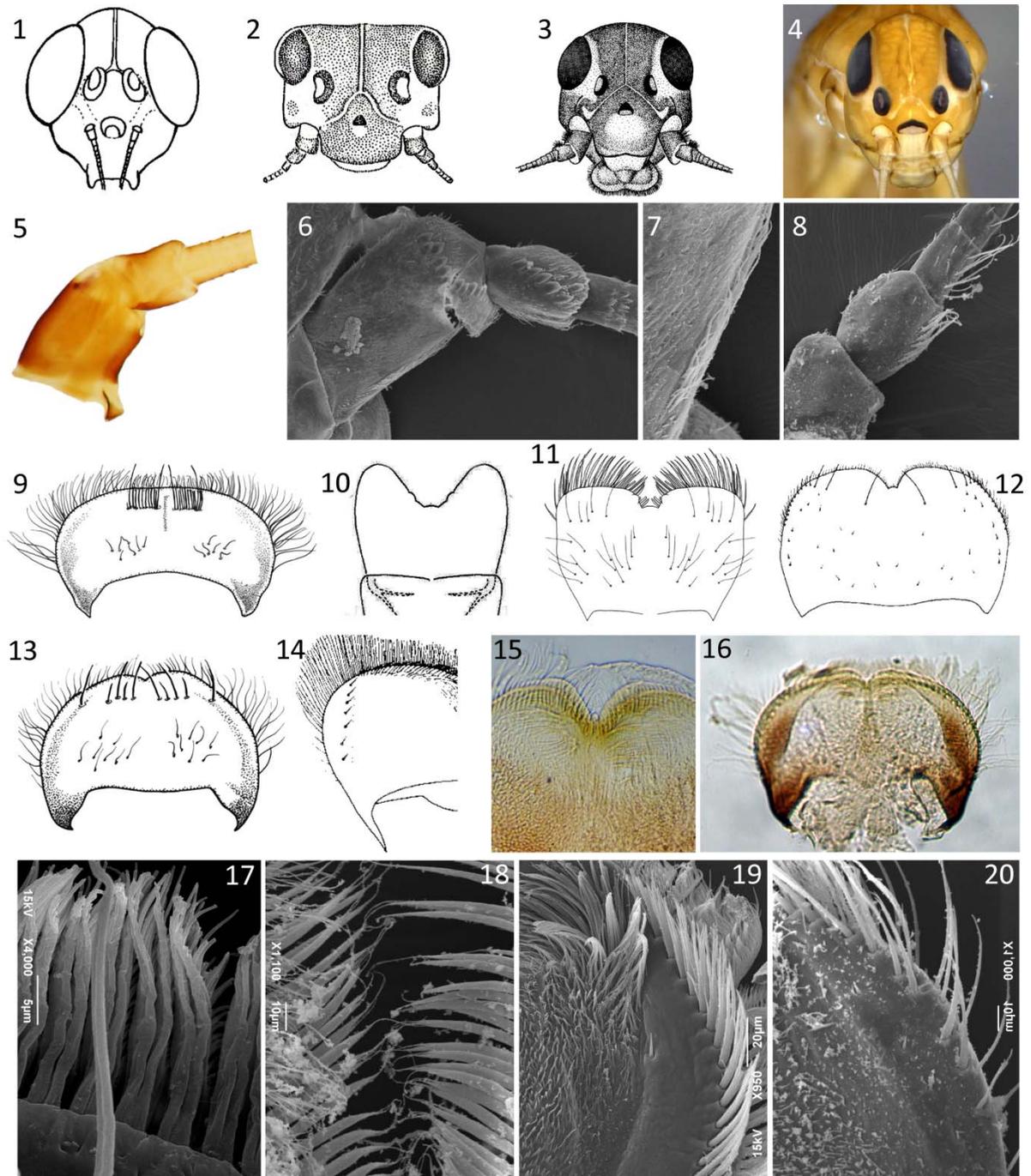
## 6. Referências bibliográficas

---

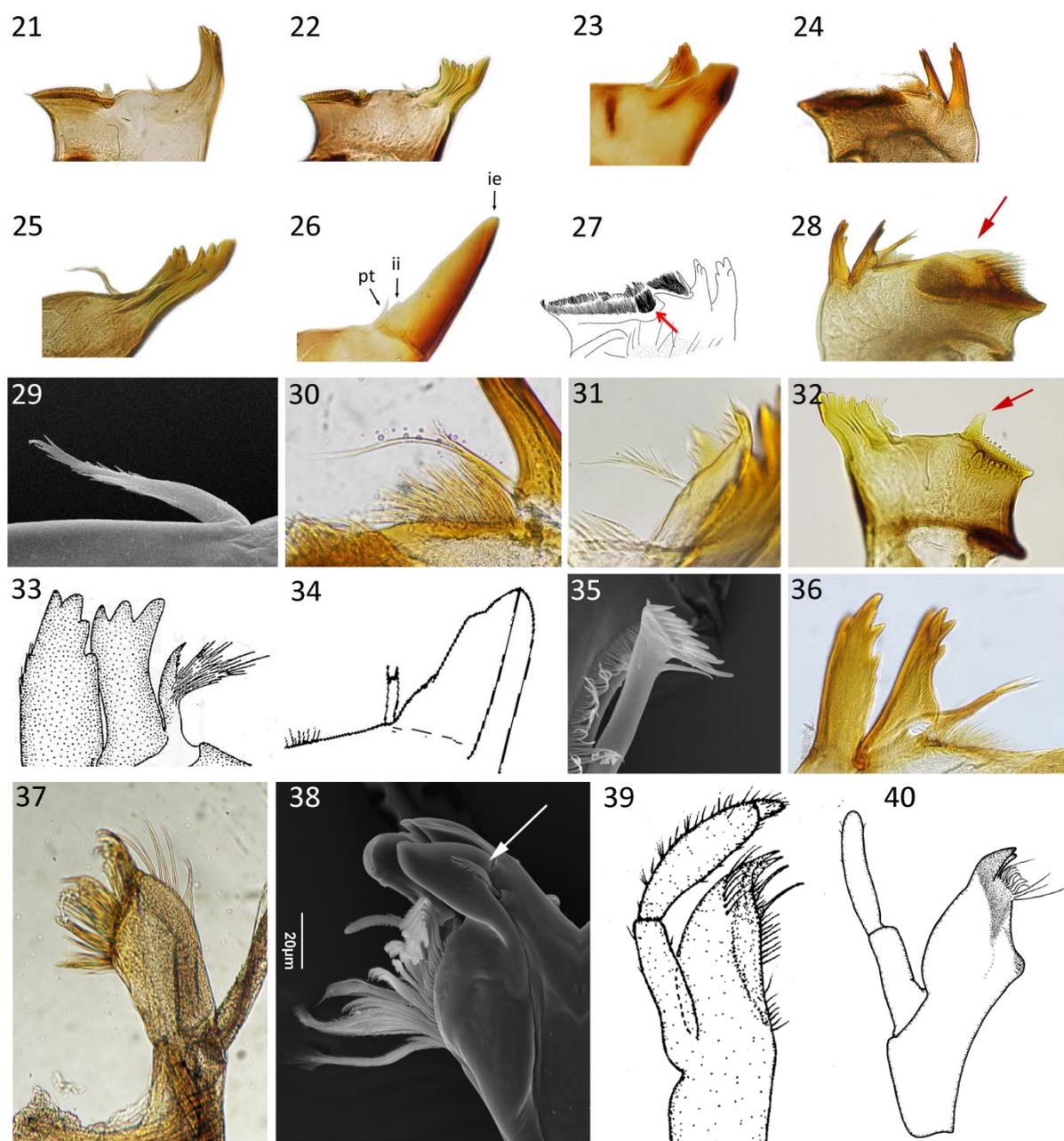
- CHACÓN, M.M.; PESCADOR, M. L. & SEGNINI, S. 2010. The adult and redefinition of the genus *Prebaetodes* Lugo-Ortiz & McCafferty (Ephemeroptera: Baetidae), with description of a new species from Venezuela. **Aquatic Insects**, **32**(2): 143—157.
- DALLWITZ, M. J. 1980. A general system for coding taxonomic descriptions. **Taxon**, **29**: 41–6.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. **Evolution**, **39**(4): 78–791.
- FLOWERS, R.W. 1987. The adult stage of three Central American *Baetodes* (Ephemeroptera: Baetidae) with notes on the genus. **Aquatic Insects**, **9**(1):1–10.
- GILLIES, M.T. 1991. **A diphyletic origin for the two-tailed baetid nymphs occurring in East African stony streams with a description of the new genus and species *Tanzaniella spinosa* gen. nov. sp. nov.** Pages 175-187 in J. Alba-Tercedor & A. Sanchez-Ortega (eds.), Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera, Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida. Disponível em [http://www.ephemeroptera-galactica.com/pubs/pub\\_g/pubgilliesm1991p175.pdf](http://www.ephemeroptera-galactica.com/pubs/pub_g/pubgilliesm1991p175.pdf)
- HUBBARD, M.D. 1995. **Toward a standard methodology for the description of mayflies (Ephemeroptera).** Pages 361–369 in Corkum L.D.; Ciborowski J.J.H. (Eds.): Current Directions in Research on Ephemeroptera. Canadian Scholars' Press, Inc. Toronto.
- HUELSENBECK, J.P. & RONQUIST, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. **Bioinformatics**, **17**: 754–755.
- HUELSENBECK, J.P., LARGERT, B. MILLER, R.E. & RONQUIST, F. 2002. Potential Applications and Pitfalls of Bayesian Inference of Phylogeny. **Systematic biology**, **51**: 673–688.
- KLUGE, N.J. & NOVIKOVA, E.A. 2014. Systematics of *Indobaetis* Müller-Liebenau & Morihara 1982, and related implications for some other Baetidae genera (Ephemeroptera). **Zootaxa**, **3835**(2): 209–236.

- KLUGE, N.J. 2004. *The Phylogenetic System of Ephemeroptera*. Vol. 1 Kluwer Academic Publishers, London, 456 pp.
- KOSS, R.W. 1972. New species and new records for North America (Ephemeroptera: Baetidae). **Entomological News**, **83**: 93–102.
- LECCI, L.S. & FROEHLICH, C.G. 2011. Taxonomic revision of *Gripopteryx* (Pictet, 1841) (Plecoptera: Gripopterygidae). **Zootaxa**, **2792**: 1–21.
- LUGO-ORTIZ, C.R. & MCCAFFERTY, W.P. 1996. Phylogeny and classification of the *Baetodes* complex (Ephemeroptera: Baetidae), with description of a new genus. **Journal of the North American Benthological Society**, **15**: 367–380.
- LUGO-ORTIZ, C.R. & MCCAFFERTY, W.P. 1998. First report of the genus *Siphlaenigma* Penniket and the family Siphlaenigmatidae (Ephemeroptera) from Australia. **Proceedings of Entomological Society of Washington**, **100**(2): 209–213.
- LUGO-ORTIZ, C.R. & MCCAFFERTY, W.P. 1999. A new genus of small Minnow Mayflies (Insecta: Ephemeroptera: Baetidae) with six new species from New Guinea and New Britain. **Annales of Limnologie**, **35**(1): 57–70.
- MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R. 2011. Mesquite 2.75 [programa de computador]. A modular system for evolutionary analysis. Disponível em <http://mesquiteproject.org>.
- MAYO, V. 1968. Two New Species of the Genus *Baetodes* from Ecuador (Ephemeroptera: Baetidae). **Pan-Pacific Entomologist**, **44**(3): 251–257.
- MCCAFFERTY, W.P. 1999. Distribution of Siphlaenigmatidae (Ephemeroptera). **Entomological News**, **110**(3):191.
- MCCAFFERTY, W. P. & BAUMGARDNER, D. E. 2003. *Luogoiops maya*, a new genus and species of Ephemeroptera (Baetidae) from Central America. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, **105**(2): 397–406.
- NIETO, C. 2004. The Genus *Baetodes* (Ephemeroptera: Baetidae) in South America with Description of New Species from Argentina, Bolivia and Peru. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, **39**(1): 63–79.
- NIETO, C. 2010. Cladistic analysis of the family Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) in South America. **Systematic Entomology**, **35**: 512–525.
- RASBAND, W.S. 1997–2014. *ImageJ – Image Processing and Analysis in Java*, v. 1.47. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Disponível em: <<http://imagej.nih.gov/ij/>>. Acesso em janeiro de 2013.
- SWOFFORD, D.L. 2001. PAUP\*: **Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods)**, ver. 4.0 b10. Sunderland: Sinauer.
- Waltz, R.D. & McCafferty. 1987. Generic revision of *Cloeodes* and description of two genera (Ephemeroptera: Baetidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, **89**(1): 177–184.
- WANG, T.Q. & MCCAFFERTY, W.P. 1996. New diagnostic characters for the mayfly family Baetidae (Ephemeroptera). **Entomological News**, **107**(4): 207–212.

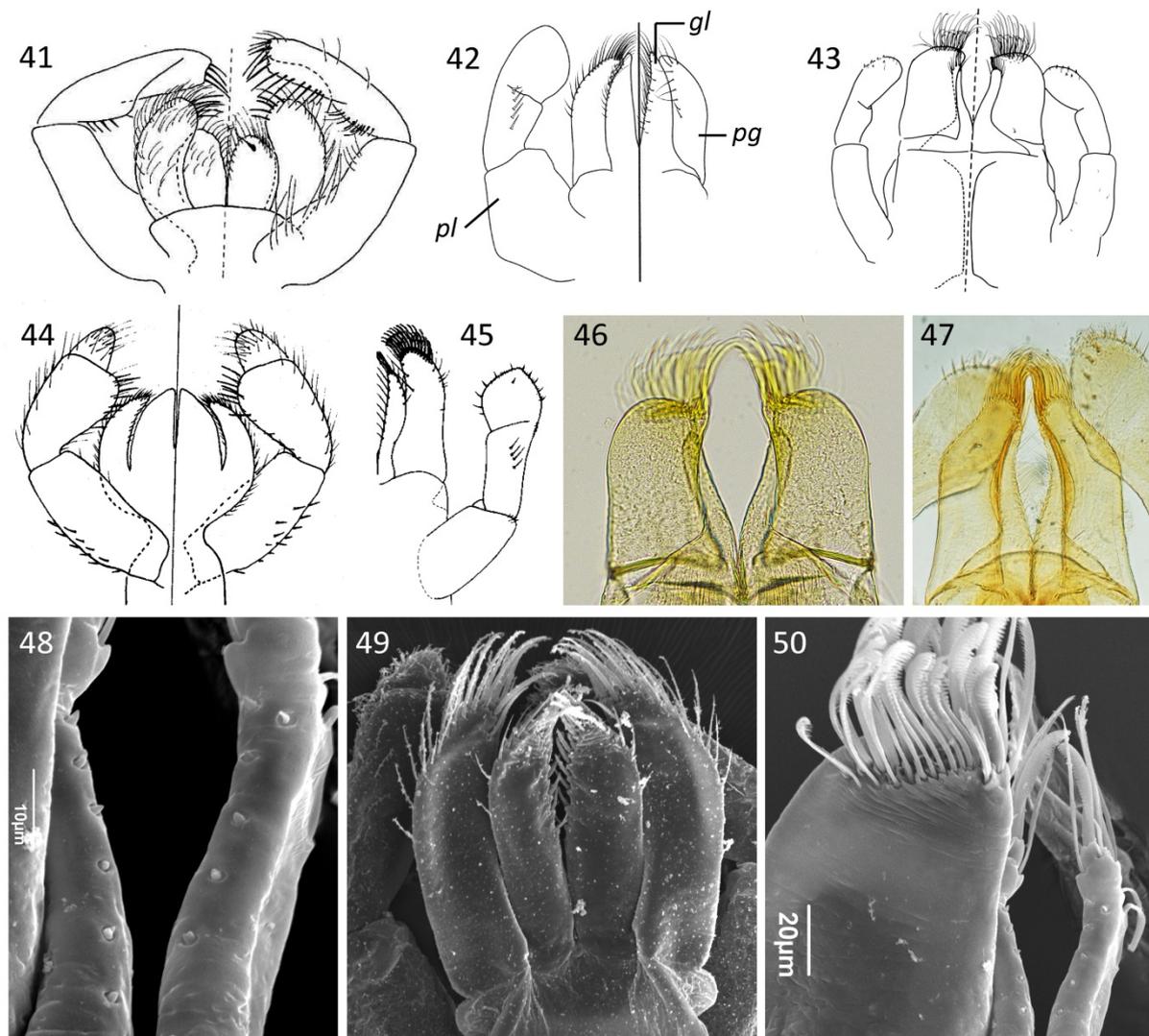
## 7. Figuras e tabelas



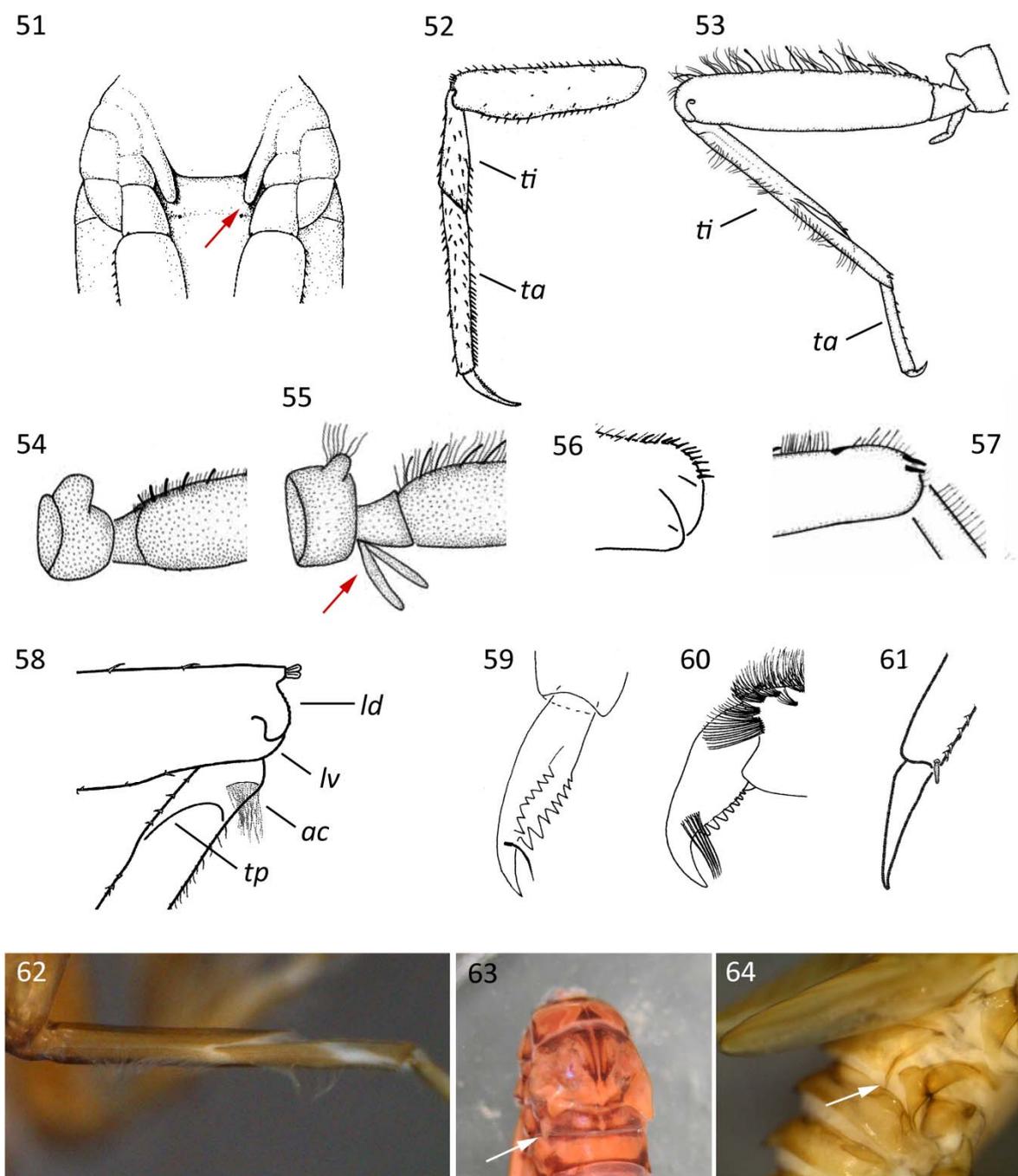
**Figs. 1–20.** Figs. 1–4, cabeça frontal; (1) *Siphlaenigma* sp; (2) *Baetodes proietus*; (3) *Lugioiops maya*; (4) *Spiritiops silvudus*. Figs. 5–8, antena; (5) *Moribaetis macaferti*; (6) *Mayobaetis ellenae*; (7) detalhe das cerdas do escapo de *M. ellenae*; (8) *Baetodes copiosus* cf. Figs. 9–20, labro; (9) *Baetodes iuaquita*; (10) *Callibaetis pollens*, cerdas omitidas; (11) *C. fluminensis*; (12) *Americabaetis tithion*; (13) *B. proscolus*; (14) *Moribaetis maculipennis*; (15) *Cloeodes jaragua*; (16) *Baetodes* spp; (17) *B. serratus*; (18) *C. pollens*; (19) *B. serratus*; (20) *M. ellenae*. Fig. 1 adaptado de Wang & McCafferty, 1996. Fig. 2 – adaptado de Mayo, 1973. Fig. 3 – adaptado de McCafferty & Baumgardner, 2003. Fig. 10 – adaptado de Nieto, 2008. Fig. 11 – adaptado de Cruz *et al.*, 2009. Fig. 12 – Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996. Fig. 14 – adaptado de Waltz & McCafferty, 1985.



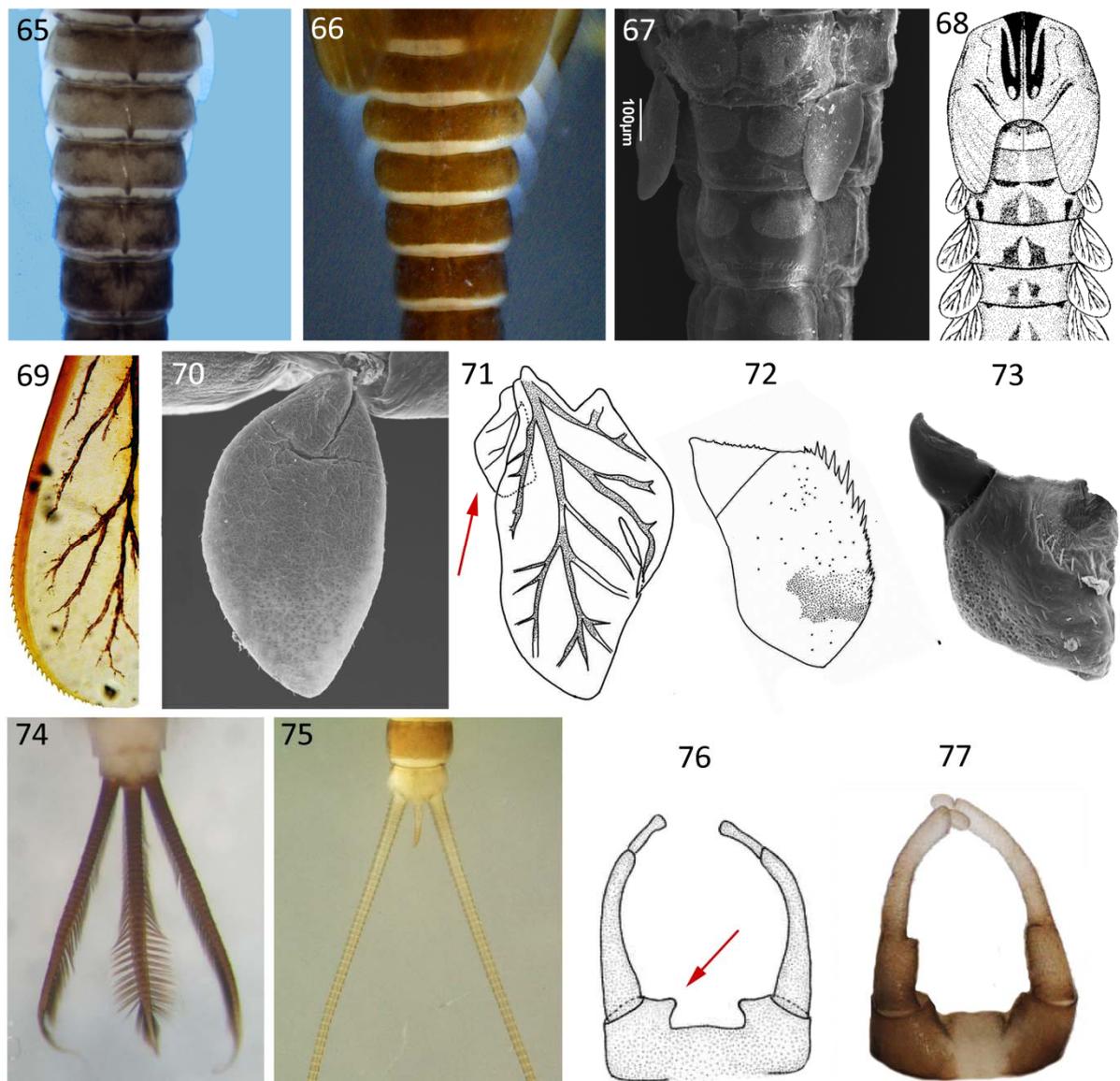
**Figs. 21–40.** Figs. 21–27, mandíbula direita; (21) *Prebaetodes* spp; (22) *Baetodes* spp; (23) *Moribaetis macaferti*; (24) *Callibaetis pollens*; (25) *Cloeodes jaragua*; (26) *Moribaetis maculipennis*; (27) *Callibaetis fluminensis*. Fig. 28 – *Callibaetis* spp, mandíbula esquerda, seta indicando o processo triangular. Figs. 29–31, prosteca direita; (29) *Baetodes serratus*; (30) *Callibaetis pollens*; (31) *Spiritiops silvudus*. Fig. 32 – *Baetodes proscolus*, mandíbula esquerda, seta indicando o processo triangular. Figs. 33–36, prosteca esquerda; (33) *Siphlaenigma janae*; (34) *M. maculipennis*; (35) *Baetodes* spp; (36) *Callibaetis* spp. Figs. 37–40, maxila; (37) *C. pollens*; (38) *B. serratus*; (39) *Siphlaenigma edmundsi*; (40) *Baetodes iuaquita*. Fig. 27 – adaptado de Cruz *et al.*, 2009. Fig. 33 – adaptado de Kluge, 2004. Fig. 34 – adaptado de Waltz & McCafferty, 1985. Fig. 39 – adaptado de Lugo-ortiz & McCafferty, 1998.



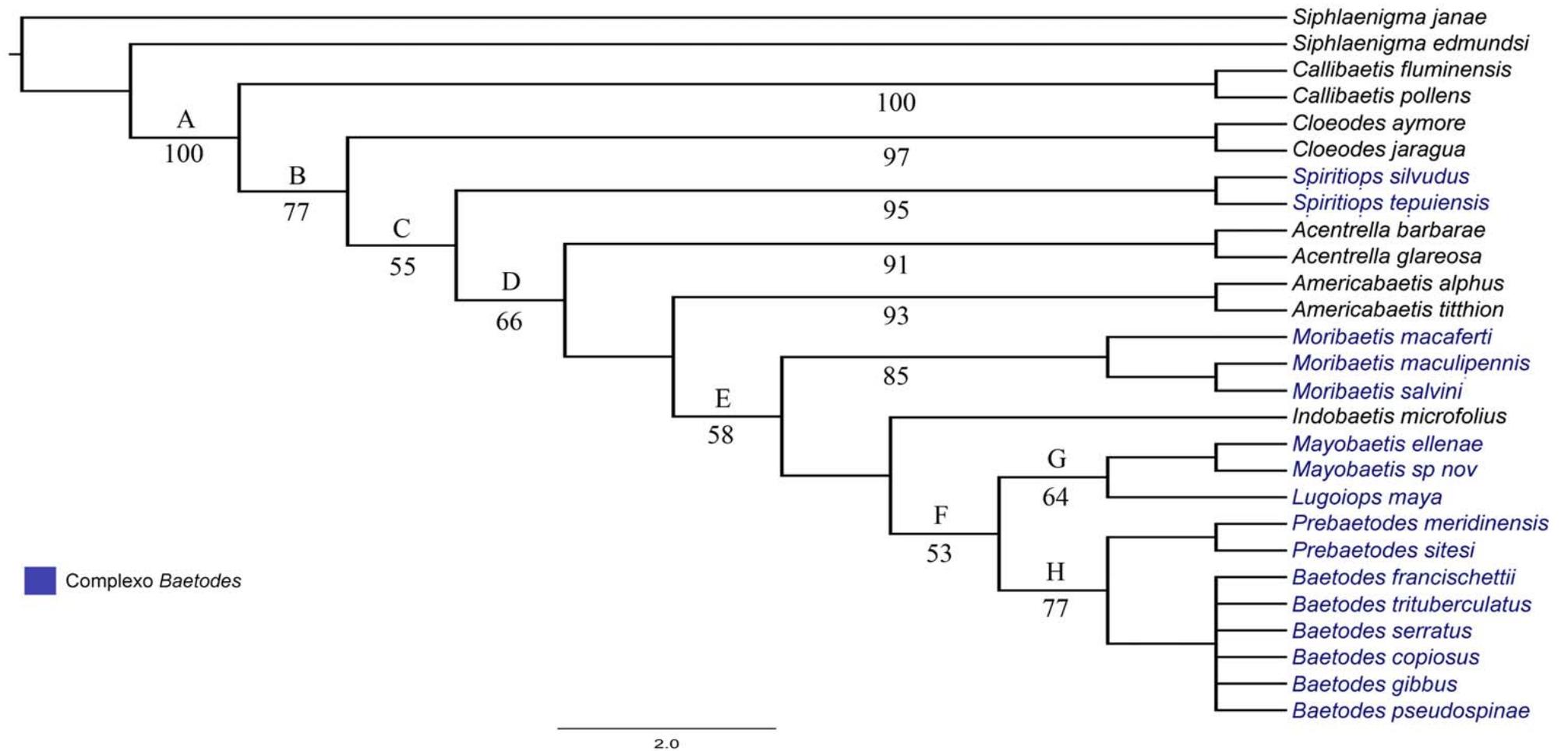
**Figs. 41–50.** Lábio. (41) *Callibaetis pollens*; (42) *Cloeodes aymore*; (43) *Baetodes proscolus*; (44) *Siphlaenigma edmundsi*; (45) *Moribaetis macaferti*; (46) *Baetodes* spp; (47) *Moribaetis maculipennis*; (48) *Baetodes serratus*, detalhe da margem interna da glossa; (49) *Spiritiops silvudus*; (50) *Baetodes serratus*. Fig. 41 – adaptado de Nieto, 2008. *gl* – glossa; *pg* – paraglossa; *pl* – palpo labial. Fig. 42 – adaptado de Massariol & Salles, 2011. Fig. 44 – adaptado de Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998. Fig. 45 – adaptado de Waltz & McCafferty, 1985.



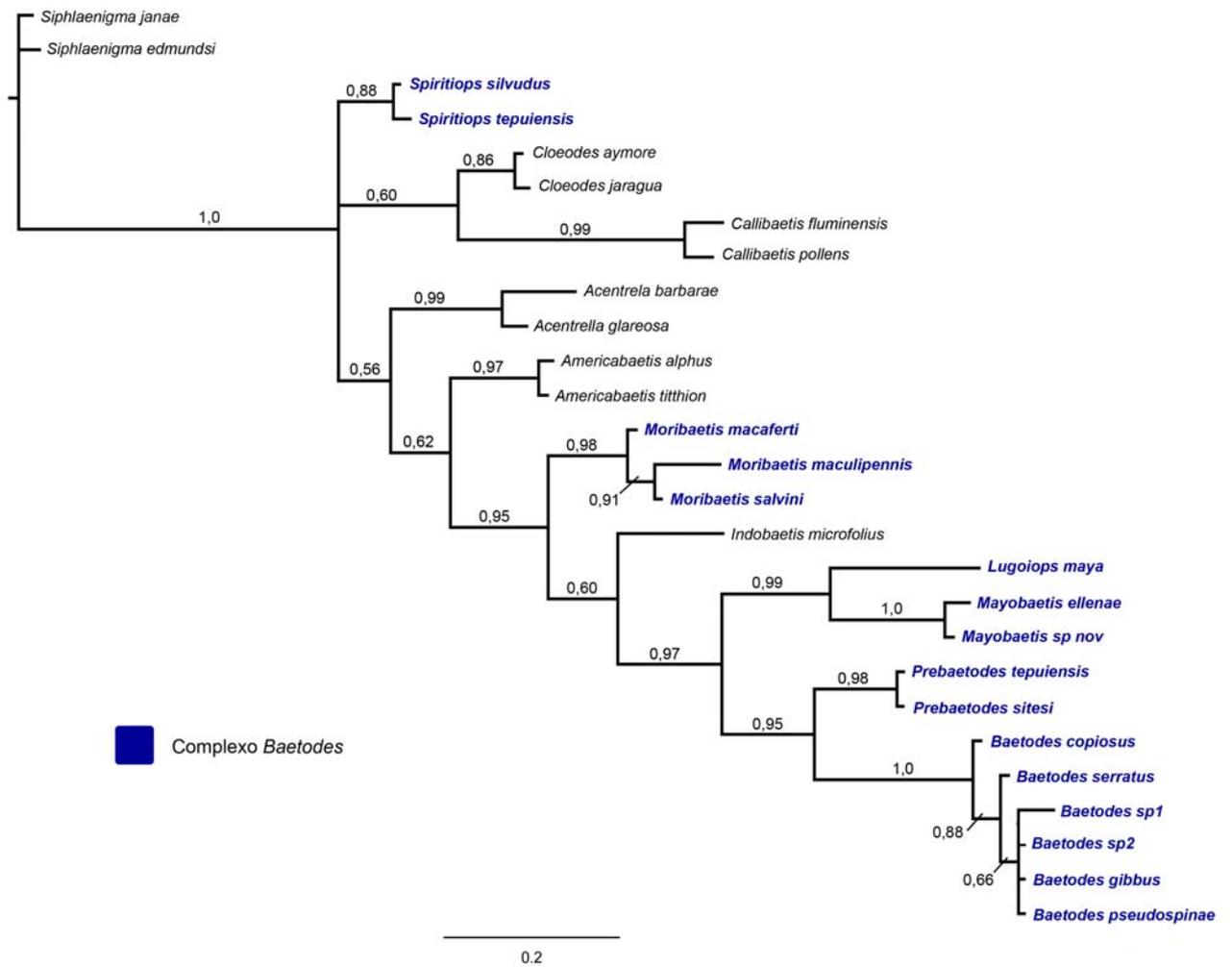
**Figs. 51–61.** Fig. 51 – *Moribaetis maculipennis*, em destaque: osmobrânquia. Figs 52 – 62, pernas; (52) *Siphlaenigma edmundsi*; (53) *Baetodes proscolus*; (54) *B. rutlis*; (55) *B. pehuenche*; (56) *Spiritiops tepuiensis*; (57) *B. diasae*; (58) *Cloeodes aymore*; (59) *S. tepuiensis*, garra; (60) *Lugoiops maya*, garra; (61) *C. aymore*, garra; (62) *B. cochunaensis*. Fig. 63 – *M. maculipennis*, em destaque: teca alar posterior. Fig. 64 – *B. serratus*, em destaque: teca alar posterior. *ac* – arco subproximal de cerdas; *ld* – lobo dorsal do fêmur; *lv* – lobo ventral do fêmur; *ta* – tarso; *ti* – tíbia; *tp* – sutura tíbio-patelar. Fig. 51 – adaptado de Waltz & McCafferty, 1985. Fig. 52 – Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998. Figs 54 e 55 – adaptado de Nieto 2004. Figs. 56 e 59 – adaptado de Nieto & Derka, 2012. Fig. 57 – adaptado de Salinas et al., 2011. Figs. 58 e 61 – adaptado de Massariol & Salles, 2011. Fig. 60 – adaptado de McCafferty & Baumgardner, 2003.



**Figs. 65–77.** Abdômen. Fig 65 – *Baetodes serratus*. Fig. 66 – *Baetodes copiosus cf.*, tergitos. Fig. 67 – *B. copiosus cf.*, esternitos e brânquia. Fig. 68 – *Moribaetis maculipennis*. Fig. 69 – *Moribaetis* spp. Fig. 70 – *B. serratus*, brânquia. Fig. 71 – *Callibaetis fluminensis*, brânquia. Fig. 72 – *C. fluminensis*, paraprocto. Fig. 73 – *B. serratus*, paraprocto. Fig. 74 – *Cloeodes jaragua*. Fig. 75 – *Baetodes* spp. Fig. 76 – *Baetodes gibbus*. Fig. 77 – *Cloeodes aymore*. Fig. 68 – adaptado de Waltz & McCafferty, 1985. Figs. 71 e 72 – adaptado de Cruz *et al.*, 2009. Fig. 76 – adaptado de Nieto, 2004.



**Fig. 78.** Consenso estrito das 10 árvores mais parcimoniosas (comp.=186; IC=0,591 e; IR=0,813 com base em 69 caracteres da ninfa e um do adulto. Os valores abaixo de cada ramo correspondem ao bootstrap não paramétrico, valores abaixo de 50 foram omitidos.



**Fig. 79.** Filograma de maioria das árvores após burnin (média harmônica do  $-\log L = -863,53$ ) resultante da análise de inferência bayesiana com base em 69 caracteres da ninfa e um do adulto. O suporte dos ramos (valores acima) é dado pela probabilidade posterior de ramos.

Tabela 1: Lista de táxons analisados que tiveram seus caracteres codificados na matriz morfológica, com respectiva coleção depositária.

<b>Espécies estudadas</b>	<b>Fonte</b>	<b>Coleções</b>
<i>Siphlaenigma janae</i> Penniket, 1962	Literatura	
<i>Siphlaenigma edmundsi</i> Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998	Literatura	
<i>Acentrella barbarae</i> Jacobus & McCafferty, 2006	Literatura	
<i>Acentrella glareosa</i> Sroka, Arnekleiv, 2010	Literatura	
<i>Americabaetis alphas</i> Lugo-Ortiz, McCafferty, 1996b	Material não-tipo	DZRJ
<i>Americabaetis tithion</i> Lugo-Ortiz, McCafferty, 1996b	Material não-tipo	DZRJ
<i>Callibaetis fluminensis</i> Cruz, Salles & Hamada, 2009	Parátipo e literatura	DZRJ
<i>Callibaetis pollens</i> Needham & Murphy, 1924	Material não-tipo	DZRJ
<i>Cloeodes aymore</i> Massariol & Salles, 2011	Material não-tipo	CZNC
<i>Cloeodes jaragua</i> Salles, Lugo-Ortiz, 2003	Material não-tipo	DZRJ
<i>Indobaetis microfolius</i> Kluge & Novikova, 2014	Exemplares-tipo (fotografias) e literatura	USSP
<i>Baetodes copiosus</i> Nieto, 2004	Exemplares-tipo	IFML
<i>Baetodes gibbus</i> Nieto, 2004	Exemplares-tipo	IFML
<i>Baetodes pseudospinae</i> Salinas, 2011	Exemplares-tipo	IFML
<i>Baetodes serratus</i> Needham & Murphy, 1924	Holótipo (fotografias) e material não-tipo	DZRJ
<i>Baetodes sp1</i> De-Souza, 2010	Exemplares-tipo	DZRJ
<i>Baetodes sp2</i> De-Souza, 2010	Exemplares-tipo	DZRJ
<i>Lugoiops maya</i> McCafferty & Baumgardner, 2003	Literatura	
<i>Mayobaetis ellenae</i> (Mayo, 1973)	Material não-tipo	IFML
<i>Mayobaetis sp. nov.</i> Nieto <i>in prep</i>	Parátipo	IFML
<i>Moribaetis macaferti</i> Waltz, 1985	Material não-tipo	IFML
<i>Moribaetis maculipennis</i> (Flowers, 1979)	Material não-tipo	IFML
<i>Moribaetis salvini</i> (Eaton, 1885)	Material não-tipo	IFML
<i>Prebaetodes meridinensis</i> Chacón, Pescador & Segninia, 2010	Literatura	
<i>Prebaetodes sitesi</i> Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996 <sup>a</sup>	Material não-tipo	IFML
<i>Spiritiops silvudus</i> Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998	Material não-tipo	DZRJ
<i>Spiritiops tepuiensis</i> Nieto & Derka, 2012	Literatura	

Tabela 2: Matriz de estados de caracteres morfológicos e táxons usada para a análise filogenética, incluindo os grupos-externos. O grupo interno está marcado em negrito.

Táxon/Caráter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	3	3	3	3	3	3			
<i>Acentrella barbarae</i>	2	3	1	1	1	1	1	4	2	2	1	1	1	3	1	1	4	1	1	3	1	1	3	1	1	1	1	2	3	2	3	3	1	3	1							
<i>Acentrella glareosa</i>	2	3	1	1	1	2	1	5	2	3	2	2	1	3	1	1	2	2	1	3	1	1	3	1	1	2	1	2	3	2	4	2	1	3	1							
<i>Americabaetis alphus</i>	2	3	1	1	1	2	1	1	2	3	2	2	2	3	1	1	2	2	1	3	1	1	3	1	1	2	1	2	3	2	4	2	1	3	1							
<i>Americabaetis titthion</i>	2	3	1	1	1	2	1	5	2	4	2	2	1	3	1	1	2	2	1	3	1	1	3	1	1	2	1	2	3	2	4	2	1	3	1							
<b>Baetodes copiosus</b>	2	3	1	1	1	2	1	5	2	4	2	2	1	3	1	1	2	2	1	3	1	1	3	1	1	2	1	2	3	2	4	2	1	3	1							
<b>Baetodes gibbus</b>	2	3	1	1	1	2	1	5	2	4	2	2	1	3	1	1	2	2	1	3	1	1	3	1	1	2	1	2	3	2	4	2	1	3	1							
<b>Baetodes pseudospinae</b>	2	2	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	2	1	1	1	4	2	2	1	2	2	1	1	3	3	2	1	2							
<b>Baetodes serratus</b>	2	2	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	3	1	2	1	1	1	4	2	2	1	2	2	1	1	3	3	2	1	2							
<b>Baetodes sp1</b>	2	3	1	1	1	2	1	5	2	4	2	2	1	3	1	1	2	2	1	3	1	1	3	1	1	2	1	2	3	2	4	2	1	3	1							
<b>Baetodes sp2</b>	2	2	1	1	1	1	1	4	2	2	1	1	1	2	1	1	3	2	2	3	1	1	3	2	1	2	1	2	2	1	3	3	2	2	2							
<i>Callibaetis fluminensis</i>	2	2	1	1	1	1	1	4	2	2	1	1	1	2	1	1	3	2	2	3	1	1	3	2	1	2	1	2	2	1	3	3	2	2	2							
<i>Callibaetis pollens</i>	2	1	1	1	1	1	1	4	2	2	2	1	1	3	1	1	2	2	1	3	1	1	3	1	1	2	1	2	3	?	3	1	1	2	1							
<i>Cloeodes aymore</i>	2	1	1	2	2	2	1	1	?	3	2	?	1	3	2	2	3	2	1	3	2	2	2	1	1	2	1	2	3	2	?	3	2	2	1							
<i>Cloeodes jaragua</i>	2	3	2	2	2	2	2	4	2	3	2	1	1	2	2	1	3	2	1	2	2	1	3	1	1	2	1	3	3	2	2	3	2	2	1							
<i>Indobaetis microfolius</i>	2	3	2	2	2	2	2	4	2	3	2	1	1	2	2	1	3	2	1	3	2	1	3	1	1	2	1	3	3	2	2	3	2	2	1							
<i>Lugoiops maya</i>	2	3	1	1	1	1	1	5	2	3	2	1	1	2	2	1	4	2	1	3	1	1	3	1	1	2	1	2	3	2	3	3	2	2	1							
<i>Mayobaetis ellenae</i>	2	3	1	1	1	1	1	5	2	3	2	1	1	2	2	2	2	1	1	3	2	2	2	1	1	1	1	2	3	2	3	3	2	2	1							
<i>Mayobaetis sp nov.</i>	2	3	1	1	1	1	1	5	2	3	2	1	1	2	2	1	4	1	1	3	1	1	3	1	1	1	1	2	3	2	3	3	2	2	1							
<i>Moribaetis macaferti</i>	2	3	1	1	1	2	2	1	2	3	1	2	2	3	1	1	2	2	1	3	1	1	3	1	1	2	1	2	3	2	4	3	1	3	1							
<i>Moribaetis maculipennis</i>	2	3	1	1	1	2	2	1	2	3	1	2	2	3	1	1	2	2	1	3	1	1	3	1	1	2	1	2	3	2	4	3	1	3	1							
<i>Moribaetis salvini</i>	1	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	1	1	1	1	1	2	1	?	1	1	1	1	2	2	2	1	2	1	1	1	1	1	1	?						
<i>Prebaetodes meridinensis</i>	1	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	2	1	1	1	1	1	1	?						
<i>Prebaetodes sitesi</i>	2	2	1	1	1	1	1	4	2	2	1	1	1	3	1	1	4	1	1	3	1	1	3	1	1	2	1	3	2	1	3	3	2	1	3							
<i>Siphlaenigma edmundsi</i>	2	2	1	1	1	?	1	4	2	3	1	1	1	3	1	1	4	1	1	3	1	1	3	1	1	2	1	3	2	1	3	3	2	1	3							
<i>Siphlaenigma janae</i>	2	3	1	1	1	1	1	4	2	2	1	1	1	3	1	1	4	1	1	3	1	1	3	1	1	1	1	2	3	2	3	3	1	3	1							
<i>Spiritiops silvudus</i>	2	3	1	1	1	2	1	5	2	3	2	2	1	3	1	1	2	2	1	3	1	1	3	1	1	2	1	2	3	2	4	2	1	3	1							
<i>Spiritiops tepuiensis</i>	2	3	1	1	1	2	1	1	2	3	2	2	2	3	1	1	2	2	1	3	1	1	3	1	1	2	1	2	3	2	4	2	1	3	1							

Tabela 2: continuação.

Táxon/Caráter	3 6	3 7	3 8	3 9	4 0	4 1	4 2	4 3	4 4	4 5	4 6	4 7	4 8	4 9	5 0	5 1	5 2	5 3	5 4	5 5	5 6	5 7	5 8	5 9	6 0	6 1	6 2	6 3	6 4	6 5	6 6	6 7	6 8	6 9	7 0	
<i>Acentrella barbarae</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	3	2	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	?	1	3	?	1
<i>Acentrella glareosa</i>	2	2	3	3	1	1	1	2	1	2	2	2	3	2	2	1	2	2	2	1	3	2	2	1	1	2	3	2	2	1	?	1	3	4	2	
<i>Americabaetis alphus</i>	2	2	3	3	1	1	2	2	1	2	2	2	3	2	2	1	2	2	2	2	3	2	2	1	1	2	3	2	2	1	?	1	3	4	2	
<i>Americabaetis titthion</i>	2	2	3	3	1	1	2	2	1	2	2	2	3	2	2	1	2	2	2	2	3	2	2	1	1	2	3	2	2	1	2	1	3	4	2	
<b>Baetodes copiosus</b>	2	2	3	3	1	1	2	2	1	2	2	2	3	2	2	1	2	2	2	2	3	2	2	1	1	2	3	2	2	1	?	1	3	4	2	
<b>Baetodes gibbus</b>	2	2	3	3	1	1	2	2	1	2	2	2	3	2	2	1	2	2	2	2	3	2	2	1	1	2	3	2	2	1	2	1	3	4	2	
<b>Baetodes pseudospinae</b>	1	2	3	4	2	1	1	1	1	2	1	3	2	1	2	1	1	1	3	1	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	1	
<b>Baetodes serratus</b>	1	2	3	4	2	1	1	1	1	2	1	3	3	1	2	1	1	1	3	1	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1
<b>Baetodes sp1</b>	2	2	3	3	1	1	1	2	1	2	2	2	3	2	2	1	2	2	2	2	3	2	2	1	1	2	3	2	2	1	?	1	3	4	2	
<b>Baetodes sp2</b>	1	2	1	2	2	1	1	1	1	2	2	3	3	1	2	2	1	3	3	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1
<i>Callibaetis fluminensis</i>	1	2	1	2	2	1	1	1	1	2	2	3	3	1	2	2	1	3	3	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	
<i>Callibaetis pollens</i>	2	2	1	2	?	1	1	?	1	2	2	3	3	1	2	1	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	3	2	1	1	2	1	?	3	2	
<i>Cloeodes aymore</i>	1	2	1	2	?	1	1	1	1	2	2	2	3	1	2	1	2	2	2	1	2	1	1	1	?	1	4	2	2	1	?	1	3	5	?	
<i>Cloeodes jaragua</i>	1	2	3	2	1	1	1	1	1	2	2	2	3	1	2	1	2	2	3	1	1	2	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	3	3	1	
<i>Indobaetis microfolius</i>	1	2	3	2	1	1	1	1	1	2	2	2	3	1	2	1	2	2	3	1	1	2	1	1	2	1	2	1	2	2	2	1	3	3	?	
<b>Lugoiops maya</b>	2	2	1	2	2	2	1	1	1	2	2	3	2	1	2	1	2	2	3	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	?	2	1	3	?	?	
<b>Mayobaetis ellenae</b>	2	2	1	2	2	2	1	1	1	2	2	3	?	1	2	1	2	2	3	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	?	2	1	3	?	?	
<b>Mayobaetis sp nov.</b>	2	2	1	2	2	2	1	1	1	2	2	3	2	1	2	1	2	2	3	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	?	2	1	3	?	?	
<b>Moribaetis macaferti</b>	2	2	2	3	1	1	1	1	1	2	2	2	3	1	2	1	2	2	2	1	1	3	1	1	2	1	2	1	2	1	1	1	3	3	?	
<b>Moribaetis maculipennis</b>	2	2	2	3	1	1	1	1	1	2	2	2	3	1	2	1	2	2	2	1	1	3	1	1	2	1	2	1	2	1	?	1	3	3	?	
<b>Moribaetis salvini</b>	1	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	3	2	1	1	1	1	1	?	1	1	2	?	1	?	?	?	?	?	2	1	?	2	1	1	?
<b>Prebaetodes meridinensis</b>	1	1	1	1	?	1	1	?	1	1	1	?	?	1	1	1	1	1	3	1	1	?	?	1	?	?	1	1	?	?	1	2	1	1	?	
<b>Prebaetodes sitesi</b>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	3	2	1	2	1	2	1	3	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1
<i>Siphlaenigma edmundsi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	3	2	1	2	1	2	1	3	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	?	1	3	1	?	
<i>Siphlaenigma janae</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	3	2	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	?	1	3	?	1	
<b>Spiritiops silvudus</b>	2	2	3	3	1	1	1	2	1	2	2	2	3	2	2	1	2	2	2	1	3	2	2	1	1	2	3	2	2	1	?	1	3	4	2	
<b>Spiritiops tepuiensis</b>	2	2	3	3	1	1	2	2	1	2	2	2	3	2	2	1	2	2	2	2	3	2	2	1	1	2	3	2	2	1	?	1	3	4	2	

Tabela 3: Sinapomorfias de cada clado recuperado tanto na análise de parcimônia quanto na inferência bayesiana com valores de bootstrap acima de 50 e probabilidade posterior acima de 0,5.

<p><b>Clado A: Baetidae</b></p>	<p>01) Sutura epicranial: (0) ramos laterais ao nível dos ocelos → (1) ramos laterais abaixo dos ocelos            02) sutura epicranial, formato dos ramos laterais: (0) retos → (1) curvados            17) Mandíbula direita, forma da prosteca: (0) em forma de escova → (2) fina, apicalmente bífida: ramo mais externo curto e mais interno longo            28) Maxila, palpo: (0) trissegmentado → (1) bissegmentado            31) Lábio, ápice da glossa: (0) sem cerdas → (2) com cerdas espiniformes            32) Lábio, margem interna da glossa: (0) ventralmente sem cerdas → (1) ventralmente com uma fileira de cerdas espiniformes longas            42) Comprimento do tarso (Ts) x tibia (T): (0) Ts &gt; T → (1) Ts = T;            47) Fêmur, lobos dorsais: (0) não orientados ventralmente → (1) orientados ventralmente.            52) Tibia, sutura tibio-patelar: (0) desenvolvida apenas nas pernas II e III → (1) desenvolvida igualmente em todas as pernas</p>
<p><b>Clado D: <i>Acentrella</i> + <i>Americabaetis</i> + clado E</b></p>	<p>33) lábio, margem externa da glossa: (1) com cerdas espiniformes → (0) sem cerdas            55) Tarso, garra, fileira de denticulos: (0) 2 → (1) 1            56) Tecas alares posteriores: (2) desenvolvidas → (0) ausentes            65) Comprimento do filamento caudal mediano (FM) em relação ao tergo X (TX): (0) FM muito mais longo que TX → (1) FM = 3x TX;</p>
<p><b>Clado E: <i>Moribaetis</i> + <i>Indobaetis</i> + <i>Mayobaetis</i> + <i>Lugoiops</i> + <i>Prebaetodes</i> + <i>Baetodes</i></b></p>	<p>11) Labro ventral, margem lateral: (0) não esclerosada → (1) esclerosada            36) Paraglossa, margem lateral: (0) com cerdas longas e finas na metade distal → (1) sem cerdas            39) Lábio, palpo, forma do artículo III: (0) cônico → (1) ovóide            54) Garra, cerda posterior: (0) ausentes → (1) presentes            70) Fórceps, projeção distomedial: (0) ausente → (1) presente.</p>
<p><b>Clado F: <i>Mayobaetis</i> + <i>Lugoiops</i> + <i>Prebaetodes</i> + <i>Baetodes</i></b></p>	<p>06) Pedicelo, fileira longitudinal de cerdas na margem externa: (0) ausente → (1) presente            49) Fêmur, margem dorsal: (0) com uma fileira de cerdas robustas → (1) com uma fileira de cerdas robustas alternadas a cerdas finas            56) Tecas alares posteriores: (0) ausentes → (1) rudimentares            67) Paraproctos, margem posterior: (0) com espinhos → (1) liso</p>

<p><b>Clado G: <i>Mayobaetis</i> + <i>Lugoiops</i></b></p>	<p>04) Escapo e pedicelo, comprimento: (0) escapo subigual ao pedicelo → (1) escapo 3x o comprimento do pedicelo  05) Escapo, densa fileira longitudinal de cerdas na margem externa: (0) ausente → (1) presente  17) Mandíbula direita, forma da prosteca: (1) cerda plumosa → (2) fina, apicalmente bífida: ramo mais externo curto e mais interno longo  33) Lábio, margem externa da glossa: (0) sem cerdas → (1) com cerdas espiniformes  36) Lábio, paraglossa, margem lateral: (1) sem cerdas → (0) com cerdas longas e finas na metade distal</p>
<p><b>Clado H: <i>Prebaetodes</i> e <i>Baetodes</i></b></p>	<p>12) Labro ventral, cerdas, fileira de cerdas espiniformes: (0) desenvolvida → (1) reduzida a uma única cerda ou ausente  34) Lábio, forma da paraglossa: (1) subretangular estreitando-se em direção ao ápice, ápice curvo → (2) subretangular, ápice truncado.  39) Lábio, palpo, forma do artículo III: (1) ovóide → (2) arredondado, mais longo do que largo</p>

## Considerações finais

---

Esperamos que o presente trabalho tenha conseguido sanar algumas das diversas dúvidas geradas ao longo dos 91 anos de estudo sobre o gênero *Baetodes*. Foi preciso voltar nossa atenção para as questões nomenclaturais e morfológicas acumuladas durante esse período na expectativa de que os futuros estudos taxonômicos de *Baetodes* avancem com maior clareza e velocidade. Esperamos, então, que as propostas de padronização da nomenclatura sejam adotadas pelos demais especialistas para que caminhemos em conjunto. De igual modo, os resultados obtidos aqui contribuem para uma futura e necessária revisão taxonômica de *Baetodes* com atenção especial às espécies da América Central descritas por Cohen & Allen, além de *B. itatiyanus* e de *B. ninfa* 1.

Compreender a morfologia do gênero *Baetodes*, tanto no que diz respeito às características compartilhadas por todas as espécies, como às que distinguem uma espécie da outra, somado à análises mais detalhadas da relação de parentesco de *Baetodes* com os demais gêneros de Baetidae é uma etapa importante para que futuramente possamos inferir hipóteses acerca da relação de parentesco de suas espécies e suas histórias biogeográficas.

O presente trabalho deixou claro que por mais árduo que tenha sido o estudo e que novos avanços tenham sido conquistados, ainda há muito a ser feito para que um gênero tão diverso como *Baetodes* e suas relações filogenéticas sejam melhor compreendidos.

## Referências Bibliográficas

---

- BOLDRINI, R. & PES, A.M.O. 2014. Five new species of *Camelobaetidius* Demoulin, 1966 (Ephemeroptera: Baetidae), and redescription of *Camelobaetidius mexicanus* (Traver & Edmunds, 1968). **Zootaxa**, **3796** (3): 545–567.
- CHACÓN, M.M.; PESCADOR, M. L. & SEGNINI, S. 2010. The adult and redefinition of the genus *Prebaetodes* Lugo-Ortiz & McCafferty (Ephemeroptera: Baetidae), with description of a new species from Venezuela. **Aquatic Insects**, **32**(2): 143—157.
- COHEN, S. & ALLEN, R. 1972. New Species of *Baetodes* from Mexico and Central America. **Pan-Pacific Entomologist**, **48** (2): 123–135.
- COHEN, S.D. & ALLEN, R.K. 1978. Generic revisions of Mayfly Nymphs III. *Baetodes* in North and Central America (Baetidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, **51** (2): 253–269.
- CRUZ, P.V. & DE-SOUZA, M.R. 2014. Two new species of *Apobaetis* Day, 1955 (Ephemeroptera: Baetidae) from Brazil. **Zootaxa**, **3866** (4): 591–599.
- CRUZ, P.V.; SALLES, F.F. & HAMADA, N. 2009. Two new species of *Callibaetis* Eaton (Ephemeroptera: Baetidae) from Southeastern Brazil. **Zootaxa**, **2261**: 23–38.
- DALLWITZ, M. J. 1980. A general system for coding taxonomic descriptions. **Taxon**, **29**: 41–6.
- DEMOULIN, G. 1955. Une mission biologique belge au Brésil. Éphéméroptères. **Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique**, **31**: 1–32.
- DE-SOUZA, M.R. 2010. **Taxonomia do gênero *Baetodes* Needham & Murphy (Insecta: Ephemeroptera) no Sudeste brasileiro**. Dissertação de mestrado do programa de pós-graduação em Ciências Biológicas – modalidade zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro/ Museu Nacional, xvi + 93p.
- DE-SOUZA, M.R.; SALLES, F.F.; NESSIMIAN, J.L. 2011. Three new species of *Baetodes* Needham & Murphy (Ephemeroptera: Baetidae) from Espírito Santo State, Brazil. **Aquatic insects**, **33** (2): 96–104.
- DOMÍNGUEZ, E.; MOLINERI, C.; PESCADOR, M.L.; HUBBARD, M.D. & NIETO, C. 2006. ***Ephemeroptera of South America***. In: Addis, J.; Arias, J.R; Rueda-Delgado, G. & Wantsen, K.M (Eds.): Aquatic Biodiversity in Latin America (ABLA). Vol 2. Pensoft, Sofia-Moscou, 646 pp.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. **Evolution**, **39**(4): 78–791.
- FLOWERS, R.W. 1987. The adult stage of three Central American *Baetodes* (Ephemeroptera: Baetidae) with notes on the genus. **Aquatic Insects**, **9** (1): 1–10.
- GAINO, E. & REBORA, M. 1996. Fine structure of flat-tipped antennal sensilla in three species of mayflies (Ephemeroptera). **Invertebrate Biology**, **115** (2): 145–149.
- GAINO, E. & REBORA, M. 1999. Flat-tipped sensillum in Baetidae (Ephemeroptera): a microcharacter for taxonomic and phylogenetic considerations. **Invertebrate Biology**, **118** (1): 68–74.

- GAINO, E. & REBORA, M. 1999b. Larval Antennal Sensilla in Water-Living Insects. **Microscopy Research and Technique**, **47**: 440–457.
- GILLIES MT. 1991. **A diphyletic origin for the two-tailed baetid nymphs occurring in East African stony streams with a description of the new genus and species *Tanzaniella spinosa* gen. nov. sp. nov.** Pages 175-187 in J. Alba-Tercedor & A. Sanchez-Ortega (eds.), Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera, Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida. Disponível em [http://www.ephemeroptera-galactica.com/pubs/pub\\_g/pubgilliesm1991p175.pdf](http://www.ephemeroptera-galactica.com/pubs/pub_g/pubgilliesm1991p175.pdf)
- GRIMALDI, D. & ENGEL, M.S. 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge, xv + 755 pp.
- HADLEY, A. 2010. CombineZP, Image Stacking Software. Disponível em <http://combinezp.software.informer.com/download/>.
- HUBBARD, M.D. 1995. **Toward a standard methodology for the description of mayflies (Ephemeroptera)**. Pages 361 – 369 in Corkum L.D.; Ciborowski J.J.H. (Eds.): Current Directions in Research on Ephemeroptera. Canadian Scholars' Press, Inc. Toronto.
- HUELSENBECK, J.P., LARGERT, B. MILLER, R.E. & RONQUIST, F. 2002. Potential Applications and Pitfalls of Bayesian Inference of Phylogeny. **Systematic biology**, **51**: 673–688.
- KLUGE, N.J. 1997. **Classification and phylogeny of the Baetidae (Ephemeroptera) with description of the new species from the Upper Cretaceous resins of Taimyr**. In: P. Landolt & M. Sartori (eds.). Ephemeroptera & Plecoptera. Biology-Ecology-Systematics (Proc. VIII Int. Conf. on Ephemeroptera and XII Int. Symposium on Plecoptera, August 1995, Losanne). Mauron+ Tinguely & Lacht SA, Fribourg/Switzerland: 527–535.
- KLUGE, N.J. 2004. *The Phylogenetic System of Ephemeroptera*. Vol. 1 Kluwer Academic Publishers, London, 456 pp.
- KLUGE, N.J. & NOVIKOVA, E.A. 2011. Systematics of the mayfly taxon *Acentrella* (Ephemeroptera: Baetidae), with description of new Asian and African species. **Russian Entomological Journal**, **20** (1): 1–56.
- KLUGE, N.J. & NOVIKOVA, E.A. 2014. Systematics of *Indobaetis* Müller-Liebenau & Morihara 1982, and related implications for some other Baetidae genera (Ephemeroptera). **Zootaxa**, **3835** (2): 209–236.
- KLUGE, N.J.; Studemann, D.; Landolt, P. & Gonser. T. 1995. A reclassification of Siphonuroidea (Ephemeroptera). **Bull. Soc. Entomol. Suisse**, **68**: 103–132.
- KOSS, R.W. 1972. New species and new records for North America (Ephemeroptera: Baetidae). **Entomological News**, **83**: 93–102.
- LECCI, L.S. & FROELICH, C.G. 2011. Taxonomic revision of *Gripopteryx* (Pictet, 1841) (Plecoptera: Gripopterygidae). **Zootaxa**, **2792**: 1–21.
- LUGO-ORTIZ, C.R. & MCCAFFERTY, W.P. 1996. Phylogeny and classification of the *Baetodes* complex (Ephemeroptera: Baetidae), with description of a new genus. **Journal of the North American Benthological Society**, **15**: 367–380.
- LUGO-ORTIZ, C.R. & MCCAFFERTY, W.P. 1998. First report of the genus *Siphlaenigma* Penniket and the family Siphlaenigmatidae (Ephemeroptera) from Australia. **Proceedings of Entomological Society of Washington**, **100**(2): 209–213.

- LUGO-ORTIZ, C.R. & MCCAFFERTY, W.P. 1999. A new genus of small Minnow Mayflies (Insecta: Ephemeroptera: Baetidae) with six new species from New Guinea and New Britain. **Annales of Limnologie**, **35**(1): 57–70.
- MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R. 2011. Mesquite 2.75 [programa de computador]. A modular system for evolutionary analysis. Disponível em <http://mesquiteproject.org>.
- MASSARIOL, F.C. & SALLES, F.F. 2011. Two new species of *Cloeodes* Traver (Ephemeroptera: Baetidae) from Espírito Santo, Southeastern Brazil. **Zootaxa**, **3058**: 1–21.
- MAYO, V. 1968. Two New Species of the Genus *Baetodes* from Ecuador (Ephemeroptera: Baetidae). **Pan-Pacific Entomologist**, **44** (3): 251–257.
- MAYO, V. 1972. New Species of the Genus *Baetodes*. **Pan-Pacific Entomologist**, **48** (4): 226–241.
- MAYO, V. 1973. Four New Species of the Genus *Baetodes*. **Pan-Pacific Entomologist**, **49** (4): 308–314.
- MCCAFFERTY W.P. 1999. Distribution of Siphlaenigmatidae (Ephemeroptera). **Entomological News**, **110**(3):191.
- MCCAFFERTY, W. P. & BAUMGARDNER, D. E. 2003. *Lugoiops maya*, a new genus and species of Ephemeroptera (Baetidae) from Central America. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, **105** (2): 397–406.
- NEEDHAM, J. & MURPHY, H. 1924. Neotropical Mayflies. **Bulletin of the Lloyd Library Number 24, Entomological Series**, **4**: 1–79.
- NIETO, C. 2004. The Genus *Baetodes* (Ephemeroptera: Baetidae) in South America with Description of New Species from Argentina, Bolivia and Peru. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, **39**(1): 63–79.
- NIETO, C. 2010. Cladistic analysis of the family Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) in South America. **Systematic Entomology**, **35**: 512–525.
- OGDEN, T.H. & WHITING, M.F. 2005. Phylogeny of Ephemeroptera (mayflies) based on molecular evidence. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **37**: 625–643.
- OGDEN, T.H.; GATTOLLIAT, J.L.; SARTORI, M.; STANICZEK, A.H.; SOLDÁN, T. & WHITING, M.F. 2009. Towards a new paradigm in mayfly phylogeny (Ephemeroptera): combined analysis of morphological and molecular data. **Systematic Entomology**, **34**: 616–634
- RASBAND, W.S. 1997–2014. *ImageJ – Image Processing and Analysis in Java*, v. 1.47. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Disponível em: <<http://imagej.nih.gov/ij/>>. Acesso em janeiro de 2013.
- SALINAS, L.G. 2014. **Composição e taxonomia do complexo *Baetodes* (Insecta: Ephemeroptera) na Região Andina da Colômbia**. Dissertação de mestrado do programa de pós-graduação em Biodiversidade Tropical da Universidade Federal do Espírito Santo, Centro Universitário Norte do Espírito Santo (UFES/CEUNES), 97p.
- SALINAS, L.G.; DIAS, L.G.; SALLES, F.F. & BACCA, T. 2011. Three new species of *Baetodes* Needham & Murphy (Ephemeroptera: Baetidae) from Colombia. **Zootaxa**, **3110**: 61–68.
- SALLES, F. & POLEGATTO, C. 2008. Two new species of *Baetodes* Needham & Murphy (Ephemeroptera: Baetidae) from Brazil. **Zootaxa**, **1851**: 43 – 50.

- SALLES, F. F. 2006. **A ordem Ephemeroptera no Brasil (Insecta): taxonomia e diversidade**. Tese de doutorado não publicada, Universidade Federal de Viçosa, MG, x + 300 pp.
- SALLES, F. F.; DA-SILVA, E.R.; SERRÃO, J.E.; FRANCISCHETTI, C.N. 2004. Baetidae (Ephemeroptera) na região sudeste do Brasil: novos registros e chave para os gêneros no estágio ninfal. **Neotropical Entomology**, **33**: 725–735.
- SILVEIRA, M. P., BUSS, D. F., NESSIMIAN, J. L., EGLER, M., & BAPTISTA, D. F. 2005. Application of biological measures for stream integrity assessment in South-East Brazil. **Environmental Monitoring and Assessment**, **101**: 117–128.
- STANICZEK, A.H. 1997. **The morphology of *Siphlaenigma janae* Penniket (Ephemeroptera, Siphlaenigmatidae), and its significance for the ground plan of the Baetoidea**. In: P. Landolt & M. Sartori (eds.). Ephemeroptera & Plecoptera. Biology-Ecology-Systematics (Proc. VIII Int. Conf. on Ephemeroptera and XII Int. Symposium on Plecoptera, August 1995, Losanne). Mauron + Tinguely & Lacht SA, Fribourg/Switzerland: 536–549.
- SWOFFORD, D.L. 2001. PAUP\*: **Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods), ver. 4.0 b10**. Sunderland: Sinauer.
- WALTZ, R.D. & MCCAFFERTY. 1987. Generic revision of Cloeodes and description of two genera (Ephemeroptera: Baetidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, **89**(1): 177–184.
- WANG, T.Q. & MCCAFFERTY, W.P. 1996. New diagnostic characters for the mayfly family Baetidae (Ephemeroptera). **Entomological News**, **107**(4): 207–212.
- WILLIAMS, D.D & FELTMATE, B.W. 1992. *Aquatic insects*. Redwood Press Ltd., Melksham, xiv + 358 pp.